

ECOLOGÍA TRÓFICA DEL PIQUERO DE NAZCA *SULA GRANTI* (AVES: SULIDAE) EN LA ISLA MALPELO, COLOMBIA

Silvana García¹ y Mateo López-Victoria^{1,2}

1 Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras (INVEMAR), Km 17 recta Cali-Palmira (CIAT), Colombia. E-mail: silvanagarcia@yahoo.com

2 Universidad Justus-Liebig de Giessen, Departamento de Ecología Animal, Alemania. E-mail: sv6682@uni-giessen.de

RESUMEN

Se evaluó la ecología trófica del Piquero de Nazca (*Sula granti*) en la Isla Malpelo (Pacífico colombiano), mediante el análisis de contenidos estomacales colectados entre septiembre de 2004 y julio de 2005 durante cinco salidas de campo. A partir de 110 regurgitos inducidos se analizó la dieta, utilizando las variables número, peso y frecuencia de ocurrencia de las diferentes categorías alimentarias y utilizando la distribución de las frecuencias de los tamaños de las presas a nivel general, intraespecífico y temporal. *Oxyporrhampus micropterus* (peces mediospicos, familia Hemiramphidae) y peces de la familia Exocoetidae (voladores) fueron los principales componentes hallados en la dieta, seguidos por peces de las familias Carangidae y Escombridae. Se presentaron variaciones en el consumo de las distintas categorías a nivel general, intraespecífico y temporal, con las diferencias más marcadas en el consumo de presas de la familia Hemiramphidae. La cantidad de alimento ingerido por *S. granti* en la Isla Malpelo, guardó estrecha relación con su ciclo reproductivo y se ajustó al modelo de demanda energética propuesto para aves marinas. Comparaciones con otros estudios análogos mostraron ligeras diferencias entre localidades, al parecer relacionadas con la disponibilidad de las presas. Parece existir una partición de nicho entre hembras y machos de *S. granti* en la Isla Malpelo relacionada con la cantidad y el tamaño de las presas consumidas y, en menor grado, con la composición de la dieta. El presente trabajo es el primero en evaluar en forma detallada la dieta del Piquero de Nazca y amplía considerablemente el alcance geográfico de este tipo de estudios en el Pacífico Oriental.

PALABRAS CLAVE: Pacífico colombiano, Isla Malpelo, *Sula granti*, Ecología trófica, Contenidos estomacales, Categorías alimentarias.

ABSTRACT

The trophic ecology of Nazca Booby (*Sula granti*) of Malpelo Island (Colombian Pacific). The trophic ecology of Nazca Booby was evaluated through the analysis of gut contents collected between September 2004 and July 2005 during five field trips. From 110 induced regurgitation samples, the diet was

Contribución No. 981 del Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras – INVEMAR



analyzed using the variables number, weight and frequency of occurrence of the different nutritious categories, and using the distribution of the frequencies of sizes of preys at general, intraspecific and temporal levels. *Oxyporrhampus micropterus* (halfbeaks fishes, family Hemiramphidae) and fishes of the family Exocoetidae (flying fishes) were the principal components found on the diet, followed by fishes of the families Carangidae and Escombridae. Variations were present in the consumption of the distinct categories at general, intraspecific and temporal levels, with the strongest differences in the consumption of preys of the family Hemiramphidae. The quantity of food taken by *S. granti* at Malpelo Island showed close relation with its reproductive cycle, and it adjusted to the model of energetic demand proposed for marine birds. Comparisons with other analogue studies showed slight differences between localities, apparently related with the availability of preys. It seems like there is a niche partition between females and males of *S. granti* at Malpelo Island related with the quantity and sizes of the preys ingested, and in a lesser degree with the composition of the diet. The present work is the first one to evaluate in detail the diet of the Nazca Booby and considerably extends the geographical range of this kind of studies in the Eastern Pacific.

KEY WORDS: Colombian Pacific, Malpelo Island, *Sula granti*, Trophic ecology, Gut contents, Nutritious categories.

INTRODUCCIÓN

El análisis de contenidos estomacales de aves marinas a partir de vómitos inducidos ha sido utilizado en numerosos estudios comparativos de la ecología trófica de comunidades de aves marinas (Ashmole y Ashmole, 1967; Pearson, 1968; Croxall y Prince, 1980; Harrison *et al.*, 1983; Diamond, 1971; 1983). En piqueros, ha generado un importante conocimiento de los aspectos fundamentales de su dieta, sus estrategias alimentarias (Schreiber y Hensley, 1976; Harrison *et al.*, 1983; Anderson y Ricklefs, 1992; Anderson, 1993; Mellink *et al.*, 2001) y sus respuestas etológicas a cambios en las condiciones oceanográficas (Anderson, 1989; Montevecchi y Myers, 1997; Jahncke, 1998; Jahncke y Goya, 2000; Mellink, 2000; Le Corre, 2001). En otras ocasiones el estudio de la dieta en piqueros ha permitido catalogarlas como especies indicadoras inmediatas y económicas de cambios en los stocks de peces y del efecto de la pesquería comercial, convirtiéndose en un método importante para afrontar las demandas de información y sustento científico de los planes de manejo integral del ecosistema marino (Jahncke, 1998; Jahncke y Goya, 1998; Jahncke y Paz-Soldan, 1998; Jahncke y Zileri, 1998).

El Piquero de Nazca (*Sula granti* Pitman y Jehl, 1998) es el ave más abundante en la Isla Malpelo con una población cercana a 24000 individuos (Pitman *et al.*, 1995), que se cree puede alcanzar los 50000 o más (López-Victoria y Estela, 2007). Las principales colonias de reproducción se localizan en las islas Galápagos y Malpelo, y las de menor tamaño en las islas La Plata (Ecuador), Clipperton y San Benedicto (México) (Pitman y Jehl, 1998). Al igual que la mayoría de piqueros exhibe un dimorfismo sexual en el tamaño corporal en el que las hembras son más grandes que los machos (Anderson,

1993). Las hembras se reconocen por las patas de color púrpura y por emitir graznidos (similares a los de los patos). Las patas de los machos son de color púrpura también, pero con tonalidades verde oliva a café; emiten sonidos semejantes a silbidos.

Esta especie forrajea en zonas pelágicas, generalmente a cientos de kilómetros de tierra firme. Consume principalmente peces voladores, sardinas y calamares, capturados por medio de clavados que pueden alcanzar tres o cuatro metros de profundidad (Anderson, 1993). Con frecuencia forman bandadas en las que se reúnen cientos de individuos para alimentarse en un mismo lugar, generalmente asociados con cardúmenes de peces llevados a la superficie por depredadores de gran tamaño como atunes y delfines, conocidos como “fish balls” (Au y Pitman, 1986; Anderson, 1993; Mills, 1998).

El conocimiento sobre las necesidades ecológicas del Piquero de Nazca en Malpelo es doblemente importante porque allí se encuentra la colonia de anidación más grande del mundo y porque su aporte en biomasa a la red trófica de la Isla es uno de los más importantes (Wolda, 1975). El presente estudio pretendió conocer la ecología trófica del Piquero de Nazca mediante el análisis de sus contenidos estomacales en la Isla Malpelo, para conocer la composición de su dieta y explorar de manera preliminar las variaciones a nivel temporal e intraespecífico. Como preguntas de investigación se plantearon: a) ¿Cuál es la composición taxonómica de la dieta del Piquero de Nazca en la Isla Malpelo y cuáles son los principales componentes alimentarios? y b) ¿Cómo es la variación intraespecífica y temporal en la dieta del Piquero de Nazca en la Isla Malpelo y cómo se relaciona esa variación con la demanda alimentaria esperada en su ciclo reproductivo? El presente estudio es el primero en evaluar en forma detallada la dieta del Piquero de Nazca y amplía considerablemente el alcance geográfico de este tipo de estudios en aves marinas en el Pacífico Oriental.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Malpelo es la única isla oceánica del Pacífico colombiano y su porción terrestre más occidental (Figura 1). Se encuentra a 380 km del territorio continental colombiano (4°00'00" N y 81°36'40" W) y tiene una superficie emergida de 1.2 km² y cerros de hasta 300 m de altura (López-Victoria y Roza, 2006). Malpelo está ubicada en una zona de convergencia de corrientes marinas que le suministran una alta productividad en comparación con el promedio para las aguas cálidas del trópico, y la confluencia de los vientos alisos del sur y del norte que forman la banda nubosa del Cinturón de Convergencia Intertropical, le proporcionan gran cantidad de lluvia y humedad (Graham, 1975; Prah 1990).



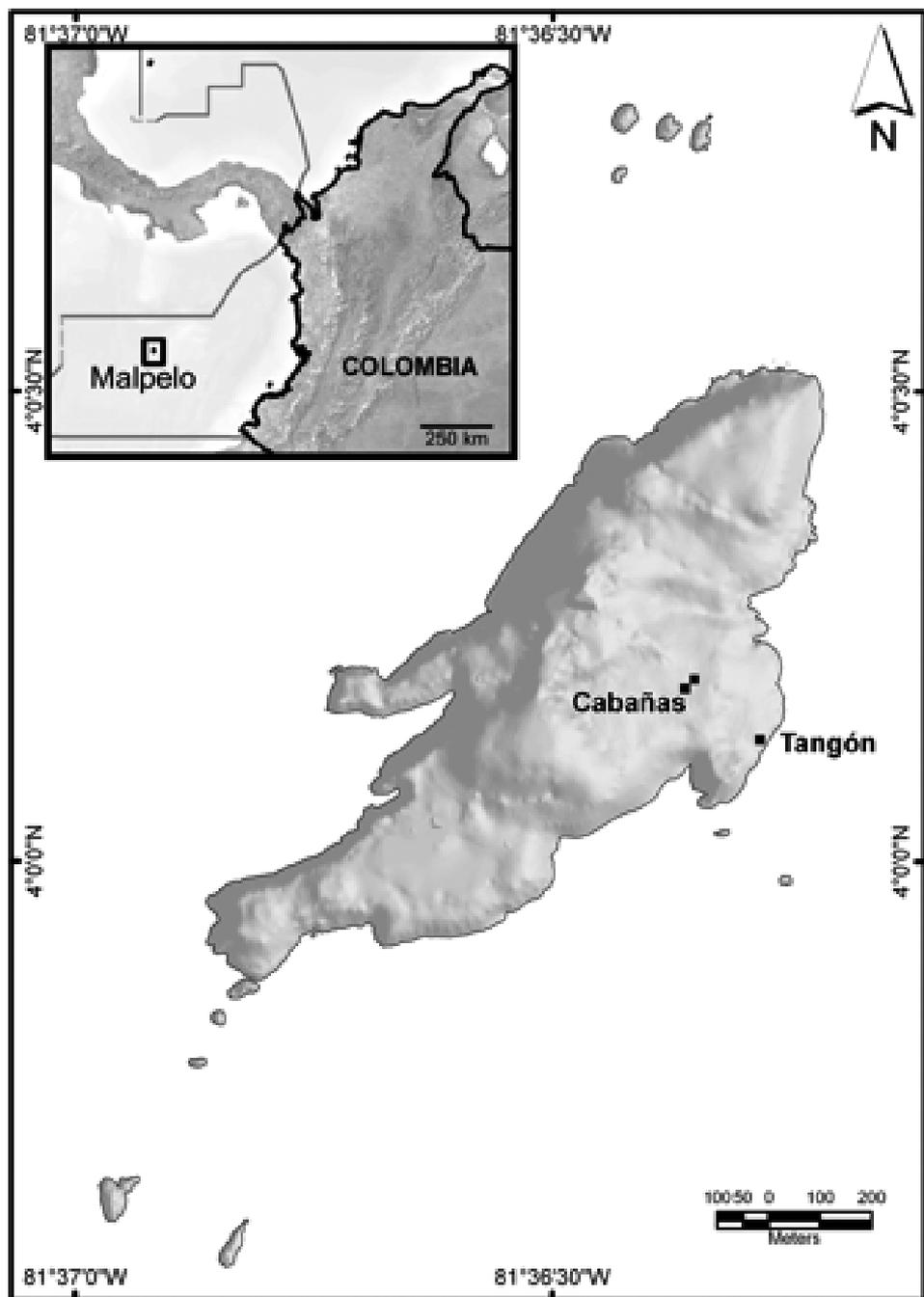


Figura 1. Mapa con la ubicación general y detallada de la Isla Malpelo.

En la Isla habitan organismos adaptados al sustrato rocoso y que dependen de la escasa vegetación y del insumo de nutrientes provenientes del mar por medio de las aves marinas. La fauna tetrápoda está compuesta por diez especies de aves marinas residentes que aportan al sistema excrementos ricos en fósforo y minerales, y que sirven como fertilizantes para la escasa vegetación. Algunos invertebrados, tres especies de reptiles endémicos y un cangrejo decápodo terrestre endémico, utilizan también estos excrementos como fuente de alimento (Wolda, 1975; Prah, 1990; Pitman *et al.*, 1995; López-Victoria y Estela, 2006). Algunas de las especies de aves están clasificadas bajo algún grado de amenaza a nivel nacional o mundial (Renjifo *et al.*, 2002).

Malpelo estuvo deshabitada hasta 1986, cuando la Armada de Colombia estableció un destacamento militar para ejercer soberanía, control y vigilancia. En 1995-1996 la Isla y sus aguas aledañas fueron declaradas Santuario de Fauna y Flora y en julio de 2006 fue declarada patrimonio natural de la humanidad por la UNESCO.

Recolección de las muestras

Los contenidos estomacales se obtuvieron en los alrededores de la cabaña de la Armada Nacional, en el sector oriental de la Isla, en cinco salidas de campo realizadas en septiembre de 2004 y febrero, abril, junio y julio de 2005. Las muestras fueron obtenidas a partir de individuos adultos escogidos al azar a su llegada, entre las 16:00 y las 20:00 horas, cuando regresaban a la colonia a pernoctar después de sus viajes de pesca. A cada piquero capturado se le determinó el sexo y luego se introdujo en una funda de tela y se sacudió suavemente en posición diagonal (el pico en dirección al suelo) durante 1 a 2 minutos, hasta provocar la regurgitación del alimento. Cada muestra consistió en ítems de peces y calamares completos o parcialmente digeridos (en adelante contenidos estomacales o muestras). Las muestras se almacenaron en tarros plásticos, se fijaron y preservaron en alcohol al 96% y algunas se depositaron en las colecciones ictiológicas del INVEMAR y de la Universidad del Valle.

Mediciones en campo y laboratorio

A cada ítem alimentario (presa) se le tomó el peso húmedo con una balanza digital (O'Haus, precisión 0.1 g) y el tamaño como la longitud estándar para peces (LE = distancia desde el extremo anterior hasta la base de la aleta caudal) y como longitud del manto para calamares. Las presas muy digeridas o incompletas fueron pesadas y tenidas en cuenta para los análisis que incluyeron el número de ítems, pero no fueron medidas. La identificación taxonómica de las presas se realizó con base en la guía de la FAO (Fischer *et al.*, 1995). Los peces en buen estado se identificaron hasta el menor nivel taxonómico posible. Sólo unos pocos calamares se identificaron hasta el nivel de familia.

Debido a que se midieron ítems parcialmente digeridos los valores están subestimados. No obstante, se utilizó el mayor número de datos posible de cada variable,



ya que este tipo de estudios presentan siempre esa limitante (Ashmole y Ashmole, 1967; Schreiber y Hensley, 1976). Se asumió que las aves tuvieron una tasa de digestión similar para todos los componentes alimentarios y que todos los grupos de presas presentan el mismo valor nutricional. Para los análisis numéricos se rechazaron los datos de organismos muy incompletos. Los ítems de algunos contenidos estomacales que consistieron en masas compuestas por más de 10 peces pequeños inidentificables y parcialmente digeridos se trataron como unidades.

Análisis de los datos

El análisis de la composición general de la dieta se realizó mediante comparaciones entre los dos grandes grupos encontrados en los contenidos estomacales (peces y calamares). Para el caso de los peces se calcularon con mayor detalle algunos estadísticos descriptivos, descartando en estos casos los ítems no identificados hasta especie y las masas.

Para el análisis cuantitativo de la dieta se siguió a Ashmole y Ashmole (1967): Primero se separaron los ítems alimentarios en categorías que correspondieron a familias para el caso de los peces; los calamares ocuparon otra categoría que conservó el mismo nombre. Las familias menos frecuentes fueron agrupadas en una sola categoría denominada “otras” para facilitar comparaciones. Después se estimó el número de ítems, el peso y la frecuencia de ocurrencia (proporción de muestras en que cada categoría estuvo presente, independiente de su cantidad) de cada categoría de alimento con relación al total de contenidos estomacales. Estas tres variables se eligieron como reflejo de la selectividad en el consumo, la abundancia de las presas y la capacidad de las aves para capturarlas (número de ítems), de su valor o importancia nutricional (peso), y de la frecuencia en que estuvieron disponibles como recurso (frecuencia de ocurrencia).

El análisis comparativo se realizó a nivel de especie (*S. granti*), a nivel intraespecífico (hembras vs. machos), a nivel temporal (comparando los meses), y para cada sexo en cada salida de campo. Los valores fueron presentados como porcentajes del total de datos correspondiente a cada variable, ya que el número de muestras y de ítems utilizados (medidos) fue diferente para cada una de las escalas del análisis. Para obtener un índice de importancia único de las distintas categorías de alimento los porcentajes de cada variable (número, peso y frecuencia) fueron sumados, asumiendo una ponderación igual para las tres variables. Se realizó una prueba de contingencia (prueba G) para evaluar si había diferencias a nivel intraespecífico en la dieta de *S. granti* en cuanto al número de ítems consumidos en cada categoría alimentaria. Para probar diferencias intraespecíficas en la dieta en cuanto a la cantidad en peso consumido de cada categoría alimentaria se realizó un Chi cuadrado (X^2).

La determinación de la distribución de las frecuencias de tamaños de los ítems alimentarios se hizo con base en seis rangos de tamaño (longitud en cm) así: De 0 a 5, 6 a 10, 11 a 15, 16 a 20, 21 a 25 y ≥ 26 . Los ítems cuya medida quedó entre dos rangos fueron

incluidos dentro del rango inmediatamente anterior (p. ej. 5.9 incluido en 0 a 5 cm). Para este análisis sólo se tuvieron en cuenta los individuos con datos de longitud. Se usó la prueba de Kolmogorov-Smirnov (K-S) para comparar la distribución de los tamaños de peces entre hembras y machos.

Se utilizó la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis (K-W) para comparar los pesos de los contenidos estomacales entre los distintos meses evaluados. Los pesos promedio de los contenidos se relacionaron con la demanda alimentaria esperada para las aves según el estado reproductivo de la colonia en cada visita, siguiendo el modelo de demanda energética en la reproducción de aves marinas propuesto por Ricklefs (1983), así: Demanda baja (B) para la época de ubicación y acomodación de nido, búsqueda de pareja, cortejo y cópula (febrero); demanda media (M) para la época de crianza (levante) de los pollos y volantones (julio y septiembre); demanda media-alta (MA) para la época de incubación de los huevos, cuando la pareja se turna el cuidado del nido (abril); demanda alta (A) para la época de empole, cuando la mayoría de huevos eclosionan (junio). Se compararon los pesos observados con los pesos esperados calculados según el modelo de Ricklefs así: El periodo de crianza y alimentación de los pollos equivalente a 1/3 de la demanda energética del periodo de empole y alimentación de las crías recién nacidas, y 1/2 de la del período de incubación de los huevos. De esta manera se tomó el peso promedio obtenido en junio y se dividió en tres para obtener el valor esperado para julio y septiembre, y luego ese resultado se multiplicó por dos para obtener lo esperado en abril. No se calculó el peso esperado para febrero porque el modelo no incluye la proporción para el periodo no reproductivo.

RESULTADOS

Composición general de la dieta, frecuencia de tamaños y taxonomía de las presas

Los peces fueron el principal alimento encontrado en los 110 contenidos estomacales (48 hembras, 62 machos), representados por más del 90% de los ítems en número, peso y frecuencia de ocurrencia. Su tamaño y peso promedio fueron mucho mayores que el de los calamares, que no pesaron individualmente más de 4 g ni midieron más de 6 cm (Tabla 1). Más del 60% de los peces ingeridos por *S. granti* midió entre 11 y 15 cm de largo, lo que corresponde a tamaños y pesos intermedios (Tabla 2). De esta forma los peces más pequeños o más grandes comprendieron un bajo porcentaje del total de registros. La longitud mínima registrada fue 3.3 cm y la máxima de 26.8 cm. En cuanto al peso, el menor fue de 0.8 g y el mayor de 249.0 g. En el caso de los calamares, todos cayeron dentro del menor rango (0 a 5 cm). La menor longitud del manto fue de 4.6 cm y la mayor de 5.9 cm; el menor peso registrado fue de 0.7 g y el mayor de 4.6 g. Los 10 ítems que fueron catalogados como masas contenían peces dentro del rango de tamaños de 0 a 5 cm y pesaron en promedio 20.3 g.



Tabla 1. *Sula granti*: Composición general de los contenidos estomacales (muestras) en la Isla Malpelo. Los valores promedio van acompañados de la desviación estándar.

General	
Nr. total de muestras	110
Nr. prom. de ítems por muestra	4.6 ± 3.8
Nr. máx. de ítems por muestra	19
Nr. total de ítems	503
Peso húmedo prom. de las muestras (g)	155.1 ± 104.4
Peso húmedo máx. de las muestras (g)	556.0
Porcentaje de peces por peso húmedo	99.8
Porcentaje de calamares por peso húmedo	0.2
Porcentaje de peces por ítems	95.2
Porcentaje de calamares por ítems	4.8
Frecuencia de ocurrencia de peces (%)	100.0
Frecuencia de ocurrencia de calamares (%)	15.5
Peces	
Nr. de muestras con peces	109
Nr. prom. por muestra	4.4 ± 3.7
Nr. total de peces	479
Longitud estándar prom. (cm)	14.5 ± 4.1
Peso húmedo prom. (g)	37.8 ± 38
Peso húmedo máx. (g)	249.0
Calamares	
Nr. de muestras con calamares	17
Nr. prom. por muestra	1.4 ± 0.7
Nr. total de calamares	24
Longitud del manto prom. (cm)	4.5 ± 0.8
Peso húmedo prom. (g)	2.4 ± 1.2
Peso húmedo máx. (g)	4.0

Tabla 2. *Sula granti*: Distribución de tamaños de los ítems encontrados en contenidos estomacales en la Isla Malpelo. Los rangos de tamaños para las categorías peces y masas corresponden a la longitud estándar; para calamares a la longitud del manto. Los valores de peso húmedo (g) son promedios ± la desviación estándar. El total es el número de ítems para los que se lograron datos de longitud.

	Rangos (cm)						Total
	0 a 5	06 a 10	11 a 15	16 a 20	21 a 25	≥26	
Peces							
Número	9	38	186	45	21	3	302
Peso (g)	2.1 ± 0.5	9.6 ± 5.2	31.2 ± 12.5	80.2 ± 24.9	148.5 ± 50.8	112.4 ± 0.46	
Calamares							
Número	19	0	0	0	0	0	19
Peso (g)	2.4 ± 1.2						
Masas							
Número	10	0	0	0	0	0	10
Peso (g)	20.3 ± 22.0						

Los 348 ítems identificados correspondieron a nueve familias y 23 especies de peces (Tabla 3). Tres familias estuvieron representadas en la dieta de *S granti* con más de una especie y más de un individuo por especie, de las cuales Exocoetidae (peces voladores) aportó el mayor número con seis especies, seguida por Carangidae (jureles) con cinco y Scombridae (atunes) con tres. La familia Hemiramphidae (mediospicos), representada por una sola especie, comprendió la mayoría de los ítems con 228 individuos de *Oxyporhamphus*

Tabla 3. *Sula granti*: Listado de peces identificados en los contenidos estomacales en la Isla Malpelo. Se relacionan el número de individuos de cada especie, su peso y longitud promedio \pm la desviación estándar (para las especies con dos individuos se relacionan el valor mínimo y el máximo). Sólo uno de los dos individuos de *Decapterus macarellus* fue pesado y medido.

Familia/especie	Nr. de inds.	Peso prom. (g)	Longitud prom. (cm)
Ariommatidae			
<i>Psenes</i> sp.	3	2.2 \pm 0.5	4.7 \pm 1.1
Exocoetidae			
<i>Cheilopogon xenopterus</i>	22	59.7 \pm 28.7	16.7 \pm 3.0
<i>Cypselurus callopterus</i>	6	78.5 \pm 24.3	16.9 \pm 1.9
<i>Exocoetus</i> cf. <i>monocirrhus</i>	24	40.0 \pm 14.3	13.8 \pm 1.8
<i>Hirundichthys marginatus</i>	9	76.6 \pm 28.2	18.6 \pm 2.3
<i>Pronichthys sealei</i>	2	59.2 - 61.7	16.8 - 18.0
<i>Pronichthys tringa</i>	3	49.2 \pm 21.0	15.1 \pm 0.1
Hemiramphidae			
<i>Oxyporhamphus micropterus</i>	228	23.5 \pm 10.8	13.3 \pm 2.4
Carangidae			
<i>Caranx sexfasciatus</i>	1	76.5	15.1
<i>Caranx speciosus</i>	1	2.0	4.4
<i>Decapterus macarellus</i>	2	107.0	16.8
<i>Naucrates ductor</i>	5	1.9 \pm 0.7	4.3 \pm 0.6
<i>Seriola lalandi</i>	15	125.4 \pm 47.9	21.7 \pm 2.9
<i>Seriola rivoliana</i>	1	4.4	6.4
<i>Selar crumenophthalmus</i>	6	36.3 \pm 19.3	14.2 \pm 1.0
Coriphaenidae			
<i>Coryphaena hippurus</i> (juvenil)	1	5.2	10.8
<i>Coryphaena equiselis</i> (juvenil)	1	2.4	6.2
Kyphosidae			
<i>Kyphosus</i> sp.	1	65.4	14.3
Monacanthidae			
<i>Aluterus monocerus</i>	2	3.9 - 7.2	7.2 - 8.9
Balistidae			
<i>Balistes</i> cf. <i>polylepis</i>	1	2.0	3.7
Scombridae			
<i>Auxis rochei</i>	9	141.3 \pm 76.5	21.7 \pm 4.0
<i>Auxis thazard</i>	3	91.0 \pm 70.0	21.2 \pm 2.5
<i>Euthynnus lineatus</i> (juvenil)	2	132.7 - 196.6	18.0 - 23.1
Total 348			

micropterus (peso prom. 23.5 ± 10.8 g; longitud prom. 13.3 ± 2.4 cm). Las especies *Exocoetus* cf. *monocirrhus* y *Cheilopogon xenopterus*, ambas de la familia Exocoetidae, fueron las siguientes en número, seguidas por *Seriola lalandi* (Carangidae) y *Auxis rochei* (Scombridae). Algunas de las especies contaron con un solo registro como *Caranx sexfasciatus* y *Caranx speciosus* (Carangidae), *Balistes polylepis* (Balistidae), *Coryphaena hippurus* y *Coryphaena equiselis* (Coryphaenidae), y *Kyphosus* sp. (Kyphosidae). Los pocos calamares identificados correspondieron a la familia Ommastrephidae. El número de especies nuevas encontradas en los contenidos estomacales al aumentar el esfuerzo de muestreo alcanzó el umbral en el mes de abril con 64 muestras. En junio, con 83 muestras obtenidas, y en julio, cuando se alcanzaron las 110 muestras totales, no aparecieron especies nuevas; un patrón similar se presentó también para cada sexo por separado (Figura 2).

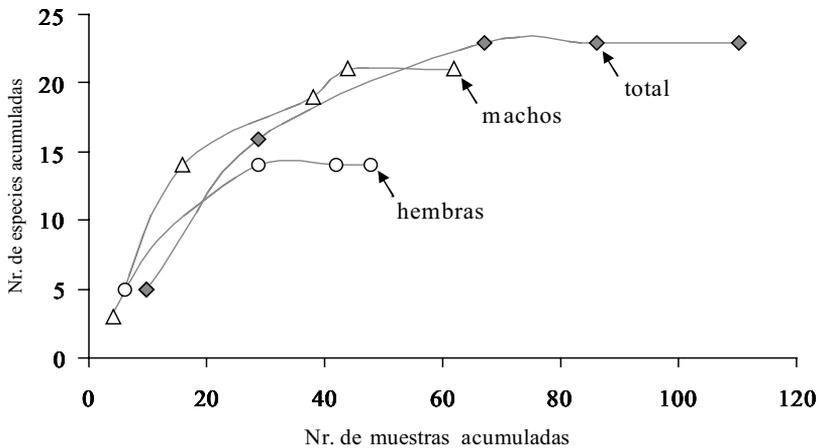


Figura 2. *Sula granti*: Curva de acumulación de especies de presas con relación al esfuerzo de muestreo (incremento en el número de contenidos estomacales).

A pesar del elevado número y la alta frecuencia de ocurrencia de la especie *O. micropterus*, en peso fue similar al aporte de todas las especies de la familia Exocoetidae juntas, que en número de individuos aportaron un 29.5% menos que *O. micropterus*. La frecuencia de ocurrencia de ambas familias fue la misma. Las familias Carangidae y Scombridae estuvieron presentes en el 19.6% del total de las muestras cada una, siendo por lo tanto un 28.4% menos frecuentes que las dos familias anteriores. En cuanto al número de ítems, la familia Scombridae registró un 0.9% menos que la familia Carangidae pero en peso representó un 3.5% más, es decir que los escómbridos consumidos por los piqueros fueron ligeramente más pesados que los carangidos. Las familias bajo la categoría de "otras" (Ariommatidae, Coriphaenidae, Monacanthidae y Balistidae) y los calamares, tuvieron una representación en la dieta por debajo del 10% en las tres variables, a excepción de los calamares que tuvieron una frecuencia de ocurrencia del 16.7% (Tabla 4).

Tabla 4. *Sula granti*: Comparación de la dieta entre machos y hembras en la Isla Malpelo. Se relacionan las variables peso húmedo (g), número y frecuencia. Todos los valores son porcentajes calculados con base en los totales para cada sexo. La columna de Importancia corresponde a la suma de los porcentajes de las tres variables para cada familia. Los porcentajes fueron obtenidos a partir del total de datos de peces y de calamares, sin contar los datos de los ítems no identificados ni las masas. La categoría “Otras” incluye las familias con uno o dos representantes (Ariommatidae, Coriphaenidae, Monacanthidae y Balistidae).

Familia	Peso		Número		Frec. de ocurrencia		Importancia (Σ)	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
Hemiramphidae	23.9	46.3	47.8	58.3	50.0	46.5	121.7	151.1
Exocoetidae	34.8	25.2	29.1	20.7	52.2	46.5	116.1	92.4
Scombridae	26.1	10.3	12.1	2.5	32.6	10.3	70.8	23.1
Carangidae	15.0	16.5	5.5	9.1	15.2	22.4	35.7	48.0
Calamares	0.2	0.2	5.5	5.8	17.4	15.5	23.1	21.5
Otras	0	1.5	0	3.7	0	10.3	0	15.5

Comparación intraespecífica y temporal de la dieta

Ambos sexos de *S. granti* consumieron en mayor cantidad individuos de *O. micropterus* (familia Hemiramphidae); en la dieta de los machos representaron un porcentaje en número un poco mayor que para las hembras. La familia Exocoetidae fue la segunda más consumida representando en las hembras un porcentaje ligeramente mayor que en los machos. La tercera familia más consumida fue diferente para ambos sexos: en las hembras fue Escombridae, en los machos fue Carangidae, luego calamares y después Escombridae. Individuos de otras familias fueron encontrados únicamente en los contenidos estomacales de los machos pero su aporte fue menor al 5% en peso y en número (Tabla 4). La dieta de hembras y machos fue significativamente diferente en cuanto a la cantidad de ítems ingeridos (Prueba G = 31.96, $P < 0.001$) y en cuanto al peso de cada categoría alimentaria consumida ($X^2 = 171.13$; $P < 0.0000$). La diferencia en número más marcada se presentó en la familia Scombridae y en menor proporción en la familia Exocoetidae. El peso fue la variable en la que se presentaron las mayores diferencias intraespecíficas en la dieta. Para los machos la familia Hemiramphidae aportó casi la mitad de la composición de la dieta, mientras que para las hembras representó tan solo una cuarta parte; en las hembras los exocoetidos y escómbridos exhibieron un porcentaje mayor en esta variable.

Pese a que en ambos sexos más del 60% de los peces presentaron tamaños entre 11 y 15 cm de longitud, las frecuencias de los tamaños de peces ingeridos por hembras y machos presentaron diferencias consistentes y significativas (K-S = 0.06, $p = 0.0056$). En las hembras fue constante una mayor frecuencia de peces de mayor tamaño, mientras que en los machos fueron ligeramente más frecuentes los peces con longitudes pequeñas (Figura 3). Estas diferencias resultan más acusadas si se incluyen en el análisis las masas de peces, ya que todas corresponden al rango de menor tamaño y fueron consumidas en mayor proporción por machos que por hembras: de 10

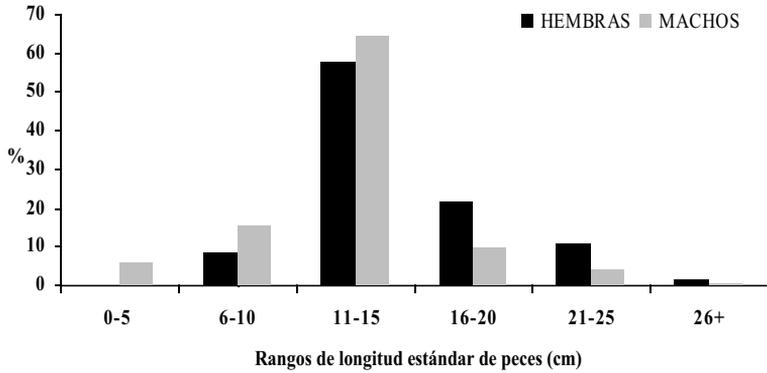


Figura 3. *Sula granti*: Distribución de tamaños de peces ingeridos por hembras y machos en la Isla Malpelo.

encontradas, 7 pertenecieron a machos y 3 a hembras. Mientras que el peso promedio de las masas de los machos fue de 26.1 g, el de las hembras fue de 2.8 g, lo que indica que las masas de los machos contenían una mayor cantidad de peces. Los calamares, que también estuvieron dentro del rango de menor tamaño, se hallaron en contenidos de machos y hembras en proporciones similares (Tabla 4).

Todas las familias de peces y los calamares presentaron variaciones temporales marcadas en los porcentajes de las tres variables evaluadas (Tabla 5). Para el caso de la familia Hemiramphidae no se encontró ningún *O. micropterus* durante el mes de febrero, a pesar de ser esta especie la mejor representada en la dieta de *S. granti* durante todo el período evaluado (Tabla 5). Durante los meses de septiembre de 2004 y junio y julio de 2005 constituyó la mitad o más de los contenidos estomacales, con valores de frecuencia de ocurrencia de hasta 84.2% para el mes de junio. Su representación en peso en abril fue baja (11.1%) con respecto al resto de los meses, y con respecto a las familias de peces más representativas en el mismo mes (Tabla 5). En número, este porcentaje fue ligeramente más alto que el de las otras familias de peces y los calamares, indicando que se trató de individuos pequeños.

La familia Exocoetidae, aunque no mostró fuertes variaciones a lo largo del periodo de estudio, alcanzó sus menores valores durante el mes de abril. Su representación general en la dieta de *S. granti* fue superada en la mayoría de los meses por la familia Hemiramphidae, salvo en abril y febrero, meses en los que presentó su mayor porcentaje en peso y frecuencia de ocurrencia (Tabla 5). En septiembre de 2004 y en junio y julio de 2005, los hemiramphidos constituyeron en peso el 60% o más de la dieta de los machos; en las hembras este porcentaje fue menor (Tabla 6).

La familia Scombridae fue la que más aportó en peso durante el mes de febrero (Tabla 5); su bajo porcentaje en número se debe a que se trató de individuos grandes que algunas veces conformaron el total de los contenidos estomacales. De hecho, fueron los peces más grandes consumidos en este mes ($K-W = 30.2, P < 0.01$).

Tabla 5. *Sula granti*: Comparación temporal de la dieta en la Isla Malpelo (hembras y machos juntos). Todos los valores son porcentajes del total del peso, del número total de ítems y del total de muestras para cada variable. La frecuencia de ocurrencia es el número de muestras en que cada familia estuvo presente. Las casillas “sin dato” corresponden a individuos que no fueron pesados por encontrarse en un avanzado estado de digestión. Se especifica el número de contenidos estomacales para cada mes (n).

	Sep-2004 n = 10	Feb-2005 n = 19	Abr-2005 n = 38	Jun-2005 n = 19	Jul-2005 n = 24
Peso					
Hemiramphidae	51.9	0	11.1	45.8	61.3
Exocoetidae	35.8	45.6	15.8	39.5	27.7
Scombridae	11.9	47.0	33.2	7.6	3.5
Carangidae	0.4	4.5	38.5	6.9	7.2
Calamares	sin dato	1.1	sin dato	0.2	0.3
Otras	0	1.8	1.5	0	0
Número					
Hemiramphidae	57.5	0	36.0	69.0	75.0
Exocoetidae	25.0	39.6	20.2	24.6	19.0
Scombridae	2.5	11.3	19.1	2.1	1.0
Carangidae	12.5	7.5	21.3	1.4	2.0
Calamares	2.5	26.4	2.2	2.8	3.0
Otras	0	15.1	1.1	0	0
Frec. de ocurrencia					
Hemiramphidae	77.8	0	27.0	84.2	80.9
Exocoetidae	45.5	55.5	32.4	73.7	47.6
Scombridae	55.1	33.3	27.0	15.8	4.8
Carangidae	11.1	11.1	35.1	10.5	9.5
Calamares	11.1	44.4	2.7	21.0	14.3
Otras	0	27.7	2.7	0	0

Tabla 6. *Sula granti*: Comparación temporal de la dieta entre machos y hembras en la Isla Malpelo con base en el peso aportado por cada categoría. Los valores son porcentajes. No se tuvieron en cuenta las masas, ni los ítems no identificados.

	Hemiramphidae		Exocoetidae		Scombridae	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
Sep-04	42.7	67.8	38.5	31.0	18.8	0
Feb-05	0	0	60.6	29.3	38.6	56.1
Abr-05	6.6	18.1	13.6	19.3	44.8	14.6
Jun-05	37.8	62.2	45.4	27.3	11.3	0
Jul-05	33.1	70.4	34.2	25.6	14.5	0
	Carangidae		Calamares		Otras	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
Sep-04	0	1.1	sin dato	0	0	0
Feb-05	0	9.4	0.8	1.5	0	3.7
Abr-05	35.0	44.1	0	sin dato	0	3.8
Jun-05	5.1	10.5	0.3	0	0	0
Jul-05	17.9	3.7	0.4	0.2	0	0

Febrero y abril fueron los meses en los que estos peces aportaron sus mayores valores en peso y número (Tabla 5).

Los carangidos fueron los más importantes en el mes de abril en cuanto a peso y frecuencia de ocurrencia (Tabla 5); en número fueron superados por los hemiramphidos, ya que se trató de individuos más grandes que los de esa familia, e incluso que los escómbridos. De todos los meses, abril fue en el que hicieron su mayor aporte a la dieta.

La contribución en peso de los calamares y de las especies raras fue muy baja (Tabla 5). Sin embargo, para los calamares su mayor valor se registró en el mes de febrero con apenas el 1.1% pero en número alcanzó a representar casi el 30% de la dieta, y tuvo una frecuencia de ocurrencia del 44.4%. Las especies raras registraron su mayor aporte en el mes de febrero con un porcentaje del 1.8%, que en número representó el 15.1% de la dieta, y en frecuencia de ocurrencia el 27.7%. Las anteriores diferencias en peso y número se deben a que el tamaño de estas presas fue muy pequeño. En abril se registró el único individuo del género *Kyphosus* sp. y en septiembre se registraron los 5 individuos de la especie *Naucrates ductor*. Los meses en que la familia Hemiramphidae presentó los valores más bajos (febrero y abril) se encontró la mejor representación de las demás familias de peces y de los calamares.

En febrero, la familia Exocoetidae generó un aporte notablemente mayor para las hembras que para los machos, para quienes los escómbridos dominaron en la dieta con más del 50%. Los carangidos y miembros de otras familias estuvieron presentes sólo en los contenidos de los machos. Los machos consumieron escómbridos únicamente en febrero y abril, mientras que las hembras lo hicieron durante todos los meses evaluados, con picos de abundancia en esos dos meses, siendo en abril incluso más representativos en peso que los voladores. El aporte en peso de los calamares fue similar en ambos sexos, sin embargo en febrero se presentó la mayor diferencia intraespecífica al estar mejor representados en machos que en hembras (Tabla 6).

A excepción del mes de febrero, las presas de tallas entre 11 y 15 cm de longitud fueron las mejor representadas. En septiembre, junio y julio las presas clasificadas en este rango de tamaño intermedio constituyeron más del 60% de las capturas, y consistieron en gran parte de peces de la familia Hemiramphidae. Durante el mes de febrero casi el 40% estuvo constituido por presas de tamaños muy pequeños (entre 0 y 5 cm). No se registraron presas muy grandes (de 26 cm o más) durante los meses de junio y julio (Figura 4).

La comparación de los pesos de los contenidos estomacales entre los diferentes meses arrojó diferencias significativas ($K-W = 23.67$, $P < 0.01$), siendo junio el mes con el peso promedio significativamente mayor (267 g). Este mes correspondió al periodo en que la mayoría de las aves se encontraba empollando o alimentando a las crías, lo cual coincide con el modelo propuesto por Ricklefs (1983) (Figura 5). En el resto de

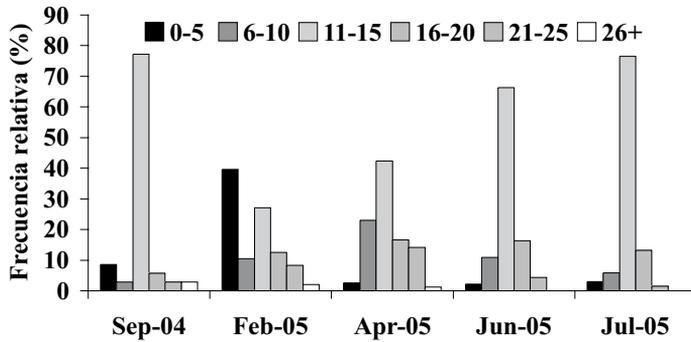


Figura 4. *Sula granti*: Comparación temporal de la distribución de tamaños de presas ingeridas por ambos sexos en la Isla Malpelo. Las barras corresponden al número de ítems en cada rango de tamaño como porcentajes del total de ítems encontrados en cada mes.

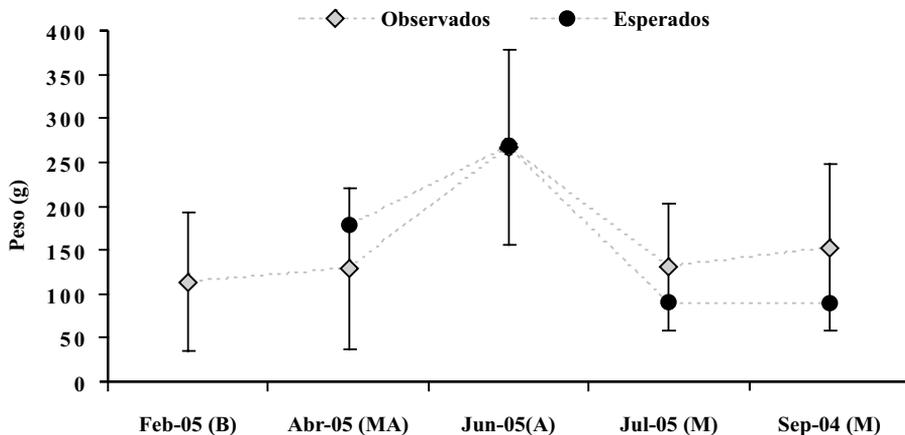


Figura 5. *Sula granti*: Comparación de la variación temporal de los pesos de los contenidos estomacales observados y esperados en la Isla Malpelo, con base en el modelo de demanda energética reproductiva propuesto por Ricklefs (1983): Las letras entre paréntesis en los meses corresponden a: B = demanda baja; MA = demanda media-alta; A = demanda alta; M = demanda media (ver métodos). Los pesos observados son promedios mensuales en gramos \pm la desviación estándar.

los meses, los pesos registraron valores menores y se ajustaron a dicho modelo (Figura 5). El menor peso registrado correspondió al del periodo no reproductivo (febrero), en el cual se espera la menor demanda energética. En el periodo de incubación de los huevos (abril), cuando la demanda energética debe aumentar, el peso promedio de los contenidos aumentó con respecto a febrero. El peso de los contenidos durante el periodo de crianza y alimentación de los polluelos y volantones (julio y septiembre) se comportó de acuerdo a lo esperado y se registraron pesos menores con relación a junio (Figura 5).

DISCUSIÓN

Composición general de la dieta, frecuencia de tamaños y taxonomía de las presas

Los pocos estudios sobre la dieta de *S. granti* y *Sula dactylatra* (especie hermana muy similar en aspecto y ecología) muestran que los peces son la base de su dieta y que los calamares constituyen una parte complementaria y reducida de la misma (Anderson, 1993). Esta situación se encontró también en la colonia de Malpelo pero las proporciones en el consumo de calamares variaron sustancialmente comparadas con la colonia de *S. dactylatra* en la Isla Navidad (océano Pacífico), en donde se halló cerca de un 12% en peso (Schreiber y Hensley, 1976); ese valor en Malpelo no alcanzó a representar el 1%. La frecuencia de ocurrencia de calamares también fue mucho mayor en la Isla Navidad con un 47% de las muestras, mientras que en Malpelo fue tan solo del 16%. De igual forma los tamaños y pesos de los calamares consumidos por *S. dactylatra* en ese estudio fueron mayores (promedios = 8.5 cm y 12.4 g) que los de *S. granti* en Malpelo. Con relación a los peces, su longitud y peso promedio fueron muy semejantes entre ambos estudios (Schreiber y Hensley, 1976). En otro estudio con *S. dactylatra* en la Isla Ascensión (océano Atlántico), sólo un 1% de los ítems encontrados correspondió a calamares (Dorward, 1962). En la colonia de *S. granti* en las Islas Galápagos no se registraron calamares en los contenidos, aunque ocasionalmente se observan durante la alimentación a los polluelos (Anderson, 1993).

La colonia de *S. granti* en Malpelo posee una de las dietas más ricas en especies (al menos 9 familias de peces con 23 especies, más los calamares) junto con la colonia de *S. dactylatra* de Hawai, en la que se encontraron 15 familias de peces y más de 26 especies, incluidas Exocoetidae, Hemiramphidae y Carangidae como las de mayor representación (Harrison *et al.*, 1983; 1984; Tabla 7). En la colonia de Malpelo, a diferencia de las demás colonias tanto de *S. granti* como de *S. dactylatra*, no se encontraron anchoas ni sardinas, que en los otros sitios son presas muy importantes en la dieta de los piqueros. Podría ser que en las aguas del Pacífico Oriental Tropical a la altura de Malpelo la abundancia de estas presas sea muy baja porque no existen los sistemas de surgencias que atraen bancos gigantes de esas especies (Mann, 1996; 2000; Cole y McGlade, 1998), o que la abundancia de presas como voladores y mediospicos es muy alta. Ambas posibilidades no son necesariamente excluyentes.

La dieta de *S. granti* en Galápagos incluye presas de atunes y mediospicos pero de forma muy ocasional (Tabla 7); hoy en día los peces voladores son la base de su dieta pero hasta 1997 lo fue también una especie de sardina (*Sardinops sagax*) (D. Anderson, com. pers.). Los peces voladores parecen ser la única presa común por excelencia entre las distintas colonias de *S. granti* y *S. dactylatra* (Tabla 7), mientras que el resto de los componentes varía, seguramente dependiendo de la distribución de las especies de peces y de calamares de las otras familias, y de los diferentes sistemas

Tabla 7. Listado peces presa de *Sula granti* en la isla Malpelo comunes con otros estudios sobre la dieta de *S. granti* y *S. dactylatra*. Las casillas con x corresponden a especies comunes; las casillas con x seguida de un nombre o más entre paréntesis, corresponden a la(s) especie(s) encontrada en otro estudio perteneciente al mismo género; sd = sin detalles.

<i>Sula granti</i>		<i>Sula dactylatra</i>		
Malpelo	Galápagos	Ascensión	Hawái	Navidad
Ariommatidae				
<i>Psenes</i> sp.			x (cyanophrys)	
Exocoetidae	x (varias)			
<i>Cypcelurus collopterus</i>			x (speculiger, atrisignis)	x (spilonopterus)
<i>Exocoetus</i> cf. <i>monocirrhus</i>		x (volitans)	x (volitans)	x (volitans)
<i>Pronichthys sealei</i>				x (albimaculatus)
Hemiramphidae	x (sd)			
<i>Oxyporhamphus micropterus</i>		x		
Carangidae				
<i>Decapterus macarellus</i>		x	x	
<i>Selar crumenophthalmus</i>		x		
Coriphaenidae				
<i>Coryphaena hippurus</i> (juvenil)			x	
<i>Coryphaena equiselis</i> (juvenil)			x	
Kyphosidae				
<i>Kyphosus</i> sp.			x (bigibbus)	
Scombridae	x (sd)			
<i>Auxis thazard</i>			x	
<i>Euthynnus lineatus</i> (juvenil)				x (affinis)
Especies totales	sd	14	>26	>5
Especies en común	>3	3	4	0
Géneros en común	>3	1	4	4
Fuente	Anderson, 1993	Dorward, 1962	Harrison <i>et al.</i> , 1983	Schreiber y Hensley, 1976

de corrientes marinas que afectan a cada zona. De esta forma se podría explicar por qué difieren tanto en composición las dietas de *S. granti* entre las poblaciones de Malpelo y Galápagos, estando tan cerca una de la otra. A nivel regional, la base de su dieta está compuesta por especies de las familias Exocoetidae, Hemiramphidae, Clupeidae, Engraulidae, Scombridae y Carangidae, todas ellas de aguas pelágicas circuntropicales (Fisher *et al.*, 1995).

El tamaño intermedio de los peces con mayor frecuencia consumidos (familias Hemiramphidae y Exocoetidae entre 11 y 15 cm) puede ser indicador del tamaño óptimo para lograr una mejor relación costo-beneficio. De esta forma el tiempo y la energía invertida en la captura y manipulación de la presa es baja en comparación con la ganancia energética obtenida. Presas muy grandes pueden resultar difíciles de capturar

y manipular, mientras que presas muy pequeñas, aunque fáciles de manipular, también pueden ser difíciles de capturar, ya que implican un gran número de clavados tras objetivos móviles y pequeños. Además, sería necesario un mayor número de capturas para obtener el contenido nutricional necesario. No obstante, las masas de peces observadas pueden ser el producto de otra estrategia de pesca empleada por los piqueros, que consiste en capturar, posados en la superficie del mar, pequeños juveniles que viajan en cardúmenes bajo la sombra de objetos flotantes muy frecuentes en mar abierto y alrededor de Malpelo. Las presas muy grandes, como los atunes de más de 20 cm, parecen ser capturadas en los “fish balls”, ya que en casi todas las salidas se observaron estas aglomeraciones de peces en los alrededores de Malpelo, y a cientos de piqueros pescando en ellos. En una ocasión uno de esos “fish ball” estuvo conformado por atunes (*Thunnus albacares*) y tiburones (*Carcharhinus* spp. prob. *falciformis* o *limbatus*), y en él participaron, además de *S. granti*, *Fregata* spp., y prob. *Sula sula*. El reducido tamaño de los calamares encontrados en los contenidos estomacales de los piqueros en Malpelo puede ser indicador de una baja disponibilidad de tallas grandes en la superficie; en otras colonias se han registrado tallas mayores y es claro que los piqueros están en condiciones de capturarlos.

La similitud de la contribución en peso de la familia Hemiramphidae y Exocoetidae, en contraste con las diferencias en su contribución en número (Hemiramphidae el doble de numerosa que Exocoetidae), se debe a que los voladores son más grandes que los mediospicos y por lo tanto una menor cantidad de peces es necesaria para suplir la demanda alimentaria. Esta situación llevaría a pensar que para los piqueros resulta más provechoso ingerir peces voladores, pero la frecuencia de los mediospicos en los contenidos estomacales fue mayor, indicando que quizá sean más abundantes en el medio que los voladores o más fáciles de capturar (o ambas), lo que a la larga compensaría las diferencias en el tamaño (peso) de las presas. La importancia de las familias Scombridae y Carangidae radica en que, pese a sus bajos porcentajes en número y frecuencia de ocurrencia, su aporte en peso fue significativo. El gran tamaño de estas presas se puede traducir en un menor número de clavados, de tal forma que el beneficio obtenido es mayor, pero su baja frecuencia en la dieta sugiere que no son tan fáciles de capturar o manipular, o que su disponibilidad en el medio es baja (o ambas).

La baja representatividad en la dieta de los piqueros del resto de las familias implica que se trata de presas ocasionales, la mayor parte de ellas asociadas en sus fases juvenil y adulta al bentos marino (ambientes rocosos y arrecifes de coral) y a objetos flotantes (Fisher *et al.*, 1995). Este tipo de presas también pueden ser capturadas por los piqueros posados en la superficie, quizá cuando las otras presas más frecuentes escasean. No obstante hay que tener presente que los piqueros forrajeen ocasionalmente en las inmediaciones de las islas en donde abundan los ambientes rocosos y arrecifes coralinos, pudiendo de vez en cuando explotar los recursos ahí presentes, especialmente cuando las especies pelágicas están en bajas densidades (Mellink, 2000).

Comparación intraespecífica y temporal de la dieta

Aunque el número de contenidos estomacales colectados en cada visita fue bajo en comparación al tamaño de la población de piqueros en Malpelo, de las comparaciones entre sexos y entre meses se pueden sacar algunas conclusiones preliminares. En machos y hembras los exocoetidos y hemiramphidos tuvieron similares frecuencias de ocurrencia, lo que sugiere que están igualmente disponibles para ambos sexos en el medio, luego su consumo no necesariamente está determinado por diferencias en los lugares de alimentación de los piqueros. La distribución de las frecuencias de tamaños resulta muy útil en la comparación de la ecología trófica de organismos que consumen alimentos similares y en la misma área (Ashmole y Ashmole, 1967), y para el caso del Piquero de Nazca de Malpelo parece que la dieta de los machos es más rica en especies pero con tendencia hacia presas de menor tamaño, mientras que la de las hembras es menos rica en número de especies y con presas de mayor tamaño. Las diferencias en riqueza de presas consumidas ocurrieron en los meses en que los mediospicos (*O. micropterus*), la presa más abundante en la dieta, disminuyó drásticamente. Esta evidencia puede deberse a que los machos se vieron más afectados que las hembras y debieron recurrir a otras fuentes de alimento adicionales para complementar su dieta. Las diferencias en el tamaño de las presas sugiere que tal vez exista una ligera separación de nicho directamente relacionada con el tamaño de presas (Schreiber y Hensley, 1976) y, en menor medida, con el tipo de alimento ingerido.

Del análisis temporal se desprende que la familia Exocoetidae, por representar un aporte en peso poco variable en la dieta de *S. granti* en Malpelo, es el recurso más estable para las aves al estar disponible de manera continua. No obstante, y a pesar de su ausencia o baja representación en la dieta durante febrero y abril, la especie *O. micropterus* (Hemiramphidae) resultó ser la principal fuente de alimento para los piqueros durante el período evaluado. En este sentido, difícilmente su ausencia puede ser atribuida a un bajo número de contenidos estomacales evaluados, ya que en los otros meses esta especie de presa estuvo presente en casi todas las muestras. Frecuentemente los cambios en la dieta de aves marinas que explotan la superficie del mar reflejan cambios en las poblaciones de las presas (Schreiber y Burger, 2001), y las variaciones en la representatividad de todas las categorías alimentarias de la dieta de los piqueros en Malpelo sugiere que cuando las presas típicas (en cuanto a más frecuentes) escasean o están ausentes, los piqueros buscan otras alternativas. Esta misma situación se presentó en las colonias de *Sula variegata*, *Sula nebouxii* y *S. dactylatra* del norte de Perú entre 1997 y 1998, cuando el fenómeno de El Niño provocó una dramática disminución en las poblaciones de su presa principal, la anchova peruana (*Engraulis ringens*) (Jahncke y Goya, 2000). El Niño de ese año también afectó la población de *Sula leucogaster* del norte del golfo de California, la cual presentó una dieta más diversa al disminuir la disponibilidad de la anchova pacífica (*Cetengraulis mysticetus*) (Mellink *et al.*, 2001). El Niño de 1986-1987 generó una respuesta similar en

las colonias de *S. granti* y *S. nebowxii* de Galápagos, en donde los piqueros se alimentaban principalmente de la sardina *Sardinops sagax* (Anderson, 1989).

Para explicar las variaciones en la dieta se podría pensar que las aguas de Malpelo se vieron afectadas por alguna anomalía térmica durante los primeros meses del 2005, por ejemplo un ligero fenómeno de El Niño. Sin embargo, la Discusión de Diagnostico del El Niño/oscilación del sur (ENSO), emitida por el Centro de Predicción Climática NCEP el 3 de marzo y el 5 de mayo de 2005, más los datos de la temperatura superficial del mar (SST) para febrero y abril presentados por ese mismo centro, muestran que febrero fue un mes ENSO-neutral para la región donde esta ubicada Malpelo y que en abril, a pesar de que la SST aumentó considerablemente, no alcanzó niveles de anomalías durante los días de muestreo (Anónimo, 2005).

La ausencia de *O. micropterus* en la dieta de los piqueros durante febrero y su baja representatividad en abril con relación a los demás meses, podría ser el resultado del ciclo reproductivo de esta especie, quizá estrechamente ligado al ciclo anual de las corrientes marinas que afectan las aguas del Pacífico Oriental Tropical a la altura de Malpelo. Lo anterior puede guardar alguna relación con que en abril aparecieron otra vez hemiramphidos en las muestras, pero más pequeños que los de los otros meses, lo que se reflejó también en las diferencias en sus porcentajes en número y en peso.

Otra posibilidad que puede explicar la variación temporal de *O. micropterus* en la dieta de los piqueros tiene que ver con el ciclo reproductivo de *S. granti* en Malpelo. El mes de cortejo y cópula de las aves (febrero) coincidió con el mes en que los mediospicos estuvieron ausentes en los contenidos estomacales, mientras que las épocas con crías (junio, julio y septiembre) con la mayor abundancia de esta presa en los contenidos. Cuando los piqueros se encuentran cortejando, deben permanecer cerca de sus nidos para cuidar su territorio (Nelson, 1978) y, como no poseen altos requerimientos energéticos (Ricklefs, 1983), es posible que reduzcan sus rangos de forrajeo y se alimenten en las proximidades de las islas, en donde probablemente estos hemiramphidos son menos abundantes, ya que se trata de una especie de aguas oceánicas (Fisher *et al.*, 1995). Puede ser esta la razón para que los picos de abundancia de *O. micropterus* en la dieta se encuentren en los meses de mayor requerimiento alimentario de los piqueros.

Sin embargo, se deben tener presentes otros planteamientos más comunes en la literatura, como que el ciclo reproductivo de los piqueros en Malpelo esté acoplado con la disponibilidad temporal del alimento (cambios periódicos o impredecibles), o con el ciclo reproductivo de sus presas predilectas. Frecuentemente las aves marinas modifican sus ciclos reproductivos debido a cambios en la disponibilidad de alimento (Schreiber y Burger, 2001), especialmente las que habitan en el trópico en donde las condiciones ambientales son impredecibles y por lo tanto son comunes los ciclos reproductivos no estacionales (Le corre, 2001). No obstante, la colonia de *S. granti* en Galápagos no se vio severamente afectada durante el fenómeno de El Niño 1986-87 y, aunque escaseó su

presa predilecta (*Sardinops sagax*), encontró como suplir la demanda de alimento con peces voladores (Anderson, 1989). De cualquier forma es más probable que los cambios en la dieta de aves marinas reflejen cambios en las poblaciones de las presas, o cambios en los sitios de forrajeo, a que se deban a cambios inherentes a las preferencias alimentarias (Schreiber y Burger, 2001).

La variación en el peso de los contenidos estomacales mostró la relación esperada a partir del modelo de demanda energética del ciclo reproductivo de aves marinas de Ricklefs (1983). Los bajos valores para el mes de febrero, pueden deberse a que en los piqueros la actividad de alimentación resulta relegada en importancia frente a la necesidad de encontrar un nido, establecer una pareja, realizar el cortejo hasta lograr la cópula, y cuidar en pareja las posturas durante los primeros días (Nelson, 1978; Anderson, 1993; Osorio-Beristain y Drummond, 2001). El incremento en los pesos de los contenidos en los demás meses, obedeció en todos los casos a las necesidades de alimento de las crías.

Un registro continuo de la dieta y el ciclo reproductivo de *S. granti* en Malpelo, complementado con un estudio de la disponibilidad del alimento en el medio, permitirían establecer mejor las variaciones temporales de la dieta, así como de la disponibilidad temporal de sus presas principales, y las relaciones con su ciclo reproductivo. Si resulta que la dieta del piquero está altamente asociada a la abundancia de peces, estudios sencillos podrían ser un buen indicador, inmediato y económico, de la abundancia y distribución de los recursos (Ashmole y Ashmole, 1967; Janhcke y Goya, 1998; Janhcke y Paz-Soldan, 1998; Janhcke y Zileri, 1998). Las relaciones entre el ciclo reproductivo y la disponibilidad temporal del alimento servirían para saber hasta que punto dicha asociación es una respuesta evolutiva de la especie y su capacidad de adaptación frente a cambios en el ambiente externo (Crawford, 1987; Montevecchi y Myers, 1997).

AGRADECIMIENTOS

Al INVEMAR y a COLCIENCIAS por el apoyo financiero y logístico brindado dentro del proyecto “Esquemas de competencia y uso de recursos en aves marinas de Malpelo” (# 2105-09-13527). A L. M. Mejía, E. Rubio y R. Pitman por su colaboración en la identificación de los peces. A P. Stevenson y A. Estrada por sus comentarios y aportes en la presentación y análisis de los resultados. A F. A. Estela, B. Werding y J. C. Botello por su apoyo a la investigación y su colaboración en campo. A D. Anderson por compartir información sobre los piqueros de Galápagos. A R. Franke, F. A. Estela y O. D. Solano por sus aportes al manuscrito. A la UAESPNN por permitir y promover las investigaciones en el SFF Isla Malpelo. A S. Bessudo y a la Fundación Malpelo por su ayuda durante los viajes y trámites necesarios para el trabajo de investigación en la Isla. A la tripulación del María Patricia por la colaboración durante los cruceros. A la Armada Nacional por la invitación a uno de sus cruceros oceanográficos. A los tenientes,



suboficiales y, en particular, a los infantes de marina que custodiaron la Isla durante las salidas de campo, por su hospitalidad y colaboración. Al Departamento de Ecología de la Universidad de Giessen (JLU) y al Servicio Alemán de Intercambio Académico (DAAD) por el apoyo financiero y logístico brindado a MLV.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, D.J. 1989. Differential responses of boobies and other seabirds in the Galápagos to the 1986-87 El Niño-Southern oscillation event. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 52:209-216.
- Anderson, D.J. 1993. Masked booby. En: A. Poole y F. Gill (Eds.). *The Birds of North America*. 73:1-16.
- Anderson, D.J. y R.E. Ricklefs. 1992. Brood size and food provisioning in Masked and Blue-footed boobies (*Sula* spp.). *Ecology*, 73:1363-1374.
- Anónimo. 2005. Discusión de Diagnostico del El Niño/oscilación del sur (ENSO). Noviembre de 2005. <http://www.noaa.gov>.
- Ashmole N.P. y M.J. Ashmole. 1967. Comparative feeding ecology of seabirds in a tropical oceanic island. *Yale Peabody Mus. Nat. Hist. Bull.*, 24:1-110.
- Au, D.W.K. y R.L. Pitman. 1986. Seabird interactions with dolphins and tuna in the Eastern Tropical Pacific. *The Condor*, 88: 304-317.
- Crawford, R.J.M. 1987. Food and population variability in five regions supporting large stocks of anchovy, sardine and horse mackerel. En: Payne, A. I. L., J. A. Gulan y K. H. Brink (Eds.). *The Benguela and comparable ecosystems*. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 5:735-757
- Croxall, J.P., y P.A. Prince. 1980. Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia. *Biol. J. Linn. Soc.*, 12:103-131.
- Cole, J. y J. McGlade. 1998. Clupeoid population variability, the environment and satellite imagery in coastal upwelling systems. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 8(4):445-471.
- Diamond, A.W. 1971. The ecology of seabirds of Aldabra. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B.*, 260:561-571.
- Diamond, A.W. 1983. Feeding overlap in some tropical and temperate seabird communities. *Studies in Avian Biology*, 8:24-46.
- Dorward, D.F. 1962. Comparative biology of the White Booby and the Brown Booby *Sula* spp. at Ascension. *Ibis.*, 103b:173-220.
- Fischer, W., F. Krupp, W. Schneider, C. Sommer, K. Carpenter y V. Niem. 1995. Guía FAO para la identificación de especies para los fines de la pesca Pacífico Centro-Oriental. Roma : FAO 2 y 3: 647-1813.
- Graham, J.B. (Ed.). 1975. *The Biological Investigation of Malpelo Island, Colombia*. *Smith. Contr. Zoo.*, 176:1-8.
- Harrison, C.S., T.S. Hida y M.P. Seki. 1983. Hawaiian seabird feeding ecology. *Wildlife Monographs* 85:1-71.
- Harrison, C.S., T.S. Hida y M.P. Seki. 1984. The diet of the Brown Booby *Sula leucogaster* and Masked Booby *Sula dactylatra* on Rose Atoll, Samoa. *The Ibis*, 126:588-590.
- Jahncke, J. 1998. Las poblaciones de aves guaneras y sus relaciones con la abundancia de anchoveta y la ocurrencia de eventos El Niño en el mar peruano. *Bol. Inst. Mar. Perú*, 17(1-2):1-13.
- Jahncke, J. y E. Goya. 1998. Las dietas del Guanay del Piquero Peruano como indicadores de la abundancia y distribución de anchoveta. *Bol. Inst. Mar. Perú*, 17(1-2):15-33.

- Jahncke, J. y E. Goya. 2000. Responses of three booby species to El Niño 1997-1998. *Waterbirds*, 23 (1):102-108.
- Jahncke, J. y L. Paz-Soldan. 1998. La biología reproductiva de las aves guaneras y sus relaciones con la disponibilidad de anchoveta. *Bol. Inst. Mar. Perú*, 17(1-2):55-66.
- Jahncke, J. y D. Zileri. 1998. Estudios sobre dieta en piqueros como indicadores de la estructura por tallas de los stocks de anchoveta en el mar peruano. *Bol. Inst. Mar. Perú*, 17(1-2):47-54.
- Le Corre, M. 2001. Breeding seasons of seabirds at Europa Island (southern Mozambique Channel) in relation to seasonal changes in the marine environment. *J. Zool. Lond.*, 254:239-249.
- López-Victoria, M. y F. Estela. 2006. Additions to the breeding seabirds of Malpelo Island, Colombia. *Mar. Ornithol.*, 34:83-84.
- López-Victoria, M. y F. Estela. 2007. Aspectos sobre la ecología del Piquero de Nazca (*Sula granti*) en la isla Malpelo. 131-142 En: DIMAR-CCCP, UAESPNN (Eds.). Santuario de Fauna y Flora Malpelo: Descubrimiento en marcha. DIMAR, Bogotá.
- López-Victoria, M. y D. Rozo. 2006. Model-based geomorphology of Malpelo Island and spatial distribution of breeding seabirds. *Bol. Invest. Mar. Cost.*, 35:111-131.
- Mann, K. 1996. *Dynamics of Marine Ecosystems*. Ed. Bladwell Publishing, 475 p.
- Mann, K. 2000. *Ecology of coastal waters: with implications for management*. Ed. Bladwell Publishing, 406 p.
- Mellink, E. 2000. Breeding of Brown Boobies en the Gulf of California: Seasonality and apparent Effects of El Niño. *Waterbirds*. 23(3):494-499.
- Mellink, E., J. Dominguez y J. Luevano. 2001. Diet of eastern pacific brown boobies *Sula leucogaster brewsteri* in Isla San Jorge, North-eastern gulf of California, and an April comparison with diets in the middle gulf of California. *Mar. Ornithol.*, 29:23-28.
- Mills, K. L. 1998. Multispecies seabird feeding flocks in the Galapagos Islands. *The Condor*. 100:277-285.
- Montevocchi, W. A. y R. A. Myers. 1997. Centurial and decadal oceanographic influences on changes in northern gannet populations and diets in the north-west Atlantic: implications for climate change. *ICES J. Mar. Sci.*, 54:608-614.
- Nelson, J. B. 1978. *The Sulidae*. Oxford Univ. Press, Oxford, UK.
- Osorio-Beristain, M. y H. Drummond. 2001. Male boobies expel eggs when paternity is in doubt. *Behavioral Ecology*, 12(1):16-21.
- Pearson, T.H. 1968. The feeding ecology of sea-bird species breeding on the Farne Islands, Northumberland. *J. Anim. Ecol.*, 37:521-552.
- Pitman, R.L. y J.R. Jehl. 1998. Geographic variation and reassessment of species limits in the "masked" boobies of the Eastern Pacific Ocean. *Wilson Bull.*, 110(2):155-170.
- Pitman, R.L., L.B. Spear y M.P. Force. 1995. *The Marine Birds of Malpelo Island, Colombia*. Colonial Waterbirds, 18(1):113-119.
- Prahl, H. von. 1990. *Malpelo la roca viviente*. Presencia Ltd, Bogota. 57 p.
- Renjifo, L.M., A.M. Franco-Maya, J.D. Amaya-Espinel, G.H. Kattan y B. López-Lanús (Eds.). 2002. Libro rojo de aves de Colombia. Serie Libros Rojos de Especies Amenazadas de Colombia. Inst. de Invest. de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio del Medio Ambiente, Bogotá, Colombia. 562 p.

- Ricklefs, R.E. 1983. Some considerations on the reproductive energetics of pelagic seabirds. *Studies in Avian Biology*, 8:84-94.
- Schreiber, R.W. y D.A. Hensley. 1976. The diets of *Sula dactylatra*, *Sula sula* and *Fregata minor* on Christmas Island, Pacific Ocean. *Pac. Sci.*, 30(3):241-248.
- Schreiber, E.A. y J. Burger. 2001. *Biology of marine birds*. Ed. CRC Press. 350 p.
- Wolda, H. 1975. The ecosystem on Malpelo Island. En: J. B. Graham (Ed.) *The Biological Investigation of Malpelo Island, Colombia*. *Smith. Contr. Zoo.* 176:21-26.

FECHA DE RECEPCIÓN: 15/12/2005

FECHA DE ACEPTACIÓN: 06/04/2007