

Ecología térmica del pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*): efecto de la selección de sitios de nidificación sobre la sobrevivencia de adultos y crías

Thermal ecology of the Humboldt penguin (*Spheniscus humboldti*): effects of nest-site selection on adults and chicks survival

MAURICIO SOTO-GAMBOA, MARIO ROSENMANN¹ y FRANCISCO BOZINOVIC

Departamento de Ecología, Facultad de Ciencias Biológicas, Pontificia Universidad Católica de Chile, Casilla 114-D, Santiago, Chile
E-mail: msoto@genes.bio.puc.cl

¹Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile

RESUMEN

En este trabajo se evalúa las diferencias térmicas de dos ambientes de nidificación (roca y tierra) que utiliza el pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*, Meyen). También, se evalúa el efecto térmico de estos sitios sobre la sobrevivencia de los adultos y las crías. Los resultados indican que las cuevas construidas en tierra presentan temperaturas más altas que las de roca durante la primavera y verano. Los adultos presentes en estas cuevas aumentan en forma significativa su temperatura corporal. Por otra parte, las crías nacidas en estas cuevas alcanzan más rápido la regulación de la temperatura corporal. Las crías nacidas en ambientes más cálidos presentan una menor tasa de mortalidad.

Palabras clave: *Spheniscus humboldti*, termorregulación, selección de sitios de nidificación, sobrevivencia.

ABSTRACT

In this work we assessed the thermal differences between two nesting conditions (dirt and rocks) utilized by the Humboldt penguin (*Spheniscus humboldti*, Meyen). We also evaluate the thermal effects of these nesting sites on the body temperature and survival of adults and chicks. Results indicate that during spring and summer caves built in dirt attain higher temperatures than those built amidst rocks. Adults using warmer caves exhibited a significant increase in body temperature. On the other hand, chicks born in these caves attain regulation of body temperature faster, and have lower mortality rates.

Key words: *Spheniscus humboldti*, thermoregulation, nest-site selection, survival.

INTRODUCCION

La selección de hábitat es un proceso importante en el desarrollo y desempeño de un organismo (Huey 1991, Orians & Witteneberger, 1991). Tanto en organismos ectotermos como endotermos, los factores físicos pueden ser determinantes en la selección de habitats (Huey 1991, Walsberg 1986). La temperatura ambiental es una de las variables más importantes en determinar la utilización y preferencia de ambientes particulares (Calder 1972,

Schmidt-Nielsen 1990). La mantención de la homeostasis térmica en animales endotermos se realiza por tres tipos de respuestas: respuestas fisiológicas, morfológicas y conductuales (Aspey & Lustick 1983). Las respuestas o ajustes fisiológicos y morfológicos regulan la producción y mantención de calor al interior del organismo, y están asociados a cambios en el metabolismo y en la aislación térmica del individuo (Bakken 1976, Sibly & Calow 1986, Schmidt-Nielsen 1990, Visser & Ricklefs 1993). Por otra parte, las respues-

tas conductuales se asocian a evasión del riesgo térmico, a través de la utilización ambientes térmicamente favorables (Aspey & Lustick 1983, Walsberg 1988, With & Webb 1993, Wolf & Walsberg 1996, Wolf et al. 1996).

En este trabajo estudiamos como el ambiente térmico afecta las capacidades fisiológicas y reproductivas del pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*) durante su permanencia en tierra. Esta especie pertenece a la familia Spheniscidae, y se extiende entre las costas de Chile y Perú (Araya et al. 1986). En general, estas aves presentan estructuras que permiten evitar la pérdida de calor durante su permanencia en el mar (Stonehouse 1967, Drent & Stonehouse 1971, Stahel et al. 1987), por lo que durante su permanencia en tierra presentarían problemas de hipertermia debido a las altas temperaturas ambientales (Drent and Stonehouse, 1971).

Spheniscus humboldti presenta dos eventos reproductivos durante el año, el primero comienza entre abril y mayo, y el segundo se inicia en septiembre (Y. Vilina, pers. comm.). Durante el período reproductivo forman colonias donde nidifican dentro de cuevas naturales o construidas por cada pareja (Drent & Stonehouse 1971). Así, se pueden distinguir diferentes hábitats térmicos en donde construyen sus nidos, ya sea en cuevas en sectores rocosos, como en sectores de tierra descubierta de vegetación.

MATERIALES Y METODOS

Este trabajo fue realizado entre los meses de marzo de 1997 y febrero de 1998, en el Islote Pájaros Niños, ubicada en Algarrobo, V región, Chile central (33°70'S). En esta isla se encuentra una colonia de *S. humboldti*, que nidifica en cuatro sectores claramente diferenciados. El primer sector se localiza inmediatamente sobre de la línea costera. Se caracteriza por ser un sector rocoso en donde los nidos se localizan bajo las rocas, en grietas o cuevas naturales. El segundo sector se ubica inmediatamente después del sector rocoso (aproximadamente a 5 m de distancia) y es

de tierra descubierta de vegetación, donde las parejas deben cavar las cuevas, y construyen los nidos. El tercer lugar de nidificación corresponde a los sectores altos del islote y se caracteriza por tener cuevas naturales rocosas de formación eólica, generalmente ubicadas en zonas con fuertes pendientes. El cuarto lugar de nidificación corresponde a la zona más alta de la isla, en ella se encuentran cuevas cavadas en la tierra.

En este trabajo se realizó una comparación térmica entre los sectores de nidificación con substrato de rocas y los sectores con substrato de tierra. Para ellos se compararon 10 nidos correspondientes al primer y segundo sector de nidificación descritos anteriormente. El tercer y cuarto sector descrito no se analizaron por presentar características similares a las de los dos primeros sectores, y por ser de difícil acceso. En cada nido se evaluó la temperatura ambiente dentro de las cuevas (T_{ca}) utilizando termocuplas de cobre-constantan y termómetros digitales ($\pm 0,1^\circ\text{C}$). Estas mediciones se realizaron a 5 cm sobre la superficie del suelo, cuatro veces al día y cada 6 horas aproximadamente (08:00, 13:00, 19:00 y 0:00 h).

A cada uno de los adultos presentes en los nidos, se le registro la temperatura corporal (T_b). Las aves fueron extraídas de los nidos utilizando un lazo y las medidas de temperatura fueron a nivel rectal utilizando una termocupla de cobre-constantan. El tiempo total de manipulación fue de aproximadamente 1,5 min, tratando de minimizar ruido por manipulación sobre los animales. Esta medición se realizó dos veces al día, en el día a las 13:00 h. y durante la noche a las 0:00 h.

En las crías se evaluó el peso corporal (M_b) y la temperatura corporal (T_b) desde el nacimiento hasta los 20 días de edad (Ricklefs 1982). Las mediciones se realizaron en forma diaria generalmente durante la mañana. A partir de estos datos se caracterizó la adquisición de la capacidad de regulación de la temperatura corporal. En total, se registraron ocho crías en cada uno de los sitios de nidificación.

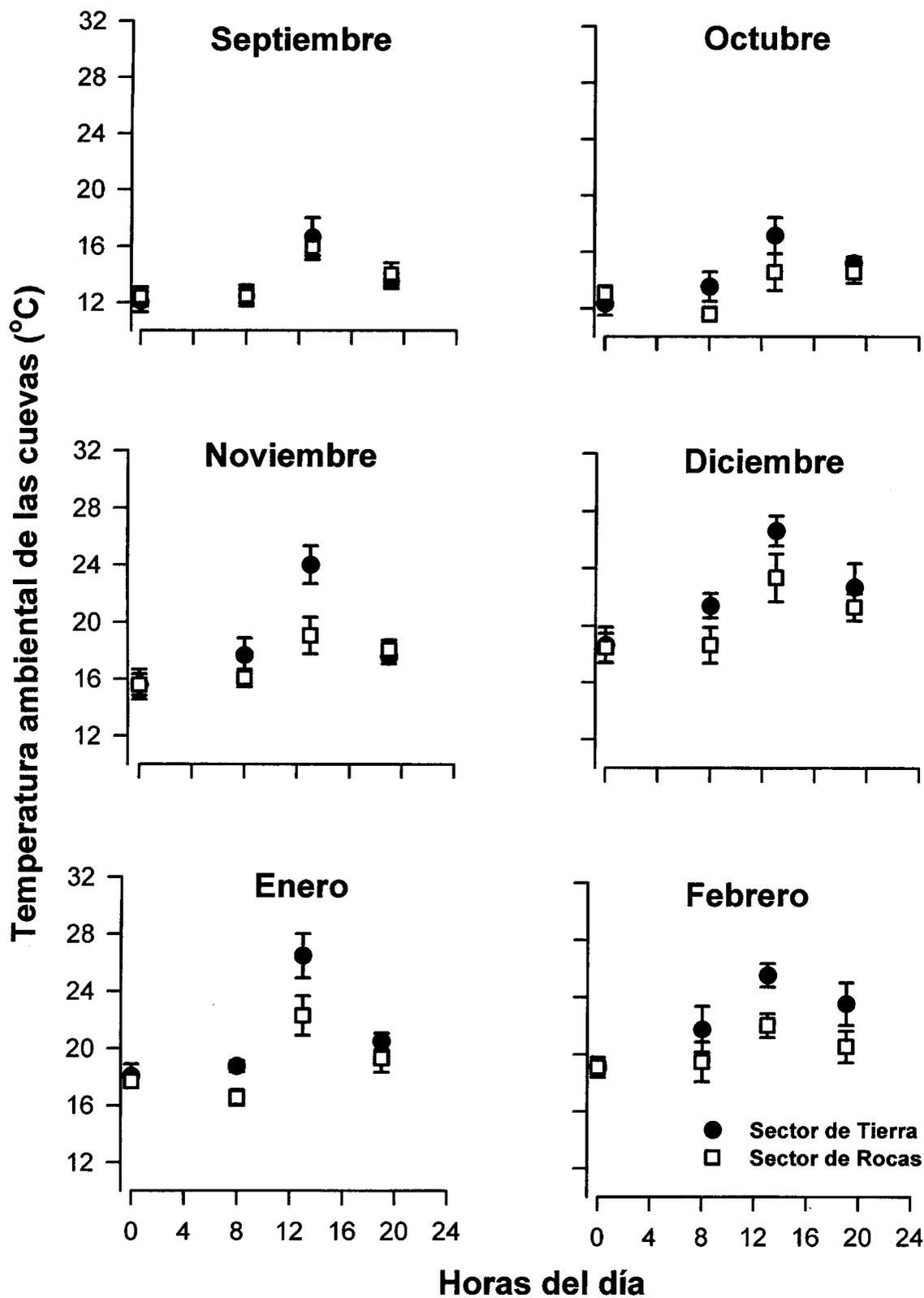


Fig. 1. Patrón de oscilación diaria de las temperaturas ambientales de las cuevas durante los meses de primavera y verano (media \pm 1DE).

Daily pattern of variation in burrow temperature during spring and summer (mean \pm 1SD).

Análisis estadístico

Para todos los análisis realizados se utilizó estadística paramétrica. En el caso de las comparaciones de las Tca se utilizó un análisis de Varianza factorial (ANOVA) de medidas repetidas. Para esta variable los factores analizados fueron los meses y los dos sectores de nidificación. Posteriormente se realizó un test a posteriori de Tukey para determinar las diferencias entre grupos. En el caso de Tb de los adultos, se realizó el mismo diseño, pero esta vez, se utilizaron los factores de meses y horas para cada sector de nidificación en forma independiente. Para determinar las diferencias entre grupos se utilizó una prueba a posteriori de Newman-Keul. Por último, para determinar diferencias en el desarrollo de las crías se utilizó un modelo de ANCOVA (Zar, 1990).

RESULTADOS

Los individuos de la colonia presentaron dos eventos reproductivos, el primero en otoño y el segundo en primavera. El primer evento reproductivo no fue exitoso, ya que luego de la puesta de huevos, hubo sucesivos días con precipitaciones lo que ocasionó el anegamiento y abandono de todos los nidos ocupados. Este fenómeno no fue un caso particular, y ha sido descrito anteriormente para otras colonias de nidificación. Debido a esto, los datos que se presentan a continuación corresponden al evento reproductivo de primavera-verano.

Los resultados obtenidos muestran que en todos los meses estudiados, las Tca máximas registradas se presentan en la medición realizada a las 13:00 h (Fig. 1). Durante el resto de las mediciones no existen diferencias significativas entre las Tca registradas entre ambos sitios de nidificación. A partir de Noviembre y Febrero, existe una tendencia a que las Tca registradas durante el día sean mayores en el sector de nidificación de tierra (Fig.1). Dentro de estas, el sector de nidificación de tierra presentó Tca significativamente más altas en la medición de las 13:00 h. entre los meses de Noviembre hasta Febrero

(ANOVA, $F = 250,61$ g.l. = 8,72, $P < 0,001$ para los meses estudiados y $F = 90,97$ g.l. = 1,9, $P < 0,001$ para los sectores de nidificación, Fig. 2a). Durante las mediciones realizadas en la noche, solo se registran diferencias significativas durante el mes de Abril (ANOVA, $F = 7,78$ g.l. = 1,9, $P = 0,021$, para sector de nidificación. Fig. 2b).

Los adultos presentes dentro de las cuevas presentaron diferentes Tb según el sitio de nidificación en el que se encontraban.

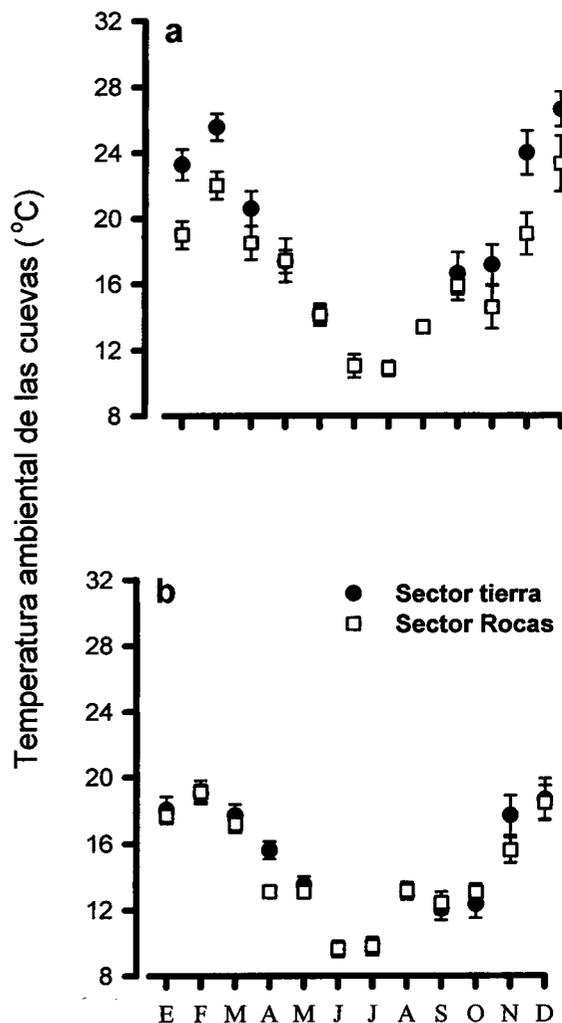


Fig. 2. Valores de la temperatura ambiental de las cuevas durante distintos meses del año. (a) Temperaturas máximas registradas a las 13:00 h. (b) Valores de las temperaturas ambientales de las cuevas obtenidas a las 0:00 h. (media \pm 1DE).

Average temperature in burrow (\pm 1SD) during different months of the year (a) Maximum temperatures at 13:00 h (b) Burrow temperature at 0:00 h.

TABLA 1

Tasa porcentual de mortalidad de las crías en función de la edad. Los valores entre paréntesis corresponden al número de individuos muertos respecto al total

Mortality rate of chicks as a function of age. Values in parentheses represent the number of dead animals in comparison to total number of chicks

Sector de nidificación	N° de Nidos	N° de huevos	% Mortalidad					Total
			5 días	10 días	15 días	20 días	después de los 20 días	
Rocas	10	18	62,5 (5/8)	0	0	0	25 (2/8)	87,5 (7/8)
Tierra	10	20	12,5 (1/8)	0	0	0	12,5 (1/8)*	25 (2/8)

* Muerte por derrumbe de cuevas.

Las aves que ocupaban cuevas en rocas no presentaron diferencias significativas entre el día y la noche, ni entre Noviembre y Diciembre, presentando un valor promedio de $39,0 \pm 0,6$ °C. Debido al bajo número de individuos presentes durante los meses de Enero y Febrero, no se realizaron mediciones de Tb en este sector de nidificación. Por el contrario, en el sector de nidificación de tierra se observan diferencias significativas en Tb (ANOVA, $F = 8,95$ g.l. = 3,12, $P = 0,002$ para meses y $F = 45,29$ g.l. = 1,4, $P = 0,002$ para día y noche). La prueba a posteriori de Newman-Keul indica que las Tb registradas durante el día en el mes de Enero, son significativamente más altas que las registradas durante Noviembre (tanto durante el día como en la noche) y también con las registradas durante Diciembre y Febrero durante la noche (Fig. 3). Si bien las Tb registradas durante el día en Diciembre y en Febrero no presentan diferencias significativas con el resto de las mediciones, son temperaturas intermedias entre la máximas registradas durante Enero y las registradas durante la noche. Al agrupar todas las mediciones realizadas tanto en individuos presentes en nidos ubicados en tierra como en roca, la Tb es independiente de la Tca hasta un punto crítico sobre el cual aumenta proporcionalmente con Tca (Fig. 4). El punto crítico que se obtiene esta entre los 23 a 26 °C, sobre este valor la Tb aumenta a una tasa de 0,27.

Al analizar el desarrollo de las crías, se encuentra que las crías presentes en el sitio

de nidificación de tierra tienen un crecimiento mayor que el de las crías nacidas en el sector de rocas (Fig. 5). Las curvas de crecimiento son diferentes entre cada uno de los sectores de nidificación (prueba de Paralelismo, $F = 12,76$ g.l. = 1,32, $P = 0,001$). Por otra parte, al comparar la capacidad de termorregulación de las aves en función de Mb, se observa que las curvas

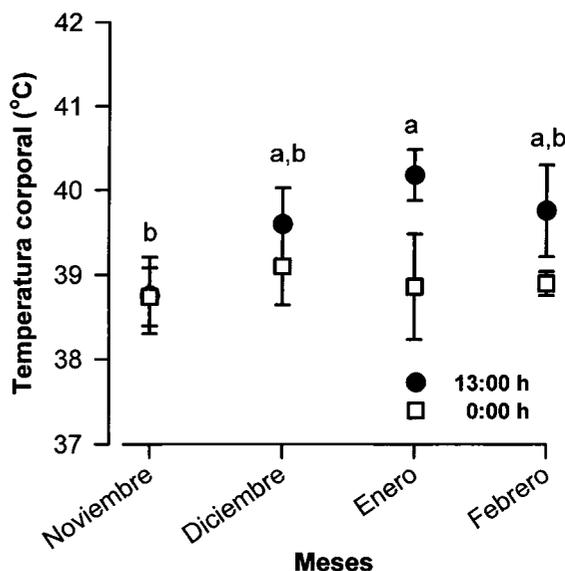


Fig. 3. Temperatura corporal (\pm IDE) de los adultos en las cuevas de tierra durante primavera y verano. Las letras indican diferencias significativas a partir de la prueba a posteriori de Newman-Keul.

Body temperatures (\pm 1SD) of adults in dirt nesting caves during spring and summer. Letters indicated significant differences after a Newman-Keul test.

son similares (Fig. 6). No se encontraron diferencias significativas entre los interceptos ni en las pendientes (ANCOVA, $F = 0,02$ g.l. = 1,33, $P = 0,88$). Por último, al comparar la capacidad de termorregular en función de la edad, se encuentra que las crías nacidas en las cuevas ubicadas en tierra estabilizan su T_b a una edad menor que las nacidas en cuevas de rocas (Fig. 7). Al realizar un ANCOVA a los valores transformados, se observa que el intercepto de las crías nacidas en tierra es significativamente más alta que las nacidas en el microambiente de rocas (ANCOVA, $F = 4,98$ g.l. = 1,32, $P = 0,032$). Finalmente, de las crías nacidas en rocas solo sobrevivió el 12,5 % sobre los 25 días de edad, mientras que en los nidos ubicados en tierra sobrevivió el 75% (Tabla 1).

DISCUSION

La temperatura ambiental dentro de las cuevas fue significativamente mayor du-

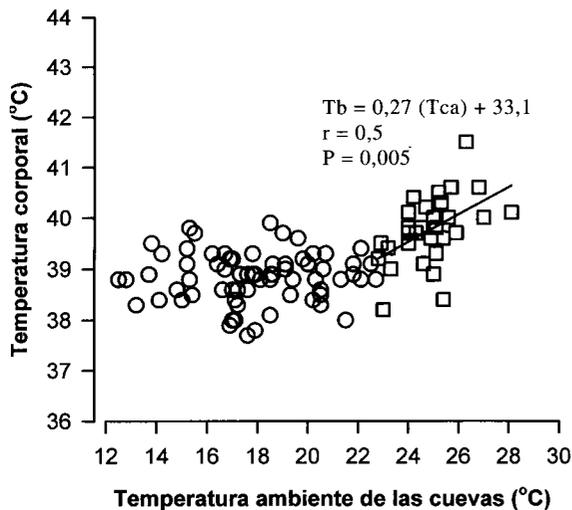


Fig. 4. Temperatura corporal de los adultos en función de la temperatura ambiente de las cuevas. Sobre los 26 °C, las aves no son capaces de regular su temperatura corporal. Los círculos representan los valores de termoneutralidad, mientras que los cuadrados corresponden a los valores utilizados en la regresión.

Body temperature of adults as a function of burrow ambient temperature. Above 26°C birds are not able to regulate body temperature. Circles represent thermoneutrality and squares regression values.

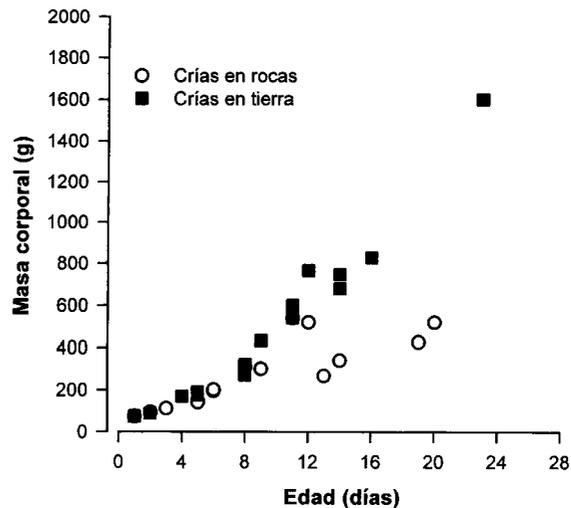


Fig. 5. Masa corporal (g) en función de la edad de las crías nacidas en los diferentes sitios de nidificación.

Growth rate as a function of age in chicks borned at different nesting sites.

rante los meses de primavera y verano en el sitio de nidificación de tierra. Estas diferencias pueden ser explicadas básicamente por tres procesos que afectan en forma diferencial a cada uno de los sitios de nidificación. En primer lugar, existe una acción directa y prolongada de la radiación solar sobre las cuevas ubicadas en el sector de nidificación de tierra, lo que aumentaría la temperatura respecto a las cuevas ubicadas en el sector de rocas (Porter & Gates 1969, Huey 1991). Dado que la acción solar sólo ocurre durante el día, en la noche no se debería esperar que existieran diferencias significativas entre T_{ca} de las cuevas ubicadas en los diferentes sitios de nidificación. En efecto, este patrón se observa en todos los meses estudiados excepto durante Abril. Este, valor es bastante particular y no han una explicación clara para explicar su discordancia con el resto de los meses.

Además de la acción solar, la convección puede jugar un rol importante, pues los nidos ubicados en el sector de nidificación de rocas son construidos dentro de grietas o ranuras y generalmente presentan más de una entrada o conductos que permiten una ventilación regular dentro de la cueva. Este

patrón parece ser utilizado de variadas formas, y ha sido ampliamente estudiado en roedores cavícolas (Vogel et al. 1973, Contreras & McNab 1990). La disipación del calor por conducción también puede influir sobre las diferencias en los ambientes térmicos de cada uno de los sitios de nidificación. Dado que la conductividad térmica del aire es baja, la estructura porosa de la tierra debe actuar como un buen aislante térmico (Schmidt-Nielsen 1990). Esto hace que las cuevas ubicadas en tierra presenten una disipación de calor menor respecto de las ubicadas en rocas.

La Tca de las cuevas afectó en forma diferencial a los adultos presentes en los sitios de nidificación. Las aves que se encuentran en las cuevas ubicadas en tierra presentan un aumento en su temperatura corporal cuando se enfrentan a las mayores temperaturas diarias altas. Es interesante observar que sobre los 26 °C, las aves no mantienen su equilibrio térmico y aumentan su Tb en forma proporcional a Tca. Drent & Stonehouse (1971), documentaron que el límite superior de termoneutralidad de *S. humboldti* es de 25 °C, lo que concuerda con los resultados obtenidos en este trabajo.

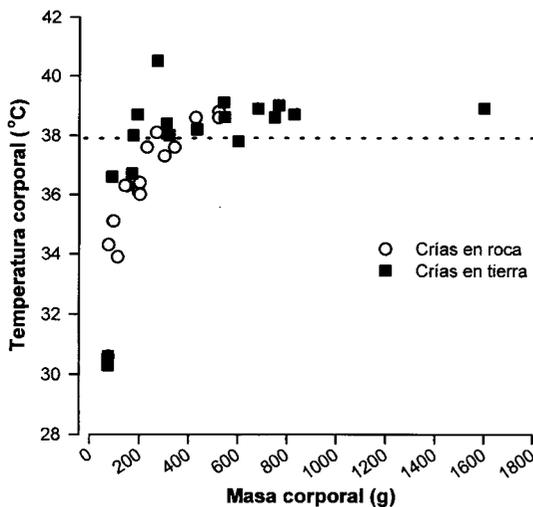


Fig. 6. Adquisición de la regulación de la temperatura corporal de las crías en función del peso corporal.

Chicks attainment of body temperature regulation as a function of body mass.

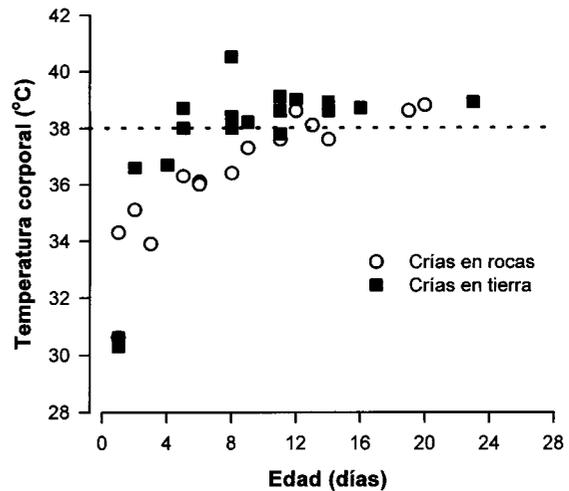


Fig. 7. Adquisición de la regulación de la temperatura corporal de las crías en función de la edad.

Chicks attainment of body temperature regulation as a function of age.

Spheniscus humboldti no presentó respuestas conductuales evasivas frente a las restricciones térmicas del ambiente. El único comportamiento observado tiene relación con presencia de jadeo y cambios en su postura que aumentarían la superficie de intercambio de calor con el medio (separan el pecho del suelo y extienden las alas). Este tipo de respuesta de termorregulación también ha sido descrito para *S. demersus* y para *S. mendiculus* que nidifican en ambientes muy similares a los que utiliza *S. humboldti* (La Cock 1988). A partir de esto, se puede decir que los adultos de *S. humboldti* presentarían una tolerancia relativa a las restricciones del ambiente térmico (Caviedes-Vidal et al. 1987) que no afectarían en la sobrevivencia. Wilson & Grémillet (1993), encontraron oscilaciones de la temperatura corporal en *S. demersus* y en *Phalacrocorax neglectus*, sin embargo, estas especies si presentan ajustes conductuales para compensar los cambios en la temperatura corporal.

En el caso de las crías, se observó que la tasa de crecimiento es significativamente mayor en las crías nacidas en el sector de nidificación en tierra. Se ha descrito que en diferentes especies de Charadriiformes, la termorregulación se alcanza a un tamaño corporal determinado, y que las especies

que habitan ambientes más fríos alcanzan este tamaño más rápidamente que las especies que habitan ambientes más cálidos (Eppley 1996). Para *S. humboldti* también se observó que la adquisición de la capacidad de termorregulación se alcanza en forma diferencial entre diferentes ambientes térmicos. Las crías presentan un tamaño corporal umbral en que alcanzan la termorregulación, sin embargo, las crías nacidas en el sector de nidificación de tierra comienzan a termorregular a una edad más temprana que las nacidas en los nidos de rocas. Esto puede deberse a dos mecanismos que ocurren en forma simultánea. Por una parte, la relación área/volumen corporal disminuye a medida que las crías crecen, y por ende disminuye la superficie de intercambio de calor. Se ha descrito que este fenómeno puede ser importante en la adquisición de la termorregulación (Schmidt-Nielsen 1990, Visser & Ricklefs 1993, Soto-Gamboa & Nespolo 1997). Paralelamente, una tasa de crecimiento mayor implica un crecimiento mayor de tejidos. En particular, un desarrollo más rápido de tejido muscular permite producir más calor (Choi et al. 1993). Olson (1994), plantea que en *Agelaius phoeniceus* la mayor producción de calor de los neonatos se realiza básicamente por contracción de los músculos pectorales, y que éste aumenta progresivamente durante la ontogenia.

Por otra parte, la mayor tasa de mortalidad de las crías se observa en los primeros cinco días de edad. Este período coincide con el tiempo en que las crías adquieren las capacidades de termorregulación. De acuerdo a Visser & Ricklefs (1993), durante el período de adquisición de los mecanismos de termorregulación, los neonatos son más vulnerables a la temperatura ambiente. Por lo tanto, es de suponer que la mortalidad registrada durante los primeros días de edad de las crías puedan deberse a efectos de la temperatura ambiental.

Por último, *S. humboldti* presenta compromisos en la selección de sitios de nidificación. Por un lado, sectores cálidos para nidificar (tierra) proporcionan un ambiente favorable para el desarrollo de las crías, sin embargo, son ambientes estresantes para los adultos y que potencialmen-

te podrían sufrir problemas de hipertermia. Alternativamente, las cuevas ubicadas en rocas presentan ambientes frescos que no conlleva a problemas fisiológicos de termorregulación para los adultos, pero que aumenta la tasa de mortalidad de las crías.

AGRADECIMIENTOS

El presente trabajo fue financiado en forma parcial por el proyecto PG-029-97 de la Universidad de Chile a M. Soto-Gamboa y por el proyecto del Fondo de Desarrollo Científico y Tecnológico FONDECYT 1980959 de F. Bozinovic. También queremos agradecer a E.L. Rezende por su valiosa cooperación en terreno y a dos revisores anónimos.

LITERATURA CITADA

- ARAYA B, G MILLIE & M BERNAL (1986) Guía de campo de las aves de Chile. Editorial Universitaria. 389 pp.
- ASPEY P & S LUSTICK (1983) Behavioral energetics. The cost of survival in vertebrates. Ohio State University, Columbus. 300 pp.
- BAKKEN GS (1976) A heat Transfer Analysis of Animals: Unifying Concepts and the Application of Metabolism Chamber data to Field Ecology. *Journal Theoretical Biology* 60: 337-384.
- CAVIEDES-VIDALE, F BOZINOVIC & M ROSENMANN (1987) Thermal freedom of *Graomys griseoflavus* in a seasonal environment. *Comparative Biochemistry and Physiology A*. 87A: 257-259.
- CALDER WA (1972) Microhabitat selection during nesting of hummingbirds in the rocky mountains. *Ecology* 54(1): 127-134.
- CHOI IH, RS RIKLEFS & RE SHEA (1993) Skeletal muscle growth, enzyme activities, and the development of thermogenesis: a comparison between altricial and precocial birds. *Physiological Zoology* 66(4):455-472.
- CONTRERAS L & B MCNAB (1990) Termorregulation and energetic in subterranean mammals. In: Evolution of subterranean mammals at the organismal and molecular levels: 231-250. Alan R. Liss, Inc. 422 pp.
- DRENT RH & B STONEHOUSE (1971) Thermoregulatory response of the Peruvian penguin, *Spheniscus humboldti*. *Comparative Biochemistry and Physiology* 40A: 689-710.
- EPPLEY ZA (1996) Charadriiform birds in antarctica: behavioral, morphological, and physiological adjustments conserving reproductive success. *Physiological Zoology* 69:1502-1554.
- HUEY RB (1991) Physiological consequences of habitat selection. *American Naturalist* 147: s91-s115.

- LA COCK GD (1988) Effect of substrate and ambient temperature on burrowing African penguins. *Wilson Bulletin*. 100(1): 132-133.
- OLSON JM (1994) The ontogeny of shivering thermogenesis in the red-winged blackbird (*Agelaius phoeniceus*). *Journal Experimental Biology* 191:58-88.
- ORIAN GH & JF WITTENBERGER (1991) Spatial and temporal scales in habitat selection. *American Naturalist* 137:s29-s49.
- PORTER WP & DM GATES (1969) Thermodynamic equilibria of animals with environment. *Ecological Monographs* 39:245-270.
- RICKLEFS RE (1982) Development of homeothermy in antarctic seabirds. *Antarctic Journal of the United States* 82:177-178.
- SCHMIDT-NIELSEN K (1990) *Animal Physiology. Adaptation and environment*. Cambridge University Press, London. 612 pp.
- SIBLY RM & P CALOW (1986) *Physiological Ecology of Animals. An Evolutionary Approach*. Blackwell Scientific Publications. 179 pp.
- SOTO-GAMBOA M & RF Nespolo (1997) Desarrollo de la homotermia en dos aves antárticas: El efecto de la privación de Ingesta. *Serie Científica INACH* 47:31-37.
- STAHEL DC, CS NICOL & GJ WALKER (1987) Heart production and thermal resistance in the little penguin (*Eudyptula minor*) in relation to wind speed. *Physiological Zoology* 60(4):413-423.
- VISSER GH & RE RICKLEFS (1993) Temperature regulation in Neonates of shorebirds. *The Auk* 110(3): 445-457.
- VOGEL S, CP ELLINGTON & DL KILGORE (1973) Wind induced ventilation of the burrow of the prairie dog *Cynomys ludovicianus*. *Journal Comparative Physiology* 85:1-14.
- WALSBERG GE (1986) Thermal consequence of roost-site selection: the relative importance of three modes of heat conservation. *The Auk* 103: 1-7.
- WALSBERG GE (1988) Heat flow through avian plumage: the relative importance of conduction, convection and radiation. *Journal of Thermal Biology* 13(2): 89-92.
- WITH KA & DR WEBB (1993) Microclimate of ground nest: the relative importance of radiative cover and wind breaks for three grassland species. *The Condor* 95 :401-413.
- Wilson RP & D Grémillet (1996). Body temperature of free-living african penguins (*Sheniscus demersus*) and bank cormorants (*Phalacrocorax neglectus*). *Journal experimental Biology* 199:2215-2223.
- WOLF BO, KM WOODEN & GE WALSBERG (1996) The use of thermal refuge by two small desert birds. *The Condor* 98: 424-428.
- WOLF BO & GE WALSBERG (1996) Thermal effects of radiation and wind on a small bird and implications for microsites selection. *Ecology* 77 (7): 2228-2236.
- ZAR JH (1990) *Bioestadistical analysis*. Prentice Hall Inc. Third edition. 662 pp.