

BIOLOGIA REPRODUTIVA E ECOLOGIA COMPORTAMENTAL DE SKUAS ANTÁRTICAS *Catharacta maccormicki* E *C. lonnbergi* *

Erli Schneider Costa¹ & Maria Alice dos Santos Alves²

¹ Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro. Instituto de Biologia, Universidade Federal do Rio de Janeiro, CP 68020, Rio de Janeiro, RJ, CEP 21941-590, Brasil.

² Departamento de Ecologia, Instituto de Biologia Roberto Alcântara Gomes, UERJ. Rua São Francisco Xavier, 524, Maracanã, CEP 20550-011, Rio de Janeiro, RJ, Brazil. E-mail: Fone: 55.21.2587.7328.

E-mails: erli_costa@yahoo.com.br; masaal@globo.com.

*Revisão apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia/UFRJ como pré-requisito parcial à obtenção do título de mestre (ESC), indicada para publicação pela banca examinadora.

RESUMO

Na Antártica (continente, península e ilhas próximas) cerca de 40 espécies de aves são consideradas importantes por se reproduzirem nesta região, sendo oito espécies de pingüins e as demais espécies são aves voadoras. Entre estas últimas, as skuas ou gaivotas-rapineiras (*Catharacta* sp.) destacam-se por serem predadoras de topo, territorialistas e apresentarem ampla distribuição. As skuas-polar-do-sul (*Catharacta maccormicki*) e skuas-sub-antárticas (*C. lonnbergi*) são as espécies de Stercorariidae mais comuns na Antártica e ocorrem simpatricamente na região da Península, onde produzem híbridos viáveis e férteis. A presente revisão inclui informações sobre aspectos básicos da reprodução, características das áreas de reprodução, sucesso reprodutivo, hibridização, reprodução cooperativa e comportamento durante atividade de forrageamento, através de uma análise crítica e comparativa em relação aos trabalhos publicados e às diferentes regiões geográficas onde ocorrem estas espécies. Consideramos que estudos quantitativos, com metodologia padronizada e hipóteses a serem testadas, sobre ecologia comportamental, ecologia do estresse, métodos não invasivos de avaliação de contaminação ambiental, avaliação de alterações comportamentais e populacionais associados às alterações climáticas locais e globais, e à presença de humanos, devem ser priorizados especialmente em áreas nas quais não há estudos prévios.

Palavras-chaves: Aves marinhas antárticas, sucesso reprodutivo, hibridização, fratricídio, comportamento, reprodução cooperativa.

ABSTRACT

REPRODUCTIVE BIOLOGY AND BEHAVIORAL ECOLOGY OF ANTARCTIC SKUAS *Catharacta maccormicki* AND *C. lonnbergi*. In the Antarctic (mainland, peninsula and adjacent islands) approximately 40 species of birds are known to breed. Of those, eight are penguins and the others are flying birds. Among the latter, skuas (*Catharacta* spp.; Stercorariidae) are distinguished for being top predators, territorialists, and by having a widespread distribution. The South polar skua (*C. maccormicki*) and the Brown skua (*C. lonnbergi*) are the commonest species of Stercorariidae in the Antarctic. These two species are sympatric in the Peninsula region, interbreed and produce viable and fertile offspring. The present review includes information on basic aspects of breeding, features of reproduction areas, reproductive success, hybridization, cooperative reproduction and behavior during foraging activities, through a critical and comparative analysis of scientific literature and the different geographic regions where these species occur. We consider that quantitative studies, with standard methodology and hypotheses to be tested on behavioral and stress ecology, non-invasive methods of evaluation of environmental contaminations, evaluation of behavioral and populational fluctuations linked to local and global climatic changes and to human presence must be a priority, especially in breeding areas where no studies have been done.

Key-words: Antarctic seabirds, breeding success, hybridization, siblicide, behavior, cooperative breeding.

INTRODUÇÃO

Condições ambientais extremas, como o frio nas regiões polares, influenciam diretamente características, desde as fisiológicas até reprodutivas e comportamentais, das espécies que dependem do ambiente em alguma das suas fases de vida, como é o caso de aves e mamíferos marinhos (Croxall 1984, Schmidt-Nielsen 1996, Tamburrini *et al.* 2000, Bastida & Rodriguez 2003, Pough *et al.* 2003). Na Antártica as comunidades são compostas por poucas espécies; porém, as populações se caracterizam por apresentarem altas densidades (Watson 1975, la Vega 2000, Bastida & Rodríguez 2003). As áreas para reprodução são restritas e o período reprodutivo curto; o número de predadores é reduzido e quase não há sobreposição entre nichos ecológicos (Watson 1975, la Vega 2000).

Um dos primeiros relatos e descrições das aves do Continente Antártico coincidiram com as experiências de exploração polar, como as comandadas por Jean B. Charcot: “Deuxième Expédition Antarctique Française” de 1908 a 1910. Estes trabalhos se referiam principalmente a registros de distribuição e abundância e descrições detalhadas da morfologia e da fisiologia das aves, obtidos através da análise de exemplares coletados para taxidermia, como pode ser observado em Gain (1914). Algumas vezes tais relatos incluíam descrições de aspectos básicos do comportamento, além das características de áreas de reprodução e de forrageamento das aves, como por exemplo, os pingüins, os trinta-réis, a pomba-antártica e as skuas.

Na Antártica (continente, península e ilhas próximas) são registradas cerca de 40 espécies que se reproduzem (Watson 1975, la Vega 2000). Oito são espécies de pingüins, aves características deste ambiente, adaptadas para o mergulho e, as demais, são espécies de aves voadoras. Entre as aves voadoras, as skuas ou gaiivotas-rapineiras (*Catharacta* sp.) destacam-se por serem predadoras, territorialistas e apresentarem uma ampla distribuição, ocupando a Península Antártica, ilhas adjacentes e o Continente (Watson 1975, Ainley *et al.* 1990, Catry & Furness 1997, Hanh & Peter 2003, Hanh *et al.* 2005, Ritz *et al.* 2005).

SKUAS

As skuas pertencem a Stercorariidae que, segundo a taxonomia clássica, é uma família monofilética com

dois gêneros e nove espécies: *Catharacta*, com representantes nos hemisférios norte e sul, e *Stercorarius* com três espécies exclusivas do hemisfério norte (*S. pomarinus*, *S. parasiticus* e *S. longicaudatus*; Blechschmidt *et al.* 1993, Cohen *et al.* 1997). A skua-do-norte *Catharacta skua*, ocorre no hemisfério norte, e outras cinco espécies ocorrem no hemisfério sul: a skua-polar-do-sul *C. maccormicki*, a skua-chilena *C. chilensis*, a skua-das-Falklands *C. antarctica*; a skua-sub-antártica *C. lonnbergi* e a skua-de-Tristão *C. hamiltoni* (de acordo com Monroe & Sibley 1993). A taxonomia das skuas é bastante complexa e controversa (mais detalhes em Devillers 1977, 1978, Brooke 1978, Cramp & Simmons 1982, Harrinson 1985, 1987, Furness 1987, Blechschmidt *et al.* 1993, Cohen *et al.* 1997, Olsen & Larsson 1997, Braun & Brumfield 1998, Andersson 1999, Votier *et al.* 2004) e foge do escopo do presente trabalho que adota a nomenclatura utilizada por Monroe & Sibley (1993).

As skuas *C. maccormicki* e *C. lonnbergi* são as mais comuns na Antártica e ocorrem simpatricamente na região da Península (Figura 1), onde hibridizam e produzem híbridos viáveis e férteis (Pietz 1987, Parmelee 1988, Votier *et al.* 2004, Ritz *et al.* 2005). Ambas são morfologicamente muito similares (Figuras 2a e 2b) (Blechschmidt *et al.* 1993, Cohen *et al.* 1997, Votier *et al.* 2004) e acredita-se que sua separação em duas espécies tenha ocorrido durante o último grande evento de glaciação (Ritz *et al.* 2005).

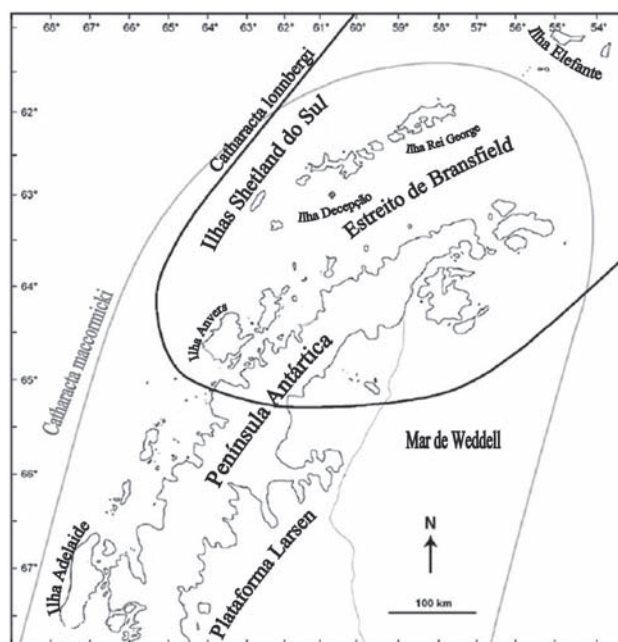


Figura 1. Áreas de reprodução de *Catharacta maccormicki* e *C. lonnbergi*, delimitadas pelas linhas sólidas (cinza e negra, respectivamente). A área de simpatria está definida pela intersecção das linhas. (Figura extraída e modificada de Ritz *et al.* 2005).

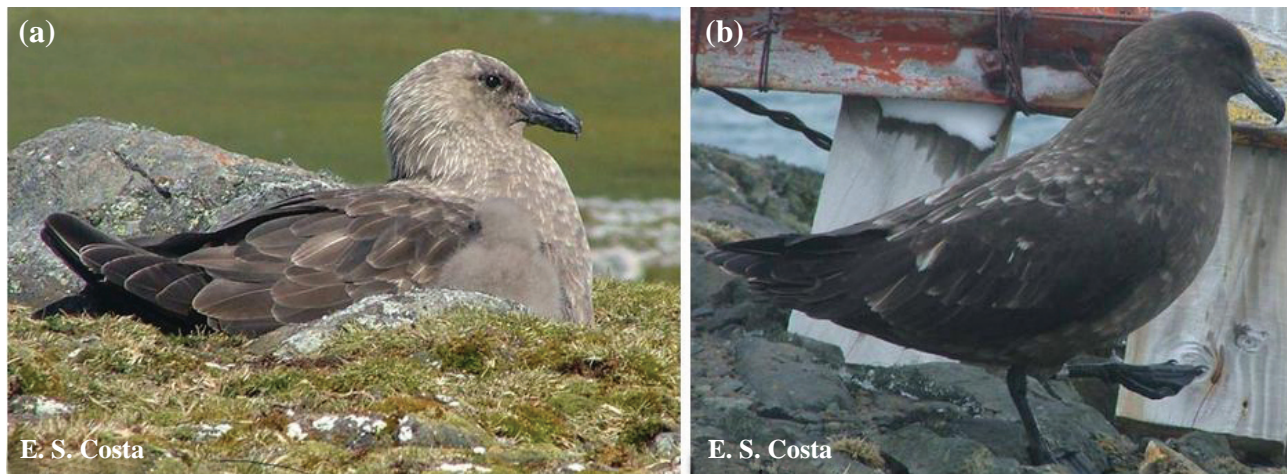


Figura 2. a) *Catharacta maccormicki* (skua-polar-do-sul); b) *C. lonnbergi* (skua-sub-antártica): as duas espécies são muito semelhantes, sendo que as características marcantes para diferenciação são o “colar” dourado aparente em *C. maccormicki* e as manchas brancas nas asas e nas costas observado em *C. lonnbergi*. *Catharacta maccormicki* também é menor do que *C. lonnbergi* (Peter *et al.* 1990).

Catharacta maccormicki está bem adaptada às extremas condições climáticas do continente antártico e se reproduz em toda a Antártica (Ritz *et al.* 2005). É a menor das skuas antárticas com cerca de 127 cm de envergadura e com menos de 1800g; é oportunista e se alimenta de outras espécies de aves e de recursos marinhos, como peixes e krill (Watson 1975, Reinhardt *et al.* 2000). Pode se reproduzir em completa dependência de alimento marinho (Young 1963a, Watson 1975, Reinhardt *et al.* 2000, Baker & Barbraud 2001) sem necessidade de estabelecer território próximo a colônias de pingüins ou outras aves.

Catharacta lonnbergi se reproduz em ilhas sub-antárticas ao redor da Península e depende de recursos terrestres (pingüins, carniça ou lixo de estações) para garantir sucesso na reprodução (Pietz 1987, Peter *et al.* 1990, Phillips *et al.* 2004). Apresenta envergadura de cerca de 147cm e pesa cerca de 2000g, é mais solitária e mais agressiva que *C. maccormicki* (Watson 1975). Usualmente os pares defendem um território próximo a colônias de petréis ou pingüins (Pietz 1987, Hahn & Peter 2003, Phillips *et al.* 2004), principal fonte de alimento da espécie.

A presente revisão inclui aspectos da biologia reprodutiva e da ecologia comportamental das skuas *C. maccormicki* e *C. lonnbergi*, apresentando informações sobre aspectos básicos da reprodução, características das áreas de reprodução, sucesso reprodutivo, hibridização, reprodução cooperativa e comportamento durante atividade de forrageamento.

BUSCA BIBLIOGRÁFICA E ANÁLISE PRÉVIA DOS RESULTADOS

A busca bibliográfica no Aquatic Sciences and Fisheries Abstracts (ASFA) reportou 223 registros científicos para o termo “skuas” (outros termos como “*Catharacta*”; “south polar skua” e “brown skua” não incluíram artigos novos à busca). Do total 96 referentes a trabalhos com aves na região do Hemisfério Sul correspondente a Península Antártica, Ilhas Adjacentes e o Continente Antártico propriamente dito. Destes 38% eram trabalhos exclusivamente sobre skuas (*Catharacta maccormicki* – 64%, *C. lonnbergi* – 17%, sobre as duas espécies – 19%), os demais tratavam de registros gerais de distribuição, abundância e aspectos demográficos das comunidades de espécies de aves ocorrendo em uma região específica (51%) ou citavam as skuas como predadoras (11%) em estudos populacionais e ecológicos de outras espécies de aves, especialmente pingüins e petréis. Apenas oito artigos reportavam resultados de estudos comparativos entre espécies de aves dos Pólos Norte e Sul, sendo que três sobre as skuas e os demais sobre aves marinhas em geral. Ainda, outros oito trabalhos referiam-se a registros de reprodução de aves no Chile e na Argentina (incluindo *C. chilensis*) e ao registro de *C. maccormicki* em diversas áreas durante período de migração, como por exemplo, no Brasil e na Europa.

Paralelamente à busca bibliográfica no ASFA as referências bibliográficas dos artigos obtidos foram

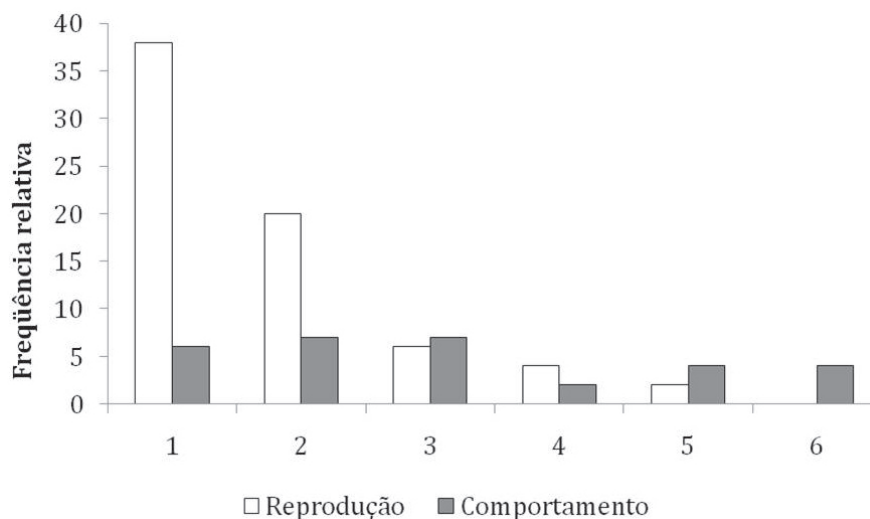


Figura 3. Percentual de trabalhos (n=82) sobre skuas do Hemisfério Sul, de acordo com as espécies (1: *Catharacta maccormicki*, 2: *C. lonnbergi*, 3: *C. maccormicki* e *C. lonnbergi*, 4: *C. maccormicki*, *C. lonnbergi* e outras aves, 5: *C. maccormicki* e outras aves, 6: *C. lonnbergi* e outras aves) e com o tema (reprodução ou comportamento).

avaliadas e, sempre que uma referência sobre *C. maccormicki* e *C. lonnbergi* não estava registrada era incluída. Obteve-se assim o registro de 245 artigos científicos sobre as skuas do Hemisfério Sul, sendo que destes 61% não foram localizados através de sistemas de busca no ASFA.

Foram selecionados todos os artigos com informações sobre ecologia comportamental e biologia reprodutiva das skuas, totalizando 82 artigos científicos, distribuídos, por tema e espécies, de acordo com a Figura 3. Cerca de 70% dos trabalhos registrados forneciam informações sobre aspectos da reprodução das aves em questão.

Além da busca bibliográfica no ASFA, também foram realizadas buscas através do “Searchable Ornithological Research Archive / SORA” e em revistas mais específicas, como “Polar Biology” e “Antarctic Research”. Paralelamente as referências bibliográficas dos artigos obtidos foram avaliadas e, sempre que uma referência sobre *C. maccormicki* e *C. lonnbergi* não estava registrada era incluída. Obteve-se assim o registro de 245 artigos científicos sobre as skuas do Hemisfério Sul.

ANÁLISE ESTATÍSTICA DOS DADOS

As análises estatísticas tiveram como base Sokal & Rohlf (1995), Zar (1996) e Centeno (1999). As análises foram feitas utilizando os programas estatísticos Systat 11 e Instat. Comparações entre conjuntos de dados foram realizadas utilizando-se testes não-

paramétricos (Kruskal-Wallis e Mann-Whitney) devido à pequena quantidade de dados testados.

ASPECTOS BÁSICOS DA REPRODUÇÃO

As skuas são aves migratórias pelágicas que retornam ao território de reprodução no final do inverno polar. A primeira espécie a retornar é *C. lonnbergi*, geralmente no início de novembro; *C. maccormicki* re-ocupa os territórios de reprodução duas ou três semanas após (Watson 1975, Mader *et al.* 1996). Segundo Wood (1971) as skuas re-ocupam o mesmo território em cada estação reprodutiva, sendo aparentemente fiéis ao par e geralmente permanecendo nos mesmos territórios.

Pares solitários de *C. lonnbergi* estabelecem seus territórios nas proximidades de áreas de forrageamento (colônia de pingüins ou de petréis, proximidades de estações de pesquisa) e os defendem intensamente, pois seu sucesso reprodutivo depende quase que exclusivamente dos alimentos obtidos na área (Watson 1975, Pietz 1987, Hahn & Peter 2003, Phillips *et al.* 2004). Já *C. maccormicki* pode variar seu comportamento na defesa do território e seus hábitos de forrageamento. Os territórios são maiores quando a fonte de alimento é uma colônia de pingüins próxima e a defesa destes territórios é mais agressiva; já quando a atividade de forrageamento ocorre exclusivamente na área marinha os territórios de reprodução são menores e a agressividade diminui (Young 1963a, Watson 1975, Reinhardt *et al.* 2000, Baker & Barbraud 2001).

As fêmeas das duas espécies são maiores e mais pesadas que os machos (Eklund 1961, Spellerberg 1970, Jouventin & Guillet 1979, Ainley *et al.* 1985, Parmelee 1988, Catry *et al.* 1999) e este fato parece estar relacionado com seleção sexual e não com fatores atribuídos à nidificação (Phillips *et al.* 2002). O macho inicia a construção do ninho, escavando em uma pequena área dentro do território. Alguns pares escavam em vários pontos, mas apenas um é utilizado como ninho; o indivíduo que não está chocando os ovos fica em um dos pontos escavados, porém este ponto não tem vegetação ou outro material dando forma de ninho ou protegendo a área (Young 1963a). Cada par põe dois ovos e o casal reveza as atividades de incubação (a troca ocorre entre 1,5h e 3,5h de incubação), defesa de território e alimentação dos filhotes (Young 1963a, Pietz 1987). A postura dos ovos ocorre da metade de novembro até o final de dezembro (eclosão: final de dezembro/final de janeiro; incubação de 24-34 dias) no caso de *C. maccormicki* e do final de outubro até o final de novembro (eclosão: meio de dezembro/meio de janeiro; incubação de 29-32 dias) para *C. lonnbergi* (Watson 1975). Os filhotes são nidífugos e abandonam o ninho em menos de 24 horas, permanecendo nas proximidades do território defendido pelos adultos (Watson 1975). Os filhotes voam com cerca de 49-59 dias no caso de *C. maccormicki* e de 55-60 dias para *C. lonnbergi*, a migração de inverno ocorre entre março e abril (Watson 1975). A idade média para a primeira reprodução é de 7 a 9 anos (Ainley *et al.* 1990).

O tamanho dos ovos difere significativamente entre as espécies (são maiores para *C. lonnbergi*); o crescimento dos filhotes e o ganho de massa também variam significativamente (Peter *et al.* 1990). O crescimento do tarso e o ganho de peso são mais rápidos para filhotes de *C. lonnbergi* enquanto o desenvolvimento do cúlmen, asa e penas da cauda são mais rápidos para *C. maccormicki*, sendo que o crescimento destas é relativamente mais rápido que da outra espécie e o primeiro vôo também ocorre antes (Peter *et al.* 1990). O fato de os filhotes de *C. maccormicki* desenvolverem-se mais rapidamente do que os filhotes de *C. lonnbergi* parece ser uma vantagem ecológica relacionada à área de reprodução e às duras condições climáticas do inverno austral – a área de reprodução de *C. maccormicki* se estende até o interior do continente antártico, diferente do que

ocorre com *C. lonnbergi* que se reproduz da região da Península Antártica em direção ao norte.

Nestas espécies ocorre um dos poucos casos de reprodução cooperativa conhecidos para aves marinhas, sendo o maior número de registros para *C. lonnbergi* (Hemmings 1994). Também ocorre hibridização entre ambas as espécies, gerando descendentes viáveis e férteis, como veremos nos itens subsequentes.

CARACTERÍSTICAS DAS ÁREAS DE REPRODUÇÃO

A escolha da área de reprodução é um fator essencial para garantir o sucesso reprodutivo das espécies. As skuas preferem construir seus ninhos em áreas mais altas e com maior cobertura vegetal (líquens e musgos, utilizados para dar forma ao ninho), evitando a região muito próxima do mar (Quintana & Travaini 2000). A utilização de líquens e musgos serve como proteção em caso de flutuações extremas de temperatura provocadas por nevascas e/ou ventanias (Walsberg 1985). Ambas as espécies ocupam áreas livres de neve como pequenas colinas, rochedos e bordas de penhascos (Osborne 1985, Peter *et al.* 1990), preferencialmente com presença de cascalho grosso e rochas maiores que possam servir como proteção, refúgio e auxiliar na drenagem dos ninhos (Quintana & Travaini 2000).

Peter *et al.* (1990) indicam as principais diferenças observadas nas áreas de nidificação de *C. lonnbergi* e de *C. maccormicki*, esta última ocupando preferencialmente ambientes mais secos e próximos de pequenos lagos ou poças de água, podendo se estabelecer em qualquer região exceto nas maiores elevações das montanhas. *Catharacta lonnbergi* nidifica tanto em áreas mais úmidas quanto em áreas secas, sendo que o fator decisivo na escolha da área de reprodução por esta espécie está mais ligado à proximidade da área de forrageamento (colônia de pingüins ou petréis) e à distância da costa (na área de estudo utilizada por Peter *et al.* (1990) – Ilha Ardley e Península Fildes – cerca de 70% dos pares foram registrados nidificando a distâncias inferiores a 300 m da costa e bem próximos das colônias de pingüins).

Diferenças entre as espécies de skuas e o gaivotão (*Larus dominicanus*) na escolha das áreas de reprodução e do material utilizado nos ninhos, em áreas

de simpatria destas espécies foram registradas por Quintana & Travaini (2000) e Quintana *et al.* (2001). A área foi dividida em 10 habitats-tipo, de acordo com a composição da cobertura vegetal. Segundo os autores 75,4% dos ninhos das skuas (n=149) foram registrados em quatro habitats-tipo caracterizados pela cobertura abundante de musgos e gramíneas associados (*moss-turf sociation*), ambiente no qual o musgo *Polytrichum alpestre* constituiu 52,4% do material utilizado pelas skuas para os ninhos. Já 91% dos ninhos do gaivotão (n=52) foram registrados em uma área com predominância da gramínea *Deschampsia antarctica*, que constituiu 60,6% do material dos ninhos da espécie. Os resultados indicam existir preferência na seleção do habitat por skuas e gaivotões de acordo com a cobertura vegetal presente na área de nidificação, mostrando uma clara divisão de recursos para nidificação (Quintana & Travaini 2000). Não foram encontradas diferenças na seleção de habitat ou na composição do ninho entre as skuas, nos casos em que a identificação das espécies foi levada em consideração (Quintana & Travaini 2000).

Vários fatores parecem estar relacionados com a escolha da área de nidificação pelas skuas, sendo que os principais são relativos à proximidade da área

de forrageamento, para *C. lonnbergi*, e condições da cobertura vegetal, latitude, declividade e microtopografia da área, para ambas as espécies.

SUCESSO DE ECLOSÃO E SUCESSO REPRODUTIVO

Os sucessos de eclosão (proporção de ovos eclodidos em relação ao total de ovos postos) são registrados quando a permanência dos pesquisadores na área de estudo é inferior ao tempo necessário para o registro do sucesso reprodutivo (proporção de filhotes criados e aptos a abandonar o ninho em relação ao total de ovos postos). Os sucessos de eclosão e reprodutivo das espécies variam entre as áreas de reprodução devido a diversos fatores, entre eles a latitude da área de estudo, sendo inversamente proporcional à variação desta (Young 1977, Peter *et al.* 1990, Pezzo *et al.* 2001). Os dados percentuais de sucesso reprodutivo apresentados na Tabela I permitem o cálculo estatístico para avaliar esta afirmação para *C. maccormicki*. Para o teste os dados foram divididos em dois grupos de acordo com a variação da latitude (latitude <70° e latitude >70°). O resultado obtido indicou que os dados das duas

Tabela I. Sucesso reprodutivo médio (%) em diferentes populações de *Catharacta maccormicki* (Cma), *C. lonnbergi* (Clo) e pares mistos. (*O autor fornece o número de filhotes por par, para o cálculo percentual considerou-se dois ovos por par. Nos casos em que mais de um trabalho se refere ao sucesso reprodutivo da mesma espécie, na mesma área, utilizou-se a média entre os valores apresentados. NR indica que não há registro de reprodução da espécie na área).

Área / Coordenadas geográficas	Sucesso reprodutivo médio (%)		
	Cma	Clo	Mistos
Ilha Bird (54°00'S; 38°03'W)	NR	71 ⁽¹⁾	NR
Ilha Macquarie (54°30'S; 158°57'E)	NR	57,5 ^{*(2)}	NR
Ilhas Geórgia do Sul (57°59'S; 23°03'W)	NR	50 ^{*(3)}	NR
Ilha Signy (60°43'S; 45°38'W)	NR	59 ^{*(4)}	NR
Baía do Almirantado (62°05'S; 58°23'W)	43,5 ^{*(5, 6, 7, 8)}	49,8 ^{*(5, 6, 7, 8)}	31,3 ^{*(5, 9)}
Península Fildes (62°12'S; 58°58'W)	54 ⁽¹⁰⁾	49 ⁽¹⁰⁾	50 ⁽¹⁰⁾
Península Potter (62°14'S; 58°40'W)	26,5 ^{*(11)}	40,8 ^(11, 12, 13)	31 ^{*(11)}
Ilha Windmill (66°15'S; 110°31'E)	42,5 ^{*(14)}	NR	NR
Ilha Haswell (66°21'S; 93°00'E)	39 ^{*(15)}	NR	NR
Ponta Geologie (66°40'S; 140°01'E)	42,3 ⁽¹⁶⁾	NR	NR
Cabo Adare (71°18'S; 170°09'E)	25 ⁽¹⁷⁾	NR	NR
Cabo Hallet (72°19'S; 170°13'E)	41,5 ^{*(18)}	NR	NR
Ponto Edmonson (74°20'S; 165°08'E)	20,2 ⁽¹⁹⁾	NR	NR
Cabo Bird (77°13'S; 166°28'E)	16,5 ^{*(20, 21)}	NR	NR
Cabo Crozier (77°27'S; 169°14'E)	17 ^{*(22)}	NR	NR
Cabo Royds (77°33'S; 166°09'E)	28,1 ^(23, 24)	NR	NR

Referências: ⁽¹⁾Osborne 1985 (n=71), ⁽²⁾Purchase in Carrick & Ingham 1970 (n=40), ⁽³⁾Stonehouse 1956 (n=6), ⁽⁴⁾Burton 1968 (n=65), ⁽⁵⁾Trivelpiece *et al.* 1980 (n= 13, 28 e 4), ⁽⁶⁾1981 (n=ni), ⁽⁷⁾1985 (n=ni), ⁽⁸⁾1995 (n=ni), ⁽⁹⁾Myrcha 1993 (n= ni), ⁽¹⁰⁾Peter *et al.* 1990 (n= 81, 58 e 15), ⁽¹¹⁾Ritz *et al.* 2005 (n=63, 35 e 13), ⁽¹²⁾Hahn & Peter 2003 (n=88), ⁽¹³⁾Young & Millar 2003 (n=49), ⁽¹⁴⁾Eklund 1961 (n=40), ⁽¹⁵⁾Pryor 1968 (n=23), ⁽¹⁶⁾LeMorvan *et al.* 1967 (n=66), ⁽¹⁷⁾Reid 1962 (n=225), ⁽¹⁸⁾Trillmick 1978 (n=98), ⁽¹⁹⁾Pezzo *et al.* 2001 (n=89), ⁽²⁰⁾Ensor 1979 (n=79), ⁽²¹⁾Miller 1992 (n=174), ⁽²²⁾Wood 1971 (n=109), ⁽²³⁾Young 1963a (n=67), ⁽²⁴⁾Spellerberg 1971a (n=57). (ni= não informado).

amostras variaram significativamente (latitude < 70° $\bar{x} = 41,3 \pm 8,86$; latitude > 70° $\bar{x} = 24,7 \pm 9,38$; Mann-Whitney $U' = 33$; $p < 0,01$), sendo que a média de sucesso reprodutivo maior coincidiu com os dados das latitudes mais baixas (latitude < 70°).

O sucesso de eclosão em uma mesma área pode variar bastante de uma estação reprodutiva para outra, assim como o sucesso reprodutivo, portanto estudos de longa duração, associando alterações nas condições ambientais com estas variações são mais importantes para avaliações concretas de padrões específicos do que estudos esporádicos (Neilson 1983, Pezzo *et al.* 2001). Na Península Potter (Ilha Rei George), de acordo com dados de Hahn & Peter (2003) o sucesso de eclosão foi de 81% em 1998/99, 79% em 1999/2000 e 70,5% em 2000/01 e o sucesso reprodutivo foi de 35%, 42,5% e 44% (o número de ninhos acompanhados em cada estação foi: 26, 30 e 32, respectivamente).

O sucesso reprodutivo de *C. lonnbergi* tende a ser superior (28-81%, $\bar{x} = 51\%$) em relação a *C. maccormicki* (20-63%, $\bar{x} = 28\%$) (Peter *et al.* 1990), esta última nidificando em latitudes maiores do que *C. lonnbergi* e portanto mais exposta às condições climáticas extremas do interior do continente antártico. Outro fator que pode estar associado ao sucesso reprodutivo mais baixo de *C. maccormicki* é que a maioria dos pares reprodutivos não defende um território de forrageamento, buscando seus alimentos em áreas mais distantes do ninho, geralmente no mar e afastando-se com mais frequência da área de nidificação (Parmelee 1992, Young 1994, Reinhardt *et al.* 1998).

O sucesso reprodutivo das espécies estudadas e dos pares mistos (Tabela I) diferiu significativamente (Kruskal-Wallis, $KS = 8,73$; $p < 0,05$). Esta variação foi significativa apenas entre *C. maccormicki* ($\bar{x} = 33,0 \pm 12,3$) e *C. lonnbergi* ($\bar{x} = 53,9 \pm 9,7$) ($p < 0,01$, teste de comparação múltipla de Dunn). A variação entre os sucessos reprodutivos de *C. maccormicki* e pares mistos ($\bar{x} = 37,4 \pm 10,9$) e entre *C. lonnbergi* e pares mistos não foi significativo ($p > 0,05$, teste de Dunn). Geralmente, o sucesso reprodutivo dos pares mistos assume valor intermediário daquele apresentado pelas duas espécies (Ritz *et al.* 2005), o que podemos constatar através das médias apresentadas para cada caso.

FATORES QUE PODEM AFETAR O SUCESSO REPRODUTIVO

Diversos fatores em cada área de estudo influenciaram o sucesso reprodutivo que pode variar consideravelmente em cada estação reprodutiva. Entre eles podemos considerar principalmente a proximidade e estabilidade das fontes de alimento (por exemplo colônias de pingüins) o local de nidificação, a distância entre os ninhos de outras skuas e a estabilidade climática (Wood 1971, Pezzo *et al.* 2001, Young & Millar 2003).

Manutenção de território de forrageamento

Alguns estudos indicam que os pares de skuas que defendem um território de forrageamento apresentam sucesso na sobrevivência dos filhotes mais elevado (71%, $n = 28$) do que aquelas que não o possuem (45%, $n = 60$) (Hahn & Peter 2003). Dados de Trivelpiece *et al.* (1980, 1985) para a Baía do Almirantado (Ilha Rei George) durante as estações reprodutivas de 1977/78 e 1983/84 indicam a mesma tendência: skuas com território tiveram sucesso reprodutivo de 1,38 ($n = 16$) e 0,93 filhotes/par, enquanto que as demais tiveram sucesso de 1,08 ($n = 8$) e 0,38 filhotes/par, respectivamente em cada estação reprodutiva (para 1983/84 os autores não citam o número amostral). Em Cabo Crozier, Ilha de Ross, o sucesso das skuas-antárticas ($n = 49$ pares), todas defendendo territórios de forrageamento, foi de 64,9% em 1993/1994, sendo que 57% dos filhotes sobreviventes ($n = 63$) foram irmãos (Young & Millar 2003). Nos casos em que os adultos defendem um território de forrageamento, a chance de sobrevivência do segundo filhote é igual a do primeiro, diferente do que ocorre com o segundo filhote dos pares sem território. Neste último caso a probabilidade de sobrevivência aumenta continuamente até cerca dos 50 dias de idade (Hahn & Peter 2003). As principais ameaças à sobrevivência do segundo filhote são a predação intra-específica e a redução de ninhada provocada por agressões do irmão mais velho – fratricídio (Young 1963b, Pietz 1987, Pezzo *et al.* 2001, Young & Millar 2003).

Redução de ninhada por fratricídio

A redução de ninhada é comum entre membros de cinco famílias de aves que tem filhotes nidícolas

(que permanecem confinados ao ninho após a eclosão): Acciptridae, Pelecanidae, Sulidae, Gruidae e Strigidae (Young & Millar 2003), podendo ocorrer ocasionalmente em outras famílias. O fratricídio entre membros de Stercorariidae é uma exceção, já que os filhotes são nidífugos e semi-precoce (Young & Millar 2003). É bem documentado para *C. maccormicki* (Young 1963b, Spellerberg 1971b, Young & Millar 2003) e raramente para *C. lonnbergi* (Williams 1980, Bruemmer 1993). O fratricídio pode ter intensidade variável e influenciar bastante no sucesso reprodutivo (Tabela II.). A diferença entre o nascimento do primeiro filhote e o segundo pode ser de até 5,5 dias, período em que o filhote mais velho ganha cerca de 39,3g/dia, tornando-se bem mais forte do que o segundo filhote (média obtida através dos dados citados por Young & Millar 2003). A aplicação de teste estatístico utilizando-se os dados disponíveis na Tabela II. indicou que não há diferença entre os sucessos reprodutivos em populações em que o fratricídio foi registrado (Mann-Whitney, $U'=31$, $p=0,06$). A interferência dos adultos durante o ataque do irmão mais velho é crucial para a sobrevivência do mais novo, sendo também importantes o tamanho do território (quanto maior o território maior a chance de sobrevivência do segundo filhote = maior área de escape) e a defesa de território

de forrageamento (Hahn & Peter 2003, Young & Millar 2003). Segundo Young & Millar (2003) a ocorrência de fratricídio em skuas é facultativo, sendo que a intensidade varia em cada população de acordo com as condições locais de forrageamento.

Houve diferença significativa entre o número de filhotes sobreviventes por par em populações em que o fratricídio é considerado baixo, moderado ou alto (Kruskal-Wallis, $KS = 6,3$; $p<0,05$) (Tabela II.). As diferenças foram significativas entre os níveis baixo e alto de fratricídio ($p<0,05$), mas não houve variação significativa quando comparados os níveis baixo e moderado; e, alto e moderado ($p>0,05$, teste de Dunn).

Ocorrência de eventos climáticos adversos

Ensor (1979) registrou o sucesso reprodutivo de *C. maccormicki*, durante a estação reprodutiva de 1977/78 em Cabo Bird, Ilha de Ross. O clima durante o estudo foi considerado desfavorável, devido à ocorrência de sucessivas tempestades. Neste período 75,2% dos ovos foram perdidos ($n=119$), principalmente devido ao acúmulo de neve nos ninhos e à predação dos ovos por skuas vizinhas devido ao abandono dos ninhos pelos adultos, com sucesso reprodutivo de 20% (79 pares,

Tabela II. Registros de fratricídio e o sucesso reprodutivo (número de filhotes por par) em diferentes populações *Catharacta maccormicki*. (Incluem análises de três (*); sete (**); e oito (***) períodos reprodutivos).

Local	Incidência de fratricídio / Impacto sobre o sucesso reprodutivo	Sucesso Reprodutivo
Ilha Signy ¹ 60°43'S; 45°38'W	Baixa incidência, impacto insignificante.	1,27
Ilha Rei George ² 62°12'S; 58°58'W	Não registrado.	1,03
Ilha Anvers ³ 64°46'S; 64°03'W	Não importante.	1,50
Ilhas Windmill ⁴ 66°15'S; 110°31'E	Baixa incidência.	0,85
Ilha Magnetic ⁶ 68°30'S; 77°50'E	Poucas perdas observadas por fratricídio.	1,29-1,46 *
Rochedo Larsemann ⁷ 69°21'S; 76°00'E	Comum, impacto moderado.	0,50
Cabo Hallet ^{8,9} 72°19'S; 170°13'E	Comum, impacto moderado.	0,77
Cabo Bird ^{10,11} 77°13'S; 166°28'E	Muito alta, impacto elevado.	0,12-0,53**
Cabo Crozier ^{12,13} 77°27'S; 169°14'E	Influência moderada.	0,12-0,60***
Cabo Royds ^{14,15} 77°33'S; 166°09'E	Influência muito alta, impacto muito alto.	0,46-0,60*

Referências: ¹Hemmings 1984, ²Peter *et al.* 1990, ³Pietz 1987, ⁴Eklund 1961, ⁵Jouventin & Guillotin 1979, ⁶Hull *et al.* 1994, ⁷Wang & Norman 1993, ⁸Trillmich 1978, ⁹Reid 1966, ¹⁰Young 1994, ¹¹Miller 1992, ¹²Wood 1971, ¹³Young & Millar 2003, ¹⁴Young 1963a, ¹⁵Spellerberg 1971b.

0 ovos/par e 0,30 filhotes/par). De 1986 a 1991, Miller (1992) registrou sucesso reprodutivo que variou de 0,08 a 0,53 filhotes por par, sendo que os anos de 1989 e 1990 apresentaram os menores sucessos reprodutivos (0,08 e 0,18 filhotes/par). Em ambos os anos vários territórios de skuas foram completamente cobertos por neve e os ovos foram perdidos por congelamento. Registros realizados por Spellerberg (1971b) reportaram para o verão de 1965/66 em Cabo Royds, à perda de 41,7% dos ovos (n=57 pares, o número total de ovos não foi informado) e um sucesso reprodutivo de 0,29 filhotes/par, em um verão considerado desfavorável (Tabela III.). Em 1963/64 e em 1964/65, ano em que as condições climáticas foram consideradas favoráveis, o mesmo autor registrou perda de 26% e 18,9% dos ovos, respectivamente. Neste caso as condições de clima foram consideradas favoráveis. Em Cabo Crozier o sucesso reprodutivo de *C. maccormicki* em oito verões consecutivos (1961/62 até 1968/69) foi acompanhado por Wood (1971) (Tabela III.). Os valores mais baixos foram registrados em anos nos quais ocorreram tempestades no final de janeiro, ocasionando morte de filhotes por congelamento ou falta de alimentação. A diferença no sucesso reprodutivo entre as estações reprodutivas com clima considerado favorável e desfavorável foi significativamente diferente (Mann-Whitney, $U^2=84$, $p<0,001$), enquanto que a diferença entre o sucesso reprodutivo das duas áreas de estudo, consideradas as estações reprodutivas de 1963/64, 1964/65 e 1965/66 (com dados apresentados para Cabo Royds e Cabo Crozier, Tabela III.), não diferiram significativamente (Mann-Whitney, $U^2=7$, $p=0,40$). As informações registradas por estes autores indicam que condições de clima adversas, como a ocorrência de tempestades após o final da postura ou após a eclosão pode reduzir o sucesso reprodutivo.

Exemplo de evento ocasional externo à área de reprodução

Outros eventos, como o derrame de óleo registrado na Estação Palmer em 1989, ocasionado por um navio de turismo, também podem influenciar diretamente o sucesso reprodutivo das skuas e outras aves da região. Segundo Eppley & Rubega (1990) o sucesso reprodutivo para a população de skuas nas proximidades da Estação Palmer foi acompanhado em oito estações reprodutivas, no período de 1974 a 1989,

Tabela III: Variação do sucesso reprodutivo (SR, número de filhotes por par) em condições de clima favorável (+) ou desfavorável (-) em Cabo Royds, em Cabo Crozier e em Cabo Bird.

Autor	Estação Reprodutiva	Condições Clima	SR
Cabo Royds (77°33'S; 166°09'E)			
Young 1963a	1959/60	(+)	0,46
Spellerberg 1971a	1963/64	(+)	0,69
	1964/65	(+)	0,79
	1965/66	(-)	0,29
Cabo Crozier (77°27'S; 169°14'E)			
Wood 1971	1961/62	(+)	0,41
	1962/63	(+)	0,60
	1963/64	(+)	0,41
	1964/65	(+)	0,31
	1965/66	(-)	0,17
	1966/67	(-)	0,12
	1967/68	(-)	0,13
	1968/69	(+)	0,48
Cabo Bird (77°13'S; 166°28'E)			
Ensor 1979	1977/78	(-)	0,30
Miller 1992	1986/87	(+)	0,43
	1987/88	(+)	0,33
	1988/89	(+)	0,46
	1989/90	(-)	0,08
	1990/91	(-)	0,18
	1991/92	(+)	0,53

sendo de 0,8 filhotes/ninho. No ano do derrame de óleo, foram acompanhados 51 pares e nenhum filhote sobreviveu devido aos efeitos indiretos provocados pela contaminação por óleo, como, por exemplo, abandono do ninho por muito tempo para procurar alimento; oferta de alimento contaminado aos filhotes ou morte dos adultos (Eppley & Rubega 1990).

HIBRIDIZAÇÃO ENTRE *C. maccormicki* E *C. lonnbergi*

A hibridização entre *C. maccormicki* e *C. lonnbergi* ocorre na Península Antártica, região de simpatria entre as espécies (Figura 1) e os híbridos produzidos são viáveis e férteis (Pietz 1987, Parmelee 1988, Votier *et al.* 2004, Ritz *et al.* 2005). A incidência de pares mistos é mais alta na região norte da zona de hibridização, na Ilha Rei George, onde mais de 10% dos pares reprodutores são mistos (Ritz *et al.* 2005). O número cromossômico de *C. maccormicki* é $2n=68$ e de *C. lonnbergi* é $2n=84$, enquanto o dos híbridos é $2n=76$ (Ledesma *et al.* 2004, 2005). Tipicamente os pares mistos são formados por um macho de *C. maccormicki* e por uma fêmea de *C. lonnbergi* (Parmelee 1988) e, como o DNA mitocondrial é

materno, resultados moleculares baseados em mtDNA classificam a ave híbrida como *C. lonnbergi* (Votier *et al.* 2004). Os maiores percentuais de pares mistos foram registrados para áreas de reprodução da Ilha Rei George, Península Antártica: 12% em Potter Península (pares: 73 *C. maccormicki*, 35 *C. lonnbergi*) e 11% em Fildes Península (pares: 176 Cma, 76 Clo) (Ritz *et al.* 2005), 7% em Cierva Point (pares: 93 Cma, 26 Clo) (Quintana *et al.* 2000), 7% em Hennequin Point (pares: 116 Cma, 2 Clo) (Costa & Alves 2006). Não há correlação entre a população reprodutora presente em uma região com o aumento no número de pares mistos (Ritz *et al.* 2005). Para uma revisão mais aprofundada sobre o tema ver Ritz *et al.* (2005).

Casos de hibridização entre *C. maccormicki* e *C. chilensis*, como os citados por Reinhardt *et al.* (1997) na Península Potter, Ilha Rei George (dois indivíduos com fenótipo de *C. chilensis* reproduzindo com dois indivíduos de *C. maccormicki* nos períodos reprodutivos de 1993/1994 e 1994/1995), ainda necessitam de confirmação.

Diferenças nos hábitos alimentares, nas estratégias de forrageamento e no ciclo reprodutivo, parecem ser os principais mecanismos de isolamento reprodutivo nas áreas de simpatria, garantindo a separação entre as duas espécies (Peter *et al.* 1990).

REPRODUÇÃO COOPERATIVA

Sistemas de reprodução cooperativa, em que mais de dois adultos tomam conta dos filhotes de um único ninho, foram descritos pela primeira vez em 1935 por Alexander Skutch para *Cyanocorax morio* (“Brown Jay”). Variações neste sistema ocorrem com a presença de “ajudantes no ninho” que contribuem com alimentação da prole e/ou defesa do território, mas geneticamente apenas de maneira indireta, pois são geralmente aparentados com o par reprodutor. Num outro extremo ocorre a reprodução comunitária em que pode haver contribuição genética de vários indivíduos do grupo para a ninhada (Hemmings 1994). Casos de reprodução cooperativa são pouco comuns em aves marinhas (Stacey & Koenig 1990), porém existem registros para *C. lonnbergi* e *C. maccormicki* para ilhas da Nova Zelândia, Austrália e Oceano Índico, além de registros no Hemisfério Norte para outras espécies de Stercorariidae (Hemmings 1994). A maioria dos registros é para *C. lonnbergi*, mesmo assim os percentuais de ocorrên-

cia são baixos (variando entre < 1% até 5%; Young 1978, Williams 1980, Young *et al.* 1988, Hemmings 1989, 1990a, 1990b, Millar *et al.* 1992). A ocorrência de reprodução cooperativa em *C. maccormicki* tem registro documentado apenas para duas áreas: Península Barton (Ilha Rei George, Shetlands do Sul) em fevereiro de 1984 (Peter *et al.* 1988) e outro na Ilha Ross durante o verão reprodutivo de 1987/1988 (W. Fraser, comunicação pessoal em Hemmings 1994).

Os trios reprodutores geralmente são formados por dois machos e ambos podem copular com a fêmea (Hemmings 1989). Estudos genéticos (*DNA fingerprinting*) confirmaram que a paternidade pode variar anualmente entre os machos ou pode ser múltipla, composta por um filhote de cada macho (Hemmings 1994). Em Iha Bird (Geórgias do Sul), durante o verão de 2000/01, Phillips (2002) registrou a presença de dois trios; um deles poliândrico, com dois ovos, e outro poligínico, com três ovos. Os mesmos trios foram registrados na estação reprodutiva seguinte (2001/02). Estudos nesta mesma área indicam a presença de trios desde 1961/62, estação reprodutiva em que o primeiro trio poligínico (com três ovos) foi registrado (Osborne 1985).

Nos trios registrados todos os adultos são ativos na defesa do território e se revezam durante a incubação dos ovos e no cuidado com os filhotes (Phillips 2002). A vantagem na reprodução cooperativa parece estar ligada à aquisição de territórios, mas não está associada ao aumento de sucesso reprodutivo, conseqüentemente não tem se proliferado em muitas colônias (Phillips 2002, Williams 1980).

COMPORTAMENTO DURANTE ATIVIDADES DE FORRAGEIO

Catharacta lonnbergi depende de recursos terrestres e geralmente estabelece seu ninho nas proximidades de colônias de pingüins ou de outras aves, defendendo o território de invasores e forrageando diretamente na colônia (ovos e filhotes, praticando kleptoparasitismo e explorando carcaças; Pietz 1987, Peter *et al.* 1990, Reinhardt *et al.* 1997, Phillips *et al.* 2004). Já *C. maccormicki* preda mais frequentemente peixes e outros organismos marinhos e pode sobreviver em completa dependência de alimento marinho (Young 1963a, Pietz 1987, Mund & Miller 1995, Baker & Barbraud 2001). Mesmo quando estas últimas defendem

territórios próximos a colônias de outras aves como os pingüins, o complemento alimentar é obtido no mar (Young & Millar 1999). Segundo Peter *et al.* (1990) a dieta de *C. maccormicki* é composta por cerca de 79% de peixes e a dieta de *C. lonnbergi* por cerca de 67% de pingüins e ovos. Os pares mistos alimentaram-se exclusivamente de peixes (foram analisados itens alimentares de 58 pares de *C. lonnbergi*, 81 pares de *C. maccormicki* e 15 pares mistos; dados para a região da Ilha Ardley e Península Fildes, os percentuais podem variar de acordo com a região e com a disponibilidade de itens alimentares (Pietz 1987)).

KLEPTOPARASITISMO

Kleptoparasitismo é um método de forrageamento bem documentado para aves marinhas, especialmente para skuas (*Catharacta* sp. e *Stercorarius* sp.), fragatas (*Fregata* sp.) e gaivotas (*Larus* sp.), entre outros (Furness 1987, Spear & Ainley 1993, Le Corre & Jouventin 1997). O primeiro registro deste comportamento em skuas parece ser o trabalho de Raine (1889) que descreve as espécies deste gênero como verdadeiros “piratas marinhos”, devido ao hábito freqüente de forçar indivíduos adultos de espécies como gaivotas (*Larus* sp.) e petrel-gigante (*Macronectes* sp.) a regurgitarem, alimentando-se em seguida do material regurgitado. Há registros de kleptoparasitismo tanto para *C. maccormicki* quanto

para a *C. lonnbergi*. Nos ataques em vôo, segundo Spear & Ainley (1993) 92% dos indivíduos de *C. maccormicki* iniciam o ataque ao “hospedeiro” pelas costas, 5% pelo lado e apenas 2% pela frente (n=81). A altitude de aproximação é baixa em 53% dos casos, média em 26% e alta em 21% (n=57) e o plano de ataque preferido é lateral (65% dos casos, n=74). Apenas 8% dos ataques analisados por Spear & Ainley (1993) foram ascendentes e os demais ataques foram descendentes (27%). Segundo os mesmos autores, 72% dos ataques realizados por *C. maccormicki* foram bem sucedidos (n=18). *Catharacta lonnbergi* ataca espécies até 5,9 vezes maiores (considerando-se massa de 1.635 g para a skua e 9.580 g para albatroz-errante *Diomedea exulans*).

As principais espécies parasitadas pelas skuas são *Phalacrocorax atriceps* (Maxson & Bernestein 1982), *Larus dominicanus*, *Macronectes giganteus* (Osborne 1985), *Pterodroma externa*, *Puffinus pacificus*, *Larus pipixcan*, *Sterna fuscata* (Spear & Ainley 1993), *Sula dactylatra* (Spear & Ainley 1997), *Diomedea exulans*, *Macronectes halli*, *Phoebetria palpebrata* e *Thalassarche chlororhynchos* (Spear & Ainley 1993).

PREDACÃO EM COLÔNIAS DE PINGÜINS

Segundo Young & Millar (1999) a exploração das colônias de pingüins por skuas pode ocorrer de três maneiras: 1) estabelecimento de territórios exclusivos

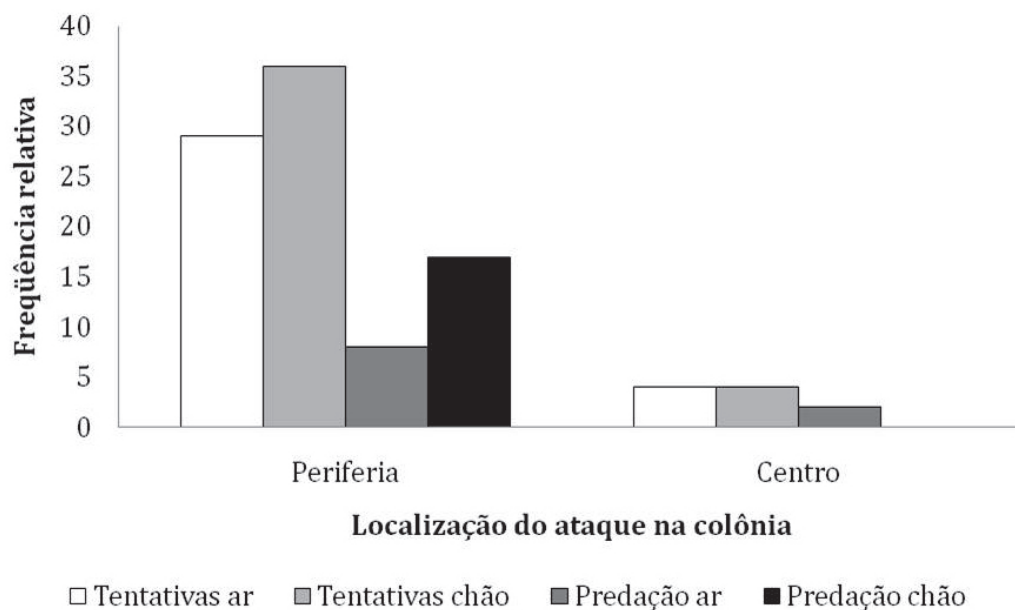


Figura 4. Percentual do total de tentativas e eventos de predação por *Catharacta lonnbergi* que foram registradas no ar ou no chão de acordo com a localização - periferia (n=47) e centro (n=5) da colônia de pingüins na Ilha Rei George. (Extraído e modificado de Emslie *et al.* 1995).

de alimentação em que os pares residentes defendem vigorosamente o território (observado em Cabo Hallet por Trillmich 1978); 2) formação de clubes de skuas jovens não reprodutoras e visitas ocasionais de adultos reprodutores na periferia da colônia (Cabo Bird, Young 1994); 3) não há pares de skua próximos das colônias de pingüins defendendo território de forrageamento (Cabo Crozier, Müller-Schwarze & Müller-Schwarze 1977; Ilha Rei George, Trivelpiece & Volkman 1982).

Catharacta lonnbergi é territorialista, sendo que um número pequeno de pares divide o território no entorno de colônias de pingüins. Ocasionalmente outros indivíduos da mesma espécie podem ser observados visitando a colônia, porém os pares territoriais defendem a área com agressividade (Emslie *et al.* 1995, Young & Millar 1999). A predação é cerca de 4,1 a 7,9 vezes mais freqüente na periferia do que no centro da colônia (Figura 4) e a maioria dos ataques é realizado no chão (Emslie *et al.* 1995). Indivíduos de *C. lonnbergi* podem ser observados com freqüência rondando a periferia das colônias de pingüins em busca de pingüins vulneráveis (filhotes e/ou indivíduos feridos ou debilitados) e/ou verificando várias vezes ninhos periféricos em busca de ovos ou filhotes abandonados pelos adultos (Müller-Schwarze & Müller-Schwarze 1973, 1977, Ainley *et al.* 1983).

Em casos em que colônias de pingüins (Adélia - *Pygoscelis adeliae* e Papua - *Pygoscelis papua*) são predadas por *C. lonnbergi* e por petréis (*M. giganteus*) as maiores taxas de predação por skuas ocorrem no final da manhã e no meio da tarde, enquanto que os maiores índices de ataque por petréis ocorrem no início da manhã e início do entardecer (Emslie *et al.* 1995), ocorrendo um “revezamento” de atividades por parte dos predadores nas colônias exploradas durante o decorrer do dia. Os ataques ocorrem preferencialmente na periferia da colônia (Figura 4) (Emslie *et al.* 1995).

Eventos climáticos como nevascas e tempestades podem alterar o comportamento de *C. maccormicki*: há relatos em que, durante a ocorrência destes eventos, são registrados elevados níveis de predação por esta espécie sobre colônias de pingüins (Young 1994). Segundo Emslie *et al.* (1995) pode ocorrer alteração nos níveis de predação de acordo com as condições de cobertura de gelo e produtividade na Antártica, porém não há trabalhos comprovando tal hipótese (ver estudos adicionais para *Larus occidentalis*, que

possui registros de aumento de predação sobre *Uria aalga* e *Phalacrocorax penicillatus* em anos em que a disponibilidade de alimento é baixa, havendo relação entre alterações ambientais, produtividade e alteração de taxas de predação).

A utilização das carcaças de pingüins pode variar entre as espécies. Em aves territorialistas, especialmente *C. lonnbergi*, a carcaça é explorada pelo casal que defende o território (Hanh *et al.* 2005), enquanto que no caso de aves sem território de forrageamento a carcaça pode ser disputada por vários indivíduos (Young & Millar 1999) que exibem um comportamento similar ao de urubus disputando carniça.

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O primeiro trabalho científico sobre as skuas (*Catharacta* sp.) localizado foi o de Raine (1889), basicamente descritivo sobre aspectos da reprodução das skuas do ártico. Um dos primeiros trabalhos sobre aves antárticas (incluindo as skuas) possivelmente iniciou com as explorações polares, como as comandadas por Jean B. Charcot: “Deuxième Expédition Antarctique Française” de 1908 a 1910. Eram compostos basicamente por registros de distribuição e abundância e descrições detalhadas da morfologia e da fisiologia das aves (Gain 1914) e raras vezes incluíam descrições de aspectos básicos do comportamento, características de áreas de reprodução e de forrageamento das aves como pingüins e skuas. Estes trabalhos iniciais despertaram os interesses de ornitólogos de todo o mundo que passaram a estudar as aves antárticas não só no seu ambiente de reprodução, mas também em suas áreas de migração.

Todo este esforço gerou uma grande quantidade de dados, culminando na publicação de centenas de trabalhos sobre as aves antárticas sobre os mais diversos temas, principalmente distribuição, abundância, aspectos da reprodução e do comportamento, fisiologia, genética, ecologia, entre outros. Grande parte destes trabalhos é principalmente descritiva e fornece informações baseadas unicamente na capacidade de observação dos autores, sem definir metodologia ou outras informações importantes para a interpretação dos dados pelos leitores. Para as skuas, cerca de 30% dos trabalhos registrados na presente revisão (n=245) apresentaram esta característica. A maioria destes trabalhos descritivos (58%, n=75)

foi publicada até 1980, quando a avaliação para a publicação de trabalhos científicos passou a ser mais rigorosa, provocada especialmente pelo aumento do número de pesquisadores nas mais diversas áreas e, conseqüentemente, pelo aumento no número de artigos submetidos aos periódicos científicos. Ao mesmo tempo em que surgiram muitos periódicos científicos para divulgação dos trabalhos, devido ao crescimento e à popularização dos meios digitais, o crescimento do número de submissões pode ser considerado exponencial, não havendo meios de publicar todos os trabalhos produzidos, primando-se pela qualidade dos mesmos. Percebeu-se então uma melhoria na qualidade dos trabalhos publicados nas mais diversas áreas.

Ainda assim muitos trabalhos publicados através de periódicos científicos específicos para divulgação das atividades de pesquisa de uma dada área ou de um país podem ter a qualidade prejudicada. Alguns artigos deixam de apresentar dados importantes para a interpretação dos dados, entres os quais podemos citar a falta de informação de números amostrais ou a metodologia detalhada utilizada para a obtenção dos resultados. Muitos pesquisadores omitem estes resultados para garantir publicações futuras, que muitas vezes não ocorrem e os dados acabam sendo, de certa forma, “perdidos”, impossibilitando análises futuras envolvendo comparações de resultados. A omissão da metodologia adotada para os estudos também prejudica a análise dos dados e as comparações, além de inviabilizar a replicabilidade do trabalho. Portanto, apesar da grande quantidade de trabalhos encontrados sobre skuas na Antártica, podemos considerar que os dados muitas vezes são parciais e pouco explorados; além disso, em muitos trabalhos (especificamente aqueles publicados inicialmente) dados relevantes para a interpretação dos resultados são omitidos. Isto faz com que a compilação e a análise dos dados para uma revisão fiquem prejudicados e informações importantes deixam de ser aproveitadas.

Ainda, segundo Croxall *et al.* (2002) muitos estudos de aves marinhas reprodutoras têm sido desenvolvidos na Antártica, especialmente na região da Península, de mais fácil acesso. Isto faz com que em muitas áreas de reprodução existam lacunas de conhecimento, enquanto outras áreas são exaustivamente estudadas. Devido ao crescente número de estudos que, desde 1980, vem indicando grandes flutuações nas populações de aves marinhas da Antártica e nos

oceanos austrais, cada vez mais há a necessidade do monitoramento das populações visando planejamento e gestão dos recursos vivos (Croxall 1984, Woehler 1993). Segundo Croxall *et al.* (1995) com excessão dos pingüins, dados sobre a distribuição de outras aves reprodutoras antárticas são restritos, ou apresentados de maneira dispersa ou fragmentada; como evidenciado na presente revisão para as skuas.

Considera-se que, associados aos estudos de distribuição e abundância de skuas e outras aves antárticas, estudos com metodologia pré-definida (que permitam a quantificação e testes de hipóteses) sobre ecologia comportamental, ecologia do estresse, métodos não invasivos de avaliação de contaminação ambiental, avaliação de alterações comportamentais e populacionais associados a alterações climáticas locais e globais, e a presença de humanos, devam ser priorizados especialmente em áreas nas quais não há registro de produção científica.

AGRADECIMENTOS: Agradecemos ao Dr. Carlos Eduardo Grelle e ao Dr. Paulo C. Paiva que avaliaram a qualificação de ESC pelas sugestões e indicação do artigo para publicação; também agradecemos aos dois revisores anônimos pelas importantes sugestões e considerações. ESC recebeu Bolsa Nota 10 da FAPERJ (processo: E-26/100.075/2007) e MASA recebeu Bolsa de Produtividade CNPq (processo: 3027185/03-6) enquanto elaboraram este artigo. Produção vinculada ao Projeto 550040/2007-2, edital MCT/CNPq 049/2006.

REFERÊNCIAS

- AINLEY, D.G.; LERESCHE, R.E. & SLADEN, W.J.L. 1983. *Breeding biology of the Adelie Penguin*. Univ. of California Press, Berkeley, California. 509p.
- AINLEY, D.G.; RIBIC, C.A. & WOOD, R.C. 1990. A demographic study of the South Polar Skua *Catharacta maccormicki* at Cape Crozier. *Journal of Animal Ecology*, 59: 1–20.
- AINLEY, D.G.; SPEAR, L.B. & WOOD, R.C. 1985. Sexual color and size variation in the South Polar Skua. *The Condor*, 87: 427-428.
- ANDERSSON, M. 1999. Hybridization and skua phylogeny. *Proceedings of Royal Society of London B*, 266: 1579-1585.
- BAKER, S. C. & BARBRAUD, C. 2001. Foods of the South Polar skua *Catharacta maccormicki* at Ardery Island, Windmill Islands, Antarctica. *Polar Biology*, 24: 59-61.
- BASTIDA, R. & RODRÍGUEZ, D. 2003. *Mamíferos marinos de Patagonia y Antártida*. 1ª ed. Buenos Aires: Vazquez Mazzini. 208p.
- BLECHSCHMIDT K.; PETER H.-U.; DE KORTE J.; WINK M.; SEIBOLD I. & HELBIG A.J. 1993. Untersuchungen zur

- molekularen Systematik der Raubmöwen (Stercorariidae). *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, 120:379–387.
- BRAUN, M.J. & BRUMFIELD, R.T. 1998. Enigmatic phylogeny of skuas: an alternative hypothesis. *Proceedings of Royal Society of London B*, 265: 995-999.
- BROOKE, R.K. 1978. The *Catharacta* skuas (Aves: Laridae) occurring in South African waters. *Durban Museum Novitates*, 11: 295-308.
- BRUEMMER, F. 1993: Low, lean killing machine. *Natural History*, 11: 55–60.
- BURTON, R.W. 1968. Breeding biology of the Brown skua, *Catharacta skua lonnbergi* (Mathews), at Signy Island, South Orkney Islands. *British Antarctic Survey Bulletin*, 15: 9-28.
- CARRICK, R. & INGHAM, S. 1970. Ecology and population dynamics of Antarctic sea birds. Pp. 505-525. In *Antarctic Ecology*, vol. 1 (M. Holdgate (ed.)). London, Academic Press.
- CATRY, P. & FURNESS, R.W. 1997. Territorial intrusions and copulation behaviour in the great skua *Catharacta skua*. *Animal Behavior*, 54: 1265–1272.
- CATRY, P.; PHILIPS, R.A. & FURNESS, R.W. 1999. Evolution of reversed sexual size dimorphism in Skuas and Jaegers. *Auk* 116: 158-168.
- CENTENO, A.J. 1999. *Curso de Estatística Aplicada à Biologia*. 2ª Ed. Goiânia. Ed. Da UFG. 234p.
- COHEN, B.L.; BAKER, A.J.; BLECHSCHMIDT, K.; DITTMANN, D.L.; FURNESS, R.W.; GERWIN, J.A.; HELBIG, A.J.; DE KORTE, J.; MARSHALL, H.D.; PALMA, R.L.; PETER, H-U.; RAMLI, R.; SEIBOLD, I.; WILLCOX, M.S.; WILSON, R.H. & ZINK, R.M. 1997. Enigmatic phylogeny of Skuas (Aves: Stercorariidae) *Proceedings of Royal Society of London B*, 264: 181–190.
- COSTA, E.S. & ALVES, M.A.S. 2006. Aves que se reproduzem em Hennequin Point, Baía do Almirantado, Ilha Rei George, Antártica. In: XIV Simpósio Brasileiro sobre Pesquisa Antártica, Instituto de Geociências, USP. Livro de resumos, p. 95-96.
- CRAMP, S. & SIMMONS, K.E.L. (Eds.). 1982. *The Birds of the Western Palearctic, Vol III*. Oxford University Press, Oxford. 326p.
- CROXALL, J.P. 1984. Seabirds. Pp. 533-616. In: R.M. Laws (Ed). 1984. *Antarctic Ecology*. Vol. 2. Academic Press London.
- CROXALL, J.P.; STEEL, W.K.; MCINNES, S.J. & PRINCE, P.A. 1995. Breeding distribution of the Snow Petrel *Pagodroma nivea*. *Marine Ornithology*, 23: 69-100.
- CROXALL, J.P.; TRATHAN, P.N. & MURPHY, E.J. 2002. Environmental change and Antarctic seabird population. *Science*, 297(5586): 1510-1514.
- DEVILLERS, P. 1977. The skuas of the North American Pacific Coast. *Auk*, 94: 412-429.
- DEVILLERS, P. 1978. Distribution and relationships of South American skuas. *Le Gerfaut*, 68: 374-417.
- EKLUND, C.R. 1961. Distribution and life history studies of the South Polar Skua. *Bird-Banding*, 32: 187-223.
- EMSLIE, S.D.; KARNOVSKY, N. & TRIVELPIECE, W. 1995. Avian predation at penguin colonies on King George Island, Antarctica. *Wilson Bulletin*, 107: 317-327.
- ENSOR, P.H. 1979. The effect of storms on the breeding success of south polar skuas at Cape Bird, Antarctica. *Notornis*, 26: 349-352.
- EPPLEY, Z.A. & RUBEGA, M.A. 1990. Indirect effects of na oil spill: reproductive failure in a population of South Polar skuas following the “Bahia Paraiso” oil spill in Antarctica. *Marine Ecology Progress Series*, 67: 1-6.
- FURNESS, R.W. 1987. *The Skuas*. Poyser, Carlton. 167p.
- GAIN, L. 1914. *Oiseaux antarctiques*. Deuxième Exp. Antarct. Française 1908-10, Paris, 200 pp.
- HAHN, S. & PETER, H.-U. 2003. Feeding territoriality and the reproductive consequences in brown skuas *Catharacta antarctica lonnbergi*. *Polar Biology*, 26: 552-559.
- HAHN, S.; PETER, H.-U. & BAUER, S. 2005. Skuas at penguin carcass: patch use and state-dependent leaving decisions in a top-predator. *Proceedings of the Royal Society*, 272: 1449-1454.
- HARRISON, P. 1985. *Seabirds: an identification guide*. Revised Edition. Londres, Christopher Helm. 278p.
- HARRISON, P. 1987. *Seabirds of the World. A photographic guide*. Londres, Christopher Helm.
- HEMMINGS, A.D. 1984. Aspects of the breeding biology of McCormick’s skua *Catharacta maccormicki* at Signy Island, South Orkney Islands. *British Antarctic Survey Bulletin*, 65: 65-79.
- HEMMINGS, A.D. 1989. Communally breeding skuas: breeding success of pairs, trios and groups of *Catharacta lonnbergi* on the Chatham Islands, New Zealand. *Journal of Zoology*, 218: 393– 405.
- HEMMINGS, A.D. 1990a. Winter territory occupation and behaviour of Great Skuas at the Chatham Islands, New Zealand. *Emu*, 90: 108-113.
- HEMMINGS, A.D. 1990b. Human impacts and ecological constraints on skuas. In: Kerry, K. and Hempel, G. (Eds.) *Antarctic Ecosystems - Change and Conservation*, pp 224-230. Springer-Verlag, Berlin.
- HEMMINGS, A.D. 1994. Cooperative breeding in the skuas (Stercorariidae): history, distribution and incidence. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 24: 245–260.
- HULL, C.; CARTER, R. & WHITEHEAD, M.D. 1994. Aspects of breeding chronology and success of the Antarctic skua *Catharacta maccormicki* at Magnetic Island, Prydz Bay, Antarctica. *Corella*, 18: 37-40.

- JOUVENTIN, P. & GUILLOTIN, M. 1979. Socio-ecologie du Skua Antarctique a Pointe Géologie. *Terre et la Vie, Revue Ecologique*, 33: 109–127.
- la VEGA, S.G. 2000. *Antártida: las leyes entre las costas y el mar*. 1ª ed. Buenos Aires: Contacto Silvestre Ediciones. 109p.
- LE CORRE, M. & JOUVENTIN, P. 1997. Kleptoparasitism in tropical seabirds: Vulnerability and avoidance responses of a host species, the Red-footed Booby. *The Condor*, 99: 162-168.
- LEMORVAN, P.; MOUGIN, J. & PREVOST, J. 1967. Ecologie du skua antarctique (*Stercorarius skua maccormicki*) dans l'Archipel de Pointe Geologie (Terre Adelie). *Oiseau*, 37: 193-229.
- LEDESMA, M.A.; GUNSKI, R.J.; MONTALTI, D. & LEOTTA, G.A. 2004. Estudios citogeneticos em skuas (Charadriiformes: Aves) y sus productos híbridos. In: V Simpósio Argentino Y 1º Latino Americano sobre investigaciones Antárticas. Buenos Aires. Cd de resumos: www.dna.gov.ar/ciencia/santar04/cd/pdf/220ba.pdf (consultado em 19/01/2007).
- LEDESMA, M.A.; CARDOZO, D.; MONTALTI, D.; LEOTTA, G.A. & GUNSKI, R.J. 2005. Estudios Citogenéticos en Tres Especies de Aves Antárticas. *Revista de ciencia y tecnologia*, 7: 68-72.
- MADER, T.R.; CIAPUTA, P.; GOETZE, E.; KARNOVSKY, N.J.; TRIVELPIECE, W.Z. & TRIVELPIECE, S.G. 1996. Antarctic seabird ecology and demography in Admiralty Bay, King George Island, Antarctica. *Antarctic Journal of the United States*, 31: 110-111.
- MAXSON, S.J. & BERNSTEIN, N.P. 1982. Kleptoparasitism by south polar skuas on blue-eyed shags in Antarctica. *Wilson Bulletin*, 94: 269-281.
- MILLAR, C.D.; LAMBERT, D.M.; BELLAMY, A.R.; STAPLETON, P.M. & YOUNG, E.C. 1992. Sex-specific restriction fragments and sex ratios revealed by DNA fingerprinting in the Brown skua. *Journal of Heredity*, 83: 350-355.
- MILLER, G.D. 1992. Reproductive success of south polar skuas at Cape Bird, Ross Island. *Antarctic Journal of the United States*, 27: 150-151.
- MONROE, B.L. & SIBLEY, C.G. 1993. *A world checklist of Birds: The distribution and taxonomy*. Yale University Press. New Have and London. 108 p.
- MÜLLER-SCHWARZE, D. & MÜLLER-SCHWARZE, C. 1973. Differential predation by south polar skuas in an Adélie penguin rookery. *The Condor*, 75: 127-131.
- MÜLLER-SCHWARZE, D. & MÜLLER-SCHWARZE, C. 1977. Interactions between South Polar Skuas and Adélie Penguins. Pp. 619-646. In: G.A. Llano (ed). Adaptations within Antarctic ecosystems. Smithsonian Institution, Washington.
- MUND, M.J. & MILLER, G.D. 1995. Diet of the south polar skua *Catharacta maccormicki* at Cape Bird, Ross Island, Antarctica. *Polar Biology*, 15:453–455.
- MYRCHA, A. 1993. Birds. Pp.129-141. In: Rakusa-Suszczewski, S. 1993. The Maritime Antarctic Coastal Ecosystem of Admiralty Bay. Warsaw: Department of Antarctic Biology Polish Academy of Sciences.
- NEILSON, D.R. 1983. Ecological and behavioral aspects of the sympatric breeding of the South Polar Skua (*Catharacta maccormicki*) and the Brown Skua (*Catharacta lonnbergi*) near the Antarctic Peninsula. MSC thesis, University of Minnesota, 79 pp.
- OLSEN, K.M. & LARSSON, H. 1997. *Skuas and jaegers. A guide to the skuas and jaegers of the world*. New Haven e Londres, Yale University Press. 192p.
- OSBORNE, B.C. 1985. Behaviour of the brown skua *Catharacta lonnbergi* on bird Island, South Georgia. *British Antarctic Survey Bulletin*, 66: 57-71.
- PARMELEE, D.F. 1988. The hybrid skua: a Southern ocean enigma. *Wilson Bulletin*, 100: 345-356.
- PARMELEE, D.F. 1992. Stercorariinae. Pp. 135-157. In: D.F. Parmelee (ed). Antarctic birds: ecological and behavioral approaches. University of Minnesota Press, Minneapolis.
- PETER, H-U.; KAISER, M. & GEBAUER, A. 1988. Untersuchungen an Vogeln und Robben auf King George Island (South Shetland Islands, Antarktis). *Geodatische und geophysikalische Veröffentlichungen Reih I Heft*, 14: 1-127.
- PETER, H.-U.; KAISER, M. & GEBAUER, A. 1990. Morphometrical and ecological differences between South Polar Skuas and Brown Skuas on Fildes Peninsula, King George Island, South Shetland Islands. *Geod. Geophys. Veröff.*, 16: 401-416.
- PEZZO, F.; OLMASTRONI, S.; CORSOLINI, S. & FOCARDI, S. 2001. Factors affecting the breeding success of the south polar skua *Catharacta maccormicki* at Edmonson Point, Victoria Land, Antarctica. *Polar Biology*, 24: 389-393.
- PHILLIPS, R.A. 2002. Trios of brown skuas at Bird Island, South Georgia: incidence and composition. *The Condor*, 104: 694-697.
- PHILLIPS, R.A.; DAWSON, D.A. & ROSS, D.J. 2002. Matting Patterns and reversed size in southern skuas (*Stercorarius skua lonnbergi*). *Auk*, 119: 858-863.
- PHILLIPS, R.A.; PHALAN, B. & FORSTER, I.P. 2004. Diet and long-term changes in population size and productivity of brown skuas *Catharacta antarctica lonnbergi* at Bird Island, South Georgia. *Polar Biology*, 27: 555-561.
- PIETZ, P.J. 1987. Feeding and Nesting Ecology of Sympatric South Polar and Brown Skuas. *Auk*, 104: 617-627.
- POUGH, F.H.; HEISER, J.B. & MACFARLAND, W.N. 2003. *A vida dos vertebrados*. 3ª ed. São Paulo: Atheneu. 699p.

- PRYOR, M.S. 1968. The avifauna of Haswell Island, Antarctica. *Antarctic Research Series*, 12: 57-82.
- QUINTANA, R.D.; CIRELLI, V. & ORGEIRA, J.L. 2000. Abundance and spatial distribution of bird populations at Cierva Point, Antarctic Peninsula. *Marine Ornithology*, 28: 21-27.
- QUINTANA, R.D.; CIRELLI, V. & BENITEZ, O. 2001. Nest materials of skuas and Kelp Gulls at Cierva Point, Antarctica Peninsula. *Notornis*, 48(4): 235-241.
- QUINTANA, R.D. & TRAVAINI, A. 2000. Characteristics of nest sites of skuas and Kelp Gull in the Antarctic Peninsula. *Journal on Field Ornithology*, 71: 236-249.
- RAINE, W. 1889. Nidification of the Skuas. *Wilson Bulletin* 1(2): 29-30.
- REID, B.E. 1962. An assessment of the size of the Cape Adare Adélie Penguin rookery and skuary - with notes on the petrels. *Notornis*, 10: 98-111.
- REID, B.E. 1966. The growth and development of the south polar skua (*Catharacta maccormicki*). *Notornis*, 13: 71-89.
- REINHARDT, K. *et al.* 1997. Food and feeding of Antarctic skua chicks *Catharacta antarctica lonnbergi* and *C. maccormicki*. *Journal Ornithology*, 138:199-213.
- REINHARDT, K.; BLECHSCHMIDT, K.; PETER, H.-U. & MONTALTI, D. 1997. A hitherto unknown hybridization between Chilean and South Polar skua. *Polar Biology*, 17: 114-118.
- REINHARDT, K.; HAHN, S. & PETER, H.-U. 1998. The role of skuas in the food web of the Potter Cove system: A review. *Reports on Polar Research*, 289: 279-284.
- REINHARDT, K.; HAHN, S.; PETER, H.-U. & WEMHOFF, H. 2000. A review of the diets of Southern Hemisphere Skuas. *Marine Ornithology* 28: 7-19.
- RITZ, M.S.; HAHN, S.; JANICKE, T. & PETER, H.-U. 2005. Hybridization between South polar skua (*Catharacta maccormicki*) and Brown skua (*C. antarctica lonnbergi*) in the Antarctic Peninsula region. *Polar Biology*, 29: 153-159.
- SCHMIDT-NIELSEN, K. 1996. *Fisiologia animal: adaptação e meio ambiente*. 5.ed. São Paulo: Santos, 546p.
- SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J. 1995. *Biometry: the Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. 3rd Edition. W.H. Freeman & Company, New York. 887p.
- SPEAR, L. & AINLEY, D.G. 1993. Kleptoparasitism by kermadec petrels, jaegers and skuas in the eastern tropical Pacific: evidence of mimicry by two species of *Pterodroma*. *Auk*, 110: 222-233.
- SPEAR, L.B. & AINLEY, D.G. 1997. Flight behaviour of seabirds in relation to wind direction and wing morphology. *Ibis*, 139:221-233.
- SPELLERBERG, I.F. 1970. Body measurements and colour phases of the McCormick Skua *Catharacta maccormicki*. *Notornis*, 17: 280-285.
- SPELLERBERG, I.F. 1971a. Aspects of McCormick Skua breeding. *Ibis*, 113: 357-363.
- SPELLERBERG, I.F. 1971b. Breeding behaviour of the McCormick Skua *Catharacta maccormicki* in Antarctica. *Ardea*, 59, 189-229.
- STACEY, P.B. & KOENIG, W.D. 1990. *Cooperative breeding in birds. Long-term studies of ecology and behaviour*. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 633p
- STONEHOUSE, B. 1956. The Brown Skua of South Georgia, Falkland Islands. *Science Report*, 14: 1-25.
- TAMBURRINI, M.; RICCIO, A.; ROMANO, M. GIARDINA, B. & DI PRISCO, G. 2000. Structural and functional analysis of the two haemoglobins of the Antarctic seabird *Catharacta maccormicki*: characterization of an additional phosphate binding site by molecular modeling. *European Journal of Biochemistry*, 267: 6089-6098.
- TRILLMICH, E. 1978. Feeding territories and breeding success of South Polar Skuas. *Auk*, 95: 23-33.
- TRIVELPIECE, W. Z.; BUTLER, R.G. & VOLKMAN, N.J. 1980. Feeding territories of Brown Skuas (*Catharacta lonnbergi*). *Auk*, 97: 669-676.
- TRIVELPIECE, W. Z.; BUTLER, R.G. & VOLKMAN, N.J. 1981. Pygoscelid penguin research in Admiralty Bay. *Antarctic Journal of United State*, 16: 150-151.
- TRIVELPIECE, W. & VOLKMAN, N.J. 1982. Feeding strategies of sympatric South Polar *Catharacta maccormicki* and Brown Skua *C. lonnbergi*. *Ibis*, 124: 50-54.
- TRIVELPIECE, S.G., TRIVELPIECE, W.Z., VOLKMAN, N.J. & BENGSTON, J.L. 1985. Pygoscelid penguin and skua reproductive success and foraging behavior of penguins in Admiralty Bay. *Antarctic Journal of United State*, 20: 162-163.
- TRIVELPIECE, S.G.; DILLING, R.; MADER, T.; TRIVELPIECE, W.Z. & YANEGA, G. 1995. Seabird behavior, ecology, and demography at Admiralty Bay, King George Island. *Antarctic Journal of the United States* 30: 183-184.
- VOTIER, S.V.; BEARHOP, S.; NEWELL, R.G.; ORR, K.; FURNESS, R. & KENNEDY, M. 2004. The first record of Brown Skua *Catharacta antarctica* in Europe. *Ibis*, 146: 95-102.
- WALSBER, G. E. 1985. Physiological consequences of microhabitat selection. Pp. 389-413. In: M. L. Cody (ed.) *Habitat selection in birds*. Academic Press, Florida.
- WANG, Z. & NORMAN, F.J. 1993. Timing of breeding, breeding success and chick growth in South Polar Skuas (*Catharacta maccormicki*) in the Eastern Larsemann Hills, Princess Elizabeth Land, East Antarctica. *Notornis*, 40: 189-203.

- WATSON, G.E. 1975. *Birds of the Antarctic and Sub-Antarctic*. Washington: Antarctic Research Series - American Geophysical Union. 349p.
- WILLIAMS, A.J. 1980. The effect of attendance by three adults upon nest contents and chick growth in the southern great skua. *Notornis*, 27: 79-85.
- WOEHLER, E.J. 1993. *The distribution and abundance of Antarctic and Subantarctic penguins*. Univ. Printing Service, Cambridge, 76 pp.
- WOOD, R.C. 1971. Population dynamics of breeding South polar Skuas of unknown age. *Auk*, 88: 805-814.
- YOUNG, E.C. 1963a. The breeding behavior of the South Polar skua *Catharacta maccormicki*. *Ibis*, 105: 203-223.
- YOUNG, E.C. 1963b. Feeding habits of the South Polar skua *Catharacta maccormicki*. *Ibis*, 105: 301-318.
- YOUNG, E.C. 1977. Egg-laying in relation to latitude in southern Hemisphere skuas. *Ibis*, 119: 191-195.
- YOUNG, E.C. 1978. Behavioural ecology of lonnbergi skuas in relation to environment on the Catham Islands, New Zealand. *New Zealand Journal of Zoology*, 5: 401-416.
- YOUNG, E.C. 1994. Is cooperative breeding in Brown Skua (*Catharacta skua lonnbergi*) on the Chatham Islands habitat-forced? *Notornis*, 41: 143-163.
- YOUNG, E.C.; JENKINS, P.F.; DOUGLAS, M.E. & LOVEGROVE, T.G. 1988. Nocturnal foraging by Chatham Island skuas. *New Zealand Journal of Zoology*, 11:113-117.
- YOUNG, E.C. & MILLAR, C.D. 1999. Skua (*Catharacta* sp.) foraging behaviour at the Cape Crozier Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) colony, Ross Island, Antarctica, and implications for breeding. *Notornis*, 46: 287-297.
- YOUNG, E.C. & MILLAR, C.D. 2003. Siblicidal brood reduction in South Polar skuas. *New Zealand Journal of Zoology*, 30: 79-93.
- ZAR, J.H. 1996. *Biostatistical Analysis*. 4th ed. Prentice-Hall, London. 620p.

Submetido em 03/09/2007.

Aceito em 20/09/2007.