

Tesis Doctoral

Comportamiento de alimentación del
pingüino penacho amarillo del sur *Eudyptes
chrysocome* y del pingüino de Magallanes
Spheniscus magellanicus en Isla de los
Estados, Tierra del Fuego, Argentina

Rosciano, Natalia Gimena

2016-08-22

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Rosciano, Natalia Gimena. (2016-08-22). Comportamiento de alimentación del pingüino penacho amarillo del sur *Eudyptes chrysocome* y del pingüino de Magallanes *Spheniscus magellanicus* en Isla de los Estados, Tierra del Fuego, Argentina. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Rosciano, Natalia Gimena. "Comportamiento de alimentación del pingüino penacho amarillo del sur *Eudyptes chrysocome* y del pingüino de Magallanes *Spheniscus magellanicus* en Isla de los Estados, Tierra del Fuego, Argentina". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2016-08-22.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Comportamiento de alimentación del pingüino penacho amarillo del sur *Eudyptes chrysocome* y del pingüino de Magallanes *Spheniscus magellanicus* en Isla de los Estados, Tierra del Fuego, Argentina.

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la
Universidad de Buenos Aires en el área: Ciencias Biológicas

Natalia Gimena Rosciano

Directora de Tesis: Dra. Andrea Raya Rey

Consejero de Estudios: Dr. Javier López de Casenave

Laboratorio de ecología y conservación de vida silvestre

Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET)

Buenos Aires, 22 de Agosto de 2016

Comportamiento de alimentación del pingüino penacho amarillo del sur *Eudyptes chrysocome* y del pingüino de Magallanes *Spheniscus magellanicus* en Isla de los Estados, Tierra del Fuego, Argentina.

RESUMEN. El comportamiento de alimentación y dieta de las aves marinas, en general, varía con la localidad, el sexo y el estadio del ciclo anual. Además, en una misma región pueden alimentarse distintas especies con requerimientos tróficos similares, aunque no podrían co-existir sin diferencias ecológicas (principio de exclusión competitiva). Así, estudiar la segregación inter- e intra-específica es relevante para entender la estructura y funcionamiento de estas comunidades. Dos especies de pingüino anidan en simpatria en Bahía Franklin, Isla de los Estados, el pingüino penacho amarillo del sur *Eudyptes chrysocome* (PPA) y el pingüino de Magallanes *Spheniscus magellanicus* (PM). El objetivo general de esta tesis fue estudiar las áreas de alimentación, las estrategias de búsqueda de alimento y el uso de la columna de agua y el nivel trófico durante distintas etapas del ciclo anual de dichas especies y sus diferencias inter- e intra-específicas. El estudio se realizó durante tres temporadas reproductivas (2011–2013), utilizando registradores con sensores de posicionamiento satelital, profundidad y temperatura, modelados en un sistema de información geográfico e isótopos estables. Los PM mostraron leves diferencias entre sexos en su comportamiento de buceo y una gran superposición en las áreas del mar utilizadas para alimentarse. También se registró variabilidad inter-anual en el comportamiento alimentación y el nivel trófico de la especie, aunque no se reflejó en una menor supervivencia de los pichones. Por su parte, las hembras de PPA mostraron segregación intra-específica en la población, utilizando distintas áreas de alimentación y zonas en la columna de agua, durante la etapa de cuidado temprano de pichones. Durante la etapa de cuidado tardío, los análisis de isótopos estables de PPA mostraron un comportamiento de aprovisionamiento selectivo, siendo los pichones alimentados con presas de mayor calidad energética que las que ingieren sus padres; aunque no se observaron diferencias en las áreas utilizadas por los adultos para auto-aprovisionamiento y aprovisionamiento de los pichones. Los nichos isotópicos de ambas especies mostraron una fuerte segregación inter-específica durante la etapa de cuidado temprano, reduciendo la competencia durante esta etapa, en la que están restringidos a explotar recursos dentro de un área limitada. Las hembras de PPA se alimentaron en un nivel trófico menor y en aguas abiertas en comparación con los PM, que se alimentaron en un nivel trófico mayor y

en aguas costeras. Fuera de la temporada reproductiva, durante el viaje de pre-muda, se mantuvo la segregación inter-específica en las áreas utilizadas para alimentarse y el nivel trófico, prevaleciendo las diferencias ecológicas observadas dentro la temporada de cría en el comportamiento de alimentación de ambas especies en esta localidad. Este estudio aporta aspectos novedosos sobre el comportamiento y la ecología trófica de las dos especies de pingüinos que viven en simpatria en Isla de los Estados. Además, resulta importante para comprender el funcionamiento del ecosistema marino del Atlántico Sudoccidental a través de sus predadores tope, y para realizar futuras acciones de conservación en el área de estudio, a través de la información sobre las áreas de importancia para los pingüinos en la región.

Palabras claves: *Spheniscus magellanicus*, *Eudyptes chrysocome*, Isla de los Estados, comportamiento de buceo, comportamiento de alimentación, aprovisionamiento parental, segregación intra-específica, segregación inter-específica, nicho isotópico, isotopos estables.

Foraging behavior of southern rockhopper penguin *Eudyptes chrysocome* and Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus* at Isla de los Estados, Tierra del Fuego, Argentina

ABSTRACT. Foraging behavior and diet of seabirds, in general, varies with locality, sex and the life stage. Also, different species with similar trophic requirements can feed in the same region, though they could not co-exist without ecological differences (principal of competitive exclusion). Studying the inter- and intra-specific segregation is relevant to understand the structure and functioning of this communities. Two penguin species nest in sympatry in Bahia Franklin, Isla de los Estados, southern rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome* (RHP) and Magellanic penguins *Spheniscus magellanicus* (MP). The general objective of this thesis was to study the foraging areas, search for food strategies, the use of the water column and trophic level during different stages of the annual cycle of the species mentioned and their inter- and intra-specific differences. The study was carried on during three breeding seasons (2011-2013) using devices with GPS, depth and temperature sensor, modelling in geographic information system and stable isotopes. MP showed small differences between sexes in their diving behavior and great overlap in the foraging areas at sea. Even though they showed inter-annual variability in the foraging behavior and the trophic level, it was not reflected in a smaller survival of the chicks. On their behalf, female RHP showed intra-specific segregation in the population, using different foraging areas and zones in the water column, during the early chick rearing period. During the late chick rearing period, stable isotope analysis on RHP showed a selective provisioning behavior, being the chicks fed with higher quality prey type than their parents; though no differences were found in the foraging areas used for adult self-provisioning and chick provisioning. Isotopic niche of both species showed a strong inter-specific segregation during early chick rearing period. Female RHP fed on a lower trophic level and off-shore compared to MP that fed at higher trophic level and in coastal areas. Outside the breeding season, during the pre-molt trip, the inter-specific segregation in the foraging areas and trophic level was maintained, suggesting that the ecological differences observed in the foraging behaviour during the breeding season prevailed on this location. This study shows novel aspects of the behavior and trophic ecology of the two species of penguins that live in sympatry on Isla de los Estados. Also, it is important to understand how the South-Atlantic marine ecosystem works though their top predators and for future conservation actions regarding marine protected areas for penguins in the region.

Key words: *Spheniscus magellanicus*, *Eudyptes chrysocome*, Isla de los Estados, foraging behavior, diving behavior, parental provisioning, intra-specific segregation, inter-specific segregation, isotopic niche, stable isotopes

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quisiera agradecerle a Andrea, mi directora, por haberme ofrecido, hace 6 años atrás, ser parte de esta maravillosa experiencia. Gracias, por confiar en mí, por ese verano en el campo instruyéndome en el increíble trabajo de campo en la Isla, por permitirme desarrollarme y expandirme a mi manera, guiando el camino. Fue un viaje, en todos los sentidos de la vida, un desafío y un crecimiento en lo laboral y en lo personal. Y un logro, con todos los vaivenes del camino.

En segundo lugar, agradecer a CONICET, por las becas de Tipo I y II que me fueron otorgadas para poder desarrollar esta tesis doctoral. Al programa Bec.Ar, por la beca otorgada que me permitió profundizar una parte de la investigación en el exterior. También agradecer a las fuentes de financiamiento que hicieron posibles 3 años de campaña en la Isla de los Estados: Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2010 N°1520) y Wildlife Conservation Society. También agradecer a la fundación Antarctic Research Trust y especialmente al Dr. Klemens Pütz, por proveer el financiamiento para los dispositivos GPS-TDlog. Y un especial agradecimiento al Dr. Michael Polito, por el análisis de las muestras de isótopos estables, y por haberme recibido en su laboratorio en LSU.

Agradezco a la universidad pública, que con sus errores y aciertos, permite que montones de nosotros tengamos acceso a la educación en esta instancia de forma gratuita.

Agradezco especialmente a la Armada Argentina y a Henk Boersma por habernos llevado a la Isla de los Estados, y más importante aún, ¡habernos ido a buscar! y devolvernos a casa sanos y salvos.

Gracias a Ricardo Sáenz Samaniego por su trabajo en la logística del armado de las campañas y en el campo. Gracias a Juan Romanelli, Sabrina Harris, Valeria Bruno y Mariel Guala, por su colaboración en el trabajo de campo y por haberse animado a la aventura, siempre poniendo buena actitud, predisposición y energía.

A papá y mamá, Mariel y Emi. Gracias por siempre apoyarme en todos mis proyectos, porque aprendimos a vivir en la distancia, y siempre están ahí para mí. Los amo. Jere y Leonela, gracias por inspirarme siempre con ese amor tan genuino y hermoso.

Puedo decir que me siento afortunada de tener una lista enorme de gente a la que agradecer, porque esta tesis también fue posible gracias a todos los que están cerquita de uno en la cotidianeidad, cebando un mate, intercambiando saberes e ideas, paseando un fin de semana en la montaña, vía mail, generando contención... Gracias a todos los que

hicieron que Ushuaia fuera una aventura aún más linda, mis compañeras de laboratorio, mis concubinas, mis vecinas, mi concubino, los amigos nuevos que fui encontrando en el camino. Gracias por el apoyo incondicional. Gracias por recordarme siempre la persona que soy, por aguantarme en todos los momentos malos y complicados, y por estar también en los buenos y divertidos. Gracias a mis amigos y familia que de lejos, también me apoyaron siempre, y corrieron para tomar un mate conmigo en las visitas ráfagas por Buenos Aires.

Gracias, una vez más, a mi perseverancia.

Gracias Isla de los Estados, por tanta magia, por nunca dejar de sorprenderme, por tantos pingüinos y tantos momentos y anécdotas inolvidables. Gracias Ushuaia. Me quedo con el mar y también con la montaña...

A mi abuela Tita,

ejemplo ella de fuerza, amor y perseverancia en la vida.

ÍNDICE DE CONTENIDOS

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
AGRADECIMIENTOS	5
Capítulo 1 - Introducción general	11
Objetivo general	12
Objetivos específicos	12
Relevancia de la investigación	13
Estructura de la tesis	13
Capítulo 2 - Metodología general	15
Área de estudio	15
Isla de los Estados	15
Bahía Franklin	16
Especies de estudio	16
Pingüino penacho amarillo del sur (<i>Eudyptes chrysocome</i>)	16
Pingüino de Magallanes (<i>Spheniscus magellanicus</i>)	17
Toma de muestras	19
Colocación de dispositivos GPS	20
Recaptura y recuperación de dispositivos	21
Toma de muestras de sangre y plumas	21
Procesamiento de datos	22
Análisis de datos de buceo	22
Análisis de datos de seguimiento	23
Análisis y procesamiento de muestras de plumas y sangre	24
Capítulo 3 - Pingüino de Magallanes (<i>Spheniscus magellanicus</i>) anidando en Isla de los Estados: estudio integral sobre el comportamiento de alimentación durante la etapa de cuidado temprano de pichones	35
Introducción	35
Metodología	37
Datos de buceo	37
	8

Datos de seguimiento	38
Datos de isótopos estables	38
Análisis estadísticos	38
Variabilidad individual	39
Resultados	39
Datos de buceo	40
Datos de seguimiento	42
Variabilidad individual	43
Datos de isótopos estables	44
Discusión	44

Capítulo 4 - Pingüino penacho amarillo del sur (*Eudyptes chrysocome*): nuevos conocimientos sobre el comportamiento de alimentación durante la etapa de cuidado temprano de pichones y aprovisionamiento parental durante la etapa de cuidado tardío **60**

Introducción	60
Metodología	62
Datos de seguimiento	62
Datos de isótopos estables	63
Análisis estadísticos	64
Resultados	65
Estrategias de alimentación	65
Aprovisionamiento parental	67
Discusión	68
Estrategias de alimentación	68
Aprovisionamiento parental y segregación familiar	71

Capítulo 5 - Segregación de nichos inter- e intra-específica durante la etapa de cuidado temprano de pichones en dos especies de pingüinos simpátricas **84**

Introducción	84
Metodología	87
Análisis de nichos isotópicos	88
Resultados	89
Datos de seguimiento	89
Datos de buceo	90
Isótopos estables y análisis de nichos isotópicos	91

Discusión	92
Segregación de nichos inter-específica	92
Segregación de nichos intra-específica	95
Capítulo 6 - Segregación inter- e intra-específica y consistencia individual de nichos en dos etapas del ciclo de vida de dos especies de pingüino simpátricas	104
Introducción	104
Metodología	106
Análisis de nichos isotópicos	106
Análisis de consistencia y especialización individual	107
Análisis de segregación intra-específica a nivel de pareja (pingüino de Magallanes)	107
Resultados	108
Nichos isotópicos	108
Consistencia y especialización individual	109
Segregación intra-específica en parejas	109
Discusión	110
Nichos isotópicos	110
Consistencia y especialización individual	112
Segregación intra-específica	113
Capítulo 7 - Consideraciones finales	118
REFERENCIAS	121

CAPÍTULO 1

Introducción general

Las aves marinas constituyen un grupo importante dentro del ecosistema marino por la gran cantidad de especies que existen, su amplia distribución y abundancia (Croxall 1987). La mayoría de estas aves anidan en grandes colonias, en costas o islas, y dependen exclusivamente de los recursos del mar para alimentarse (Croxall 1987). El estudio del comportamiento de alimentación de las aves marinas es importante ya que permite establecer su rol en la cadena trófica. Y comprender su ecología espacial permite identificar las áreas importantes para las aves en el mar, en los distintos periodos de su ciclo anual.

En particular, dentro del grupo de las aves marinas, los pingüinos están ampliamente ligados al mar, especializados en la natación y el buceo (Boersma et al. 2009). De esta manera, son considerados *centinelas* del mar, dado que los cambios en su comportamiento pueden reflejar las variaciones que ocurren en el ambiente marino (Boersma 2008; Boersma et al. 2009).

El comportamiento de alimentación en los pingüinos varía con la localidad (ej. Wilson *et al.* 2005, Masello *et al.* 2010, Schiavini *et al.* 2005), el sexo (ej. Forero et al. 2002a; Dehnhard et al. 2011; Raya Rey et al. 2012b) y el estadio del ciclo anual (ej. Pütz et al. 2006a; Weiss et al. 2009; Silva et al. 2014). Por lo tanto, comprender la variación temporal y espacial de su comportamiento de alimentación resulta importante para entender aspectos de su ecología trófica a lo largo de su distribución y poder evaluar el posible impacto de los cambios que puedan ocurrir en el ambiente, ya sean estos causados de manera natural o por actividades antrópicas.

Dentro de las comunidades de aves marinas, los pingüinos constituyen el componente dominante en términos de biomasa y consumo de presas en los mares australes (Croxall 1984). En una misma región pueden alimentarse distintas especies con requerimientos tróficos similares. Sin embargo, el principio de exclusión competitiva predice que especies con requerimientos similares no podrían co-existir en el largo plazo en ausencia de diferencias ecológicas (Lewis et al. 2001). Más aún, la competencia puede incrementar durante el periodo reproductivo en el cual los pingüinos se encuentran restringidos en cuanto al tiempo y las áreas utilizadas para alimentarse (predadores de

punto central), debido a que deben regresar a las colonias con una alta frecuencia para alimentar a sus pichones (Costa 1991; Grémillet et al. 2004). De esta manera, los estudios sobre la segregación inter- e intra-específica resultan relevantes para entender la estructura de estas comunidades (Griffin y Silliman 2012), dentro y fuera de la temporada reproductiva.

Isla de los Estados se ubica en el extremo sur de la plataforma continental Argentina (Ponce y Fernández 2014, y referencias allí citadas). Allí, habitan dos especies de pingüino, el pingüino penacho amarillo *Eudyptes chrysocome* y el pingüino de Magallanes *Spheniscus magellanicus* (Schiavini et al. 2005; Raya Rey et al. 2014).

El pingüino penacho amarillo nidifica en islas sub-antárticas, y algunas de las poblaciones han sufrido disminuciones, posiblemente debido a cambios en el ambiente marino (ej. temperatura del agua asociado a la disponibilidad y/o abundancia de presas) (Schiavini 2000; Dehnhard et al. 2016). Esta especie ha sido estudiada en sus colonias en Isla de los Estados, y se conoce que este predador se alimenta tanto en la plataforma continental como en zonas de mar abierto, pudiendo incluso llegar a aguas antárticas fuera de la temporada reproductiva (Pütz et al. 2006b; Raya Rey et al. 2007a; Raya Rey et al. 2007b). Por su parte, el pingüino de Magallanes es una especie de hábitos costeros que nidifica todo a lo largo de la Patagonia Argentina, siendo una de las especies más abundante del Atlántico Sudoccidental (Schiavini et al. 2005). La colonia de Isla de los Estados se ha establecido recientemente y no ha sido estudiada con anterioridad (Raya Rey et al. 2014). Ambas especies resultan de gran importancia en el ecosistema marino ya que al utilizar diferentes masas de agua son consideradas como especies indicadoras de los cambios en el ambiente (Campagna et al. 2008).

Objetivo general

El objetivo general de esta tesis fue estudiar las áreas de alimentación, estrategias de búsqueda de alimento, uso de la columna de agua y el nivel trófico durante distintas etapas del ciclo anual de las dos especies de pingüino que anidan en Isla de los Estados y sus diferencias inter- e intra-específicas.

Objetivos específicos

1) Estudiar el comportamiento de alimentación de las dos especies de pingüinos, identificando las áreas que utilizan en el mar, las características de los buceos durante los viajes de alimentación y el nivel trófico, durante la etapa de cuidado temprano de pichones,

en las colonias de Bahía Franklin, Isla de los Estados, comparando las diferencias y/o similitudes entre sexos para pingüino de Magallanes y de estrategias para pingüino penacho amarillo;

2) Caracterizar y comparar las áreas de alimentación de ambas especies en términos oceanográficos en los distintos años de estudio.;

3) Evaluar diferencias inter- e intra-específicas en el nivel trófico y las áreas de alimentación utilizadas por ambas especies de pingüinos dentro y fuera de la temporada reproductiva, utilizando el concepto de nicho isotópico;

4) Estudiar el aprovisionamiento parental en términos del aporte de cada padre a la dieta del pichón durante la etapa de cuidado tardío para el pingüino penacho amarillo.

Relevancia de la investigación

El estudio del comportamiento de alimentación de las aves marinas es importante ya que permite establecer su rol en la trama trófica. Además, la relevancia de estudiar la ecología espacial de las aves marinas radica en su potencial utilización como herramienta para la identificación de áreas importantes para las aves y su contribución en la implementación de medidas a través de herramientas de conservación complementarias.

Se espera incorporar este conocimiento en el manejo del ecosistema marino del Atlántico Sudoccidental, contribuyendo a la conservación de las poblaciones de aves marinas y la preservación del ambiente marino y su biodiversidad.

Estructura de la tesis

A continuación de la presente *Introducción general*, se desarrolla la *Metodología general*, con una descripción detallada del área y especies de estudio y la metodología empleada para la toma de muestras. En los cuatro capítulos siguientes se desarrollan los aspectos de la ecología trófica de las dos especies de pingüino de este estudio y sus relaciones inter- e intra-específicas, dentro de la etapa de cuidado temprano de pichones y durante la pre-muda, cuando la temporada de cría ha finalizado. En particular y en relación a los objetivos específicos planteados, en los capítulos 3 y 4 se desarrolla el estudio de comportamiento de alimentación (obj. 1) del pingüino de Magallanes y del pingüino penacho amarillo y la caracterización de las áreas de acción (obj. 2), respectivamente. Adicionalmente, en el capítulo 4 se desarrolla el estudio de aprovisionamiento parental (obj. 4) para el pingüino penacho amarillo durante la etapa de

cuidado tardío. Luego, en los capítulos 5 y 6 se evalúan las relaciones inter- e intra-específicas dentro y fuera de la temporada reproductiva, respectivamente, respondiendo al objetivo específico 3. Cada uno de los capítulos contiene su introducción, metodología, resultados y discusión. Finalmente, se presentan las *Consideraciones finales*, destacando las conclusiones más sobresalientes de cada capítulo, a modo de conclusión final sobre los temas abordados a lo largo del trabajo.

CAPÍTULO 2

Metodología general

ÁREA DE ESTUDIO

Isla de los Estados

Isla de los Estados se encuentra localizada al sur de la Argentina y forma parte de la provincia de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur (entre 54° 38'S y 54° 55'S; 63° 48'O y 64° 46'O; fig. 1). Se encuentra separada de la Isla Grande de Tierra del Fuego por el Estrecho de Le Maire, de aproximadamente unos 30 km de ancho (Ponce y Fernández 2014, y referencias allí citadas).

Isla de los Estados se ubica dentro de la plataforma continental (profundidad ≤ 200 m) y está influenciada por dos grandes corrientes: por el oeste la *corriente del Cabo de Hornos* ingresa en la plataforma continental a través del Estrecho de Le Maire; por el este la *corriente de Malvinas* que se desplaza hacia el norte bordeando el talud continental (Acha et al. 2004; Falabella et al. 2009; Ponce y Fernández 2014). Así, la costa oeste de Isla de los Estados queda atravesada por el frente *estuarial frío* que traspasa el Estrecho de Le Maire (Acha et al. 2004). Las masas de agua fría Subantártica de la corriente del Cabo de Hornos poseen baja salinidad debido al aporte de aguas continentales a lo largo de la costa oeste de Sudamérica, y fluye hacia el Atlántico donde se diluye aún más con las descargas continentales de ese sector (Acha et al. 2004).

El clima en Isla de los Estados es en general húmedo y frío, con precipitaciones durante todo el año. Prevalecen los vientos del sur-oeste y nor-este, activos durante todo el año, siendo los primeros los más frecuentes y violentos dado que pueden alcanzar ráfagas de más de 100 km/h. El clima, los vientos y las precipitaciones favorecen la presencia de diferentes asociaciones de vegetación, con predominancia de los bosques siempre verdes conformados por guindos (*Nothofagus betuloides*) y canelos (*Drymis winterii*) y los pastizales de tussok (*Poa flabellata*). La vegetación marino-costera está compuesta principalmente por dos especies de macroalgas: Cachiyuyo (*Macrocystis pyrifera*) y Cochayuyo (*Durvillea antártica*) (Ponce y Fernández 2014, y referencias allí citadas).

Bahía Franklin

Las costas de Isla de los Estados son escarpadas y presentan un gran número de fiordos, caletas y bahías. Bahía Franklin se emplaza a lo largo de la costa oeste de la Isla de los Estados, orientada hacia el Estrecho de Le Maire (fig. 1). En dicha Bahía se encuentra el mayor asentamiento de pingüinos penacho amarillo del sur (*Eudyptes chrysocome*) y una colonia de pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en continuo crecimiento desde hace diez años (Schiavini 2000; Raya Rey et al. 2014). Este estudio se llevó a cabo en una de las subcolonias de pingüino penacho amarillo del sur y en la colonia de pingüino de Magallanes (fig. 1).

Isla de los Estados fue nombrada “Reserva Provincial Ecológica, Histórica y Turística” en la Constitución Provincial (Art. 54°) en el año 1991. Como tal, es un área protegida resguardada del uso extractivo de recursos naturales y de la actividad turística masiva, no regulada. Dentro de la reserva, la avifauna se destaca como uno de los valores más importantes por las grandes colonias de nidificación que presentan (ej. pingüino penacho amarillo del sur) y la presencia de especies endémicas de animales, como el carancho austral (*Phalacrocorax australis*) y el ratón de los guindales (*Abrothrix xanthorhinus llanoi*), y vegetales, como los pastizales de tussock (*Poa flabellata*) (Hlopec y Loekemeyer 2009). A pesar de la importancia de las grandes colonias de aves marinas que anidan en la Isla, los límites del área protegida no se extienden a las costas ni aguas adyacentes, generando algún tipo de protección a las áreas que estas aves utilizan en el mar.

ESPECIES DE ESTUDIO

Pingüino penacho amarillo del sur (Eudyptes chrysocome)

El pingüino penacho amarillo del sur (de aquí en adelante: pingüino penacho amarillo) reproduce en dos localidades en Isla de los Estados: a lo largo de la costa de Bahía Franklin en su mayoría, y en menor número en el sector nor-este de la isla, en las cercanías del Cabo San Juan de Salvamento (Schiavini 2000). La extensa colonia localizada en Bahía Franklin se distribuye dividida en subcolonias fácilmente identificables debido a la modificación que sufre el suelo con su nidificación (fig. 2). Allí, los nidos de pingüino penacho amarillo se distribuyen en áreas de pastizales de tussock, que quedan dispuestos alrededor de las colonias y dispersos en el centro.

Según el censo realizado en Bahía Franklin en el año 2010, la colonia de pingüino penacho amarillo contaba con aproximadamente 127.000 parejas anidando (Raya Rey et al. 2014).

Los pingüinos penacho amarillo arriban a las colonias en septiembre, luego de la dispersión invernal, los machos algunos días antes que las hembras. A mediados de noviembre las hembras ponen dos huevos, que tienen un periodo de incubación de 32-34 días. Luego de la puesta, ambos adultos permanecen en el nido por unos días, hasta que el macho se retira a realizar el viaje de alimentación que dura de 2 a 4 semanas. Cuando el macho regresa, la hembra sale al mar por aproximadamente dos semanas para recuperar la condición corporal previo a la eclosión de los huevos. Una vez ocurrida la eclosión de los huevos y durante la etapa de cuidado temprano de pichones, sólo la hembra aprovisiona a los pichones mientras el macho los cuida en el nido. Finalizadas las 4 semanas que dura dicho periodo, los pichones se agrupan entre sí entrando en la etapa de cuidado tardío o *crèche*, y los machos salen al mar a recuperar su condición física. De ahí en adelante, ambos padres comparten la alimentación del pichón hasta que éste se independiza, entre fines de enero y principios de febrero (a los 70 días de edad). En esta especie, generalmente el primer huevo puesto es más pequeño que el segundo y por lo tanto el pichón que nace primero es más pequeño también. Es común que uno de los dos pichones muera, por lo que muchos padres crían solo un pichón por temporada (Pütz et al. 2013 y referencias allí citadas).

Pingüino de Magallanes (Spheniscus magellanicus)

Los pingüinos de Magallanes reproducen en Isla de los Estados en la costa suroeste de Bahía Franklin, Isla Observatorio e Isla Goffré (Archipiélago de Islas de Año Nuevo) (Schiavini et al. 2005; Raya Rey et al. 2014). La mayoría de los pingüinos de Magallanes de esta colonia anidan en huecos que realizan en el sustrato (Obs. Pers.) y los nidos se encuentran dispersos entre pastizales de tussock, en zonas de suelo desnudo o bien en zonas donde la vegetación está compuesta mayormente por murtila (*Empetrum rubrum*), chaura (*Pernettya mucronata*) y mata negra (*Chiliodictyon diffusum*), rodeado por bosque siempre verde.

En la colonia de pingüino de Magallanes de Isla de los Estados se registraron 1600 parejas reproductivas en el último censo realizado en 2010, con un crecimiento de más del 50% en 10 años (Raya Rey et al. 2014).

Los pingüinos de Magallanes llegan a las colonias de anidamiento aproximadamente en septiembre, los machos una semana antes que las hembras. Ambos

adultos pasan entre 3 y 4 semanas en tierra hasta que la hembra pone los huevos. La puesta ocurre aproximadamente en octubre, generalmente consta de dos huevos por pareja y suelen ser sincrónicas en la colonia. La etapa de incubación dura aproximadamente 40 días y los huevos comienzan a eclosionar hacia fines de noviembre, dando comienzo a la etapa de cuidado temprano de pichones, que dura entre tres y cuatro semanas. Tanto durante la incubación de los huevos como durante el cuidado temprano de pichones, ambos adultos comparten igualmente la actividad de cuidado parental. Una vez finalizada la etapa de cuidado temprano, ambos padres pueden llegar a salir a alimentarse al mismo tiempo, quedando los pichones solos en el nido a la espera del alimento. Los pichones se independizan entre fines de enero y principios de febrero. Generalmente eclosionan ambos huevos con un par de días de diferencia, y son similares en tamaño, aunque en general, con el tiempo, se produce una asimetría en el tamaño de los pichones. Comúnmente los adultos pueden criar dos pichones en una temporada, dependiendo de la disponibilidad de alimento que haya en las cercanías de la colonia. El éxito reproductivo y la asimetría en el tamaño de los pichones varían en las diferentes colonias de la especie y también en las distintas temporadas (Boersma et al. 2013, y referencias allí citadas).

En ambas especies de pingüinos, penacho amarillo y de Magallanes, una vez que los pichones se independizan, los adultos salen al mar a alimentarse por algunas semanas, antes de retornar al sitio de nidificación para mudar el plumaje. El periodo de muda comienza a mediados de febrero y usualmente dura entre 3 y 4 semanas, dado que mudan todo el plumaje completo. Finalizado el periodo de muda a mediados de abril, los pingüinos realizan la dispersión invernal (Boersma et al. 2013, Pütz et al. 2013, y referencias allí citadas).

En Isla de los Estados, no existen predadores terrestres para ninguna de las dos especies de pingüino. Los predadores aviares en el área incluyen a la gaviota cocinera (*Larus dominicanus*), la gaviota austral (*Larus scoresbii*), el petrel gigante del sur (*Macronectes giganteus*), el carancho caracara (*Phalacrocorax planicus*) y el carancho austral (*Phalacrocorax australis*) (Liljeström et al. 2007; Boersma et al. 2013; Pütz et al. 2013). Frente a estos riesgos de predación, por su forma de anidar, los pingüinos penacho amarillo son más susceptibles comparados con los pingüinos de Magallanes. Para el pingüino de penacho amarillo la forma de la colonia, la proporción de nidos en la periferia y la presencia de vegetación determina el impacto de la predación (Liljeström et al. 2007). Los pingüinos de Magallanes en cambio, al anidar en huecos, están más protegidos,

aunque no se han realizado estudios de predación en la colonia de Isla de los Estados. En el mar, los pingüinos son predados por lobos marinos de un pelo (*Otaria flavescens*), que comúnmente se los avista rondando en las zonas de ingreso a la colonia de ambas especies de pingüino (Raya Rey et al. 2012c).

TOMA DE MUESTRAS

Se realizaron tres campañas a Isla de los Estados durante tres años consecutivos (2011, 2012 y 2013), con una duración entre 30 y 45 días. Los viajes de campaña se realizaron entre mediados de noviembre y finales de diciembre en los tres años, correspondiente a la etapa de cuidado temprano de pichones para ambas especies de pingüinos en este estudio. La duración de las campañas se relacionó con la logística de la misma que implica el transporte a la Isla, desembarco de alimentos y equipo de trabajo, armado de campamento base y campamento secundario, trabajo de campo y luego desarme para el regreso. En definitiva, la toma de muestras en el campo se desarrolló durante 3 semanas aproximadamente, teniendo el cuidado que las fechas coincidan en los sucesivos años de estudio.

Durante las tres temporadas, se realizaron los muestreos en una subcolonia de pingüino penacho amarillo y en áreas de la colonia de pingüino de Magallanes. Los muestreos generalmente consistieron en tres etapas: 1) colocación de dispositivos GPS-TDlog en pingüinos para registro de parámetros de buceo y de recorridos durante los viajes de alimentación, 2) recaptura y recuperación de los dispositivos colocados y 3) toma de muestras de sangre y plumas para análisis de isotopos estables. Una vez que se recuperaban los dispositivos GPS-TDlog, se recargaban o cambiaban las baterías, se reprogramaban y se retornaba a las colonias de ambas especies para colocar los dispositivos en un nuevo grupo de pingüinos. En general, se realizaron 3 grupos por temporada de colocación, recuperación de dispositivos GPS-TDlog y toma de muestras,

Los muestreos se realizaron siempre eligiendo nidos al azar, que fueron marcados para poder realizar el seguimiento de los mismos hasta el momento de finalizar la temporada de estudio y así poder determinar la supervivencia de los pichones. Para el pingüino de Magallanes se seleccionaron en cada grupo de colocación de dispositivos una cantidad equitativa de machos y hembras y se realizó generalmente en horarios por la mañana. En el caso del pingüino de penacho amarillo, las hembras generalmente regresan a la colonia por la tarde luego del viaje de alimentación (Raya Rey et al. 2007b), entonces se seleccionaron nidos al azar con hembras que se vio que habían alimentado a sus pichones.

Dado que la toma de muestras realizada es común en varios capítulos a lo largo de la tesis, para evitar repeticiones en la descripción de la metodología, se detalla a continuación las diferentes etapas de muestreo, a las que se hará referencia a lo largo del trabajo.

Colocación de dispositivos GPS

Los dispositivos GPS-TDlog (earth&OCEAN Technologies) tienen dos unidades que registran datos y se programan según la finalidad del estudio teniendo en cuenta la capacidad de la memoria y batería de los dispositivos: una unidad registra datos de presión y temperatura; la otra unidad registra datos de posición latitud-longitud. Dado que el pingüino de Magallanes es de mayor tamaño que el pingüino de penacho amarillo, se utilizaron dispositivos de diferente tamaño para cada especie (fig. 4; GPS-TDlog para el pingüino de Magallanes: 11.6 x 3.5 x 2 cm, 61 gr, representa 1,3-1,6% del peso de los individuos; GPS-TDlog para el pingüino penacho amarillo: 5.6 x 3.1 x 1.5 cm, 37 gr, representa el 1,7% del peso de los individuos).

Los dispositivos GPS-TDlog fueron programados para registrar temperatura y profundidad cada 2 segundos y latitud y longitud cada 2 min. Adicionalmente, en los GPS-TDlog utilizados en hembras de pingüino de penacho amarillo, se precisó que grabara la posición cada vez que los individuos estaban en la superficie del agua, para ahorrar batería mientras los individuos se encontraban buceando.

Los individuos machos y hembras de pingüino de Magallanes se removieron cuidadosamente de sus nidos utilizando un gancho sujeto a una vara (Raya Rey et al. 2012b). Los nidos fueron marcados con una estaca y una cinta de color numerada (fig. 4). Las hembras de pingüino de penacho amarillo se removieron cuidadosamente del nido con la mano y para marcarlo se dispuso una roca visible desde la periferia de la colonia envuelta en cinta de color y numerada (fig. 4).

Para ambas especies, el procedimiento realizado previo a la colocación de los dispositivos consistió en pesar a los adultos con una balanza Pesola (con precisión de 100 gr; de 5 kg para el pingüino penacho amarillo y de 10 kg para el pingüino de Magallanes) y luego medir el ancho y largo del pico utilizando calibres (con precisión de 0.02 mm) para determinar el sexo de los individuos en el caso del pingüino de Magallanes (Gandini et al. 1992) y corroborar que fueran hembras en el caso del pingüino penacho amarillo (Hull 1996) (fig. 5).

Siguiendo la metodología propuesta por Wilson et al. (1997; método 2), se colocaron los dispositivos sobre las plumas en la línea media inferior de la columna vertebral de los pingüinos, sin tapar la glándula uropigia, utilizando una cinta negra impermeable especial (Tesa, Beiersdorf AG, Hamburg, Alemania), cubriéndolos luego con una capa de epoxi de dos componentes para evitar que los pingüinos se remuevan la cinta con el pico (fig. 6). El proceso completo tomó como máximo 20 minutos por individuo. Una vez finalizada la colocación del dispositivo los individuos fueron devueltos al nido (en el caso del pingüino de Magallanes) o liberados en la periferia de la colonia, en la misma dirección del nido (en el caso de las hembras de pingüino penacho amarillo), corroborando que el individuo retornara al nido. Durante la colocación del dispositivo en el individuo adulto, se pesaron los pichones con balanza Pesola de 1000g (0.1gr) y en algunos casos para pichones de pingüino de Magallanes se utilizó la Pesola de 5 kg (precisión 100 gr) (fig. 7).

Recaptura y recuperación de dispositivos

Luego de colocados los dispositivos GPS-TDlog, se esperó 24 horas para retornar a la colonia y verificar los nidos marcados en busca del adulto equipado. Si el individuo estaba en el nido, se procedió a la recaptura. En el caso del pingüino de Magallanes, la recaptura se realizó retirando cuidadosamente del nido al individuo equipado utilizando el mismo procedimiento mencionado anteriormente. En el caso del pingüino de penacho amarillo se utilizó una red de copo para contener al individuo y asegurar la recaptura. Luego, mientras el pingüino era sujetado, se retiró el dispositivo cuidadosamente para no dañar el plumaje de los individuos (fig. 8), y se procedió con la toma de muestras de plumas y sangre, que se detalla a continuación.

En caso que el adulto equipado no hubiera regresado, se retornaba a la colonia el siguiente día, y así sucesivamente hasta encontrar al individuo equipado en su nido.

Toma de muestras de sangre y plumas

Una vez retirado el dispositivo, se tomaron muestras de plumas de la espalda de los individuos equipados y se guardaron en bolsas plásticas rotuladas, para no alterar la composición de las muestras. Adicionalmente, se tomaron muestras de sangre de la vena tarsal, un capilar por individuo (75 µl aproximadamente), y se preservaron en alcohol 70% hasta el procesamiento en el laboratorio, dado que no se ha observado efecto del alcohol como preservante de sangre para posteriores estudios de isótopos estables (Hobson et al. 1997) (fig. 8).

Una vez finalizada la toma de muestras, los individuos eran devueltos a su nido.

PROCESAMIENTO DE DATOS

Análisis de datos de buceo

Los datos obtenidos a partir de la unidad de presión y temperatura del dispositivo GPS-TDlog se analizaron con el programa Multitrace (Jensen Software Systems, Kiel, Alemania), diseñado específicamente para analizar perfiles de buceo. El dato de presión es transformado en un dato de profundidad, revelando el perfil de buceo durante el viaje de alimentación del pingüino (fig. 9). Luego, en primera instancia se ajustó el nivel de lectura del programa para que identifique cada buceo cuando la profundidad máxima es mayor a 1 metro. El tiempo en fase de fondo durante un buceo fue considerado como el tiempo en que el animal presentaba una velocidad vertical menor o igual a 0.3 m/s. El programa calcula para cada buceo la duración, la fecha y hora de comienzo, la profundidad máxima y promedio, intervalo pre-buceo (a partir del cual calculamos el intervalo post-buceo), el tiempo en la fase de fondo, la velocidad de descenso (desde el comienzo del buceo hasta el comienzo de la fase de fondo), la velocidad de ascenso (desde el final de la fase de fondo hasta el final del buceo), el número de ondulaciones (movimiento en zig-zag de subida y bajada que se produce durante la fase de fondo de un buceo), entre otros. A partir de los datos obtenidos del análisis de los viajes de alimentación de cada individuo equipado, se calcularon diversos parámetros para describir las características de buceo y de los viajes de alimentación de cada pingüino equipado (siguiendo Raya Rey et al. 2012).

La duración del viaje de alimentación fue calculada como la suma de la duración de todos los buceos y la duración de los intervalos post-buceo. Se consideraron buceos de alimentación los mayores a 5 metros de profundidad y de traslado a los buceos menores a 5 metros de profundidad. El porcentaje de tiempo buceando se calculó como la suma de la duración de todos los buceos dividido por la duración de los viajes (h) (multiplicado por 100). El porcentaje de tiempo total en fase de fondo fue calculado como la suma del tiempo en fase de fondo de todos los buceos (min) dividido por la duración de los viajes (h) (multiplicado por 100). La tasa de buceo se calculó como el número total de buceos realizados en un viaje dividido por la duración del viaje (h). La tasa de ondulaciones se calculó como el número de ondulaciones totales realizadas en un viaje de alimentación dividido por tiempo total en fase de fondo (min). Finalmente, se calcularon los promedios de las profundidades máximas y profundidades promedio y la duración promedio de los buceos para cada viaje de alimentación.

Este procedimiento se realizó para las dos especies de pingüinos y para los tres años de estudio.

Análisis de datos de seguimiento

Los datos obtenidos a partir de la unidad de registro de datos de posición latitud-longitud del dispositivo GPS-TDlog se analizaron utilizando el ArcGIS 9.3.1 y las herramientas *Spatial Analyst* y *Hawth's Analysis Tools*¹.

Para cada individuo equipado, se exhibieron los recorridos realizados (posiciones latitud-longitud) y se caracterizaron los viajes de alimentación calculando los siguientes parámetros: máxima distancia a la colonia (km), distancia total recorrida (km), área total cubierta (km²), sinuosidad (máxima distancia/ recorrido total).

Adicionalmente, se realizaron análisis de estimación de la densidad de kernel para cuantificar las áreas de acción utilizadas por los pingüinos en cada año. Se calcularon las áreas kernel de 95% y 50% para cada individuo y en cada año, que son indicadoras de las áreas que contienen x% del volumen de una distribución de probabilidad de densidad (Wood et al. 2000). El área kernel de 95% se interpreta como el área de acción o “*home range*” de un individuo en el mar y el área kernel de 50% como el área núcleo de su distribución (Raya Rey et al. 2013). Luego, se agruparon individuos, sexos y/o años según el análisis y se realizaron intersecciones de las distintas áreas kernel para ver el grado de solapamiento entre los grupos de interés.

Para caracterizar las áreas del mar donde se distribuyen los pingüinos de ambas especies, se utilizó la batimetría, imágenes satelitales de clorofila a y de temperatura superficial del agua. La batimetría fue obtenida de *General Bathymetric Chart of the Oceans*² (GEBCO, resolución 30 arco-segundo). Las imágenes satelitales de concentración de clorofila a (mg/m³) y de temperatura superficial del agua (°C), fueron obtenidos del satélite Aqua-MODIS³ (resolución celda 4x4 km). Se buscaron imágenes para cada una de las temporadas de estudio, en el periodo en el que fueron equipados los individuos. Si las imágenes mensuales (mes de diciembre) mostraban un número considerable de celdas sin datos para el área de estudio, se buscaron las imágenes de composición de 32 días, que incluyeran las fechas en las que se equiparon los individuos.

¹ <http://www.spataleecology.com/htools>

² http://www.gebco.net/data_and_products/gridded_bathymetry_data/

³ <http://oceancolor.gsfc.nasa.gov/cgi/13>

Análisis y procesamiento de muestras de plumas y sangre

Una vez en el laboratorio, se procedió a preparar las muestras de sangre y plumas para el análisis de la composición de los isotopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Las muestras de sangre se secaron primero en horno a 60°C y luego por deshidratación por frío en liofilizador. Se pesaron alícuotas de aproximadamente 0,50 mg de cada muestra y se colocaron en capsulas de estaño (Costech Analytical Technologies Inc.; 3,5 x 5 mm). Las plumas se limpiaron primero con agua destilada y luego, para eliminar lípidos de la superficie se utilizó una solución de cloroformo: metanol 2:1, se secaron bajo campana y más tarde se cortaron en pequeños fragmentos utilizando tijeras de acero quirúrgico. También se pesaron alícuotas de 0,50 mg para cada muestra y se colocaron en cápsulas de estaño (Costech Analytical Technologies Inc.; 4x6 mm). El análisis de isótopos estables se realizó en la Universidad de Carolina del Norte y la Universidad de California, Davis, donde se enviaron las muestras ya procesadas y envueltas en las cápsulas.

En los laboratorios de análisis de isotopos estables, las capsulas fueron procesadas por medio de combustión (con Analizador Elemental Costech ECS4010 o PDZ Europa ANCA-GSL) para análisis de isotopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ a través de un espectrómetro de masa con interfaz de flujo continuo (Thermo Scientific Delta V Plus o PDZ Europa 20-20). La precisión del ensayo basado en muestras repetidas y el material de referencia fue de 0.2 ‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y 0.3 ‰ para $\delta^{15}\text{N}$. La abundancia de los isotopos estables se expresó en notación δ en unidades por mil (‰), de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$\delta X = \left(\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} - 1 \right) * 1000$$

donde X es ^{13}C o ^{15}N y R es la relación correspondiente $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$. El valor de $R_{\text{estándar}}$ está basado en belemnita del Vienna PeeDee (VPDB) para ^{13}C y en nitrógeno atmosférico N_2 para ^{15}N .

En algunos años la relación C:N fue mayor que la esperada para algunos individuos, indicando una concentración variable de lípidos empobrecidos en ^{13}C (Cherel et al. 2005b). Entonces, se normalizaron los valores de $\delta^{13}\text{C}$ para sangre por los efectos de la concentración de lípidos en $\delta^{13}\text{C}$, siguiendo la fórmula de Post et al (2007). Esta fórmula se aplicó a todos los años y en cada análisis realizado para que los datos estuvieran tratados de igual manera y permitieran realizar comparaciones.

Para los cálculos de nivel trófico de los individuos muestreados, se utilizó la siguiente ecuación:

$$NT_{predador} = NT_{referencia} + \left(\frac{\delta^{15}N_{predador} - \delta^{15}N_{referencia}}{FT} \right)$$

donde $NT_{predador}$ es el nivel trófico para el individuo analizado, $NT_{referencia}$ es el nivel trófico del individuo tomado como base de la cadena trófica y $\delta^{15}N_{referencia}$ es la composición isotópica de nitrógeno del mismo, $\delta^{15}N_{predador}$ la composición isotópica del nitrógeno para el individuo en estudio y FT es el factor de fraccionamiento trófico, en este caso para carnívoros marinos se utilizó 3.4‰ (Vander Zanden y Rasmussen 2001; Post 2002). Como línea de base utilizamos: Eufáusidos $NT= 2$, $\delta^{15}N=7.3‰$ (Ciancio et al. 2008).

Figura 1. Arriba: Mapa de Tierra del Fuego e Isla de los Estados. Abajo: Detalle de Isla de los Estados, con un círculo se indica la Bahía Franklin; con un punto amarillo se indica la colonia de pingüino penacho amarillo y con un punto rojo la colonia de pingüino de Magallanes, ambas colonias en las que se trabajó durante las 3 temporadas de estudio.

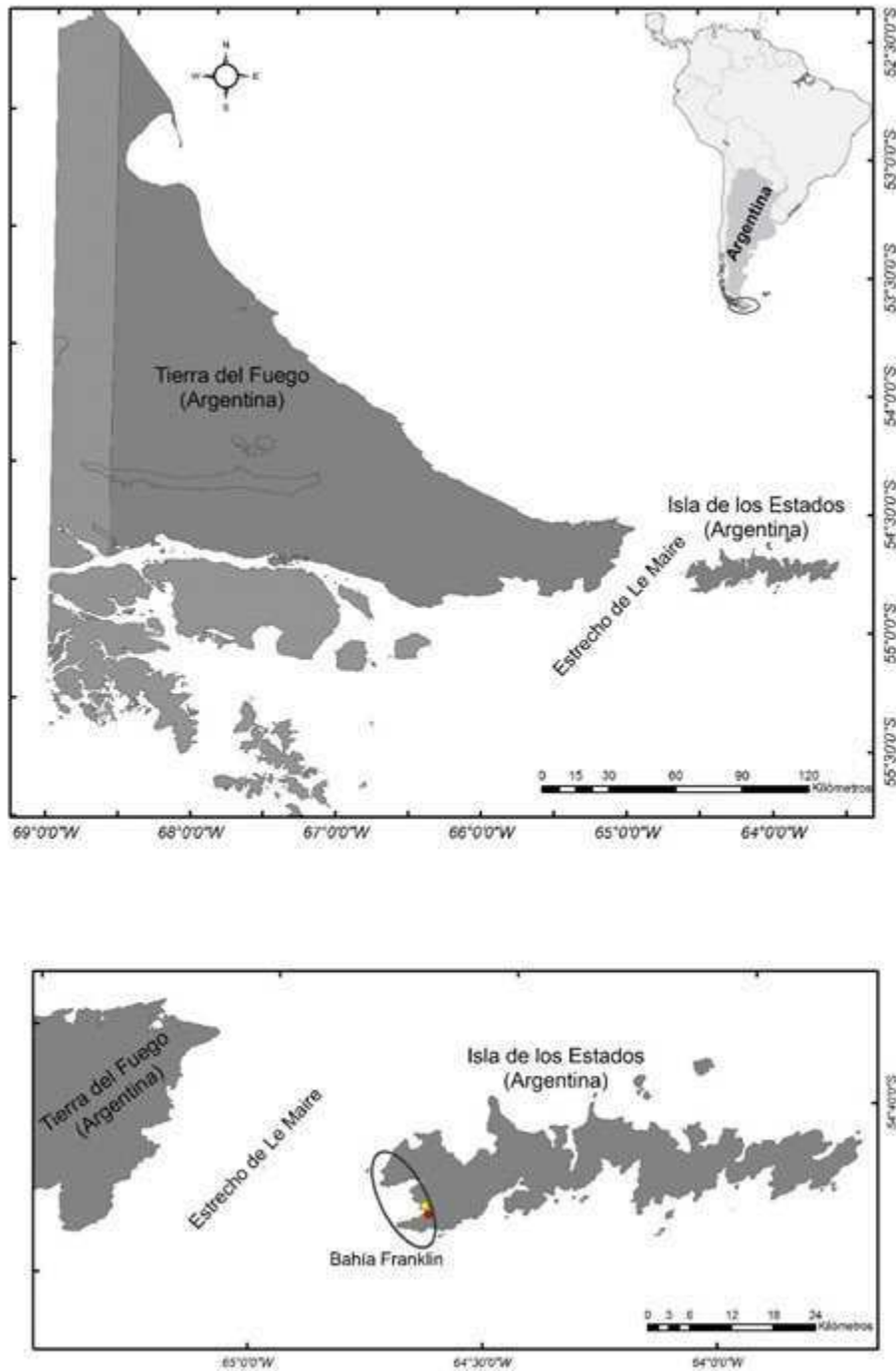


Figura 2. Arriba: dos vistas de la colonia de pingüino de Magallanes. Abajo: vista de la subcolonia de pingüino penacho amarillo donde se trabajó durante las 3 temporadas de estudio.



Figura 3. Arriba: dispositivos GPS-TDlog que se colocaron en pingüinos de Magallanes, durante su programación en el campo previo a su colocación. Abajo: dispositivos GPS-TDlog que se colocaron en pingüinos penacho amarillo, durante la carga de sus baterías en el campo antes de ser programados. *Fotografías: R. Sáenz Samaniego.*



Figura 4. Arriba: Marca colocada para identificar el nido de pingüino penacho amarillo, luego de ser equipada la hembra. Abajo: Nidos de pingüino de Magallanes marcados para identificar los machos o hembras equipados en la colonia.



Figura 5. Procedimiento de medición del pico (arriba) y pesado (abajo) de los pingüinos, previo a la colocación de los dispositivos. *Fotografías: Juan Romanelli.*



Figura 6. Colocación de dispositivos GPS-TDlog en pingüino penacho amarillo (arriba) y pingüino de Magallanes (abajo)



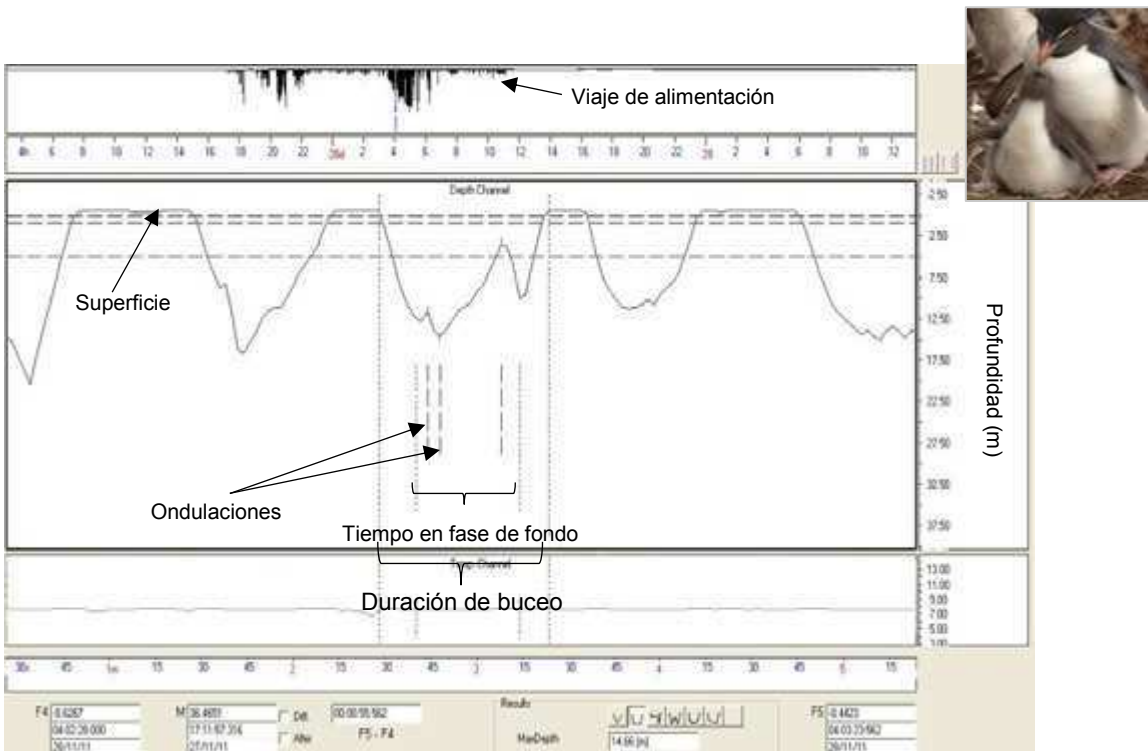
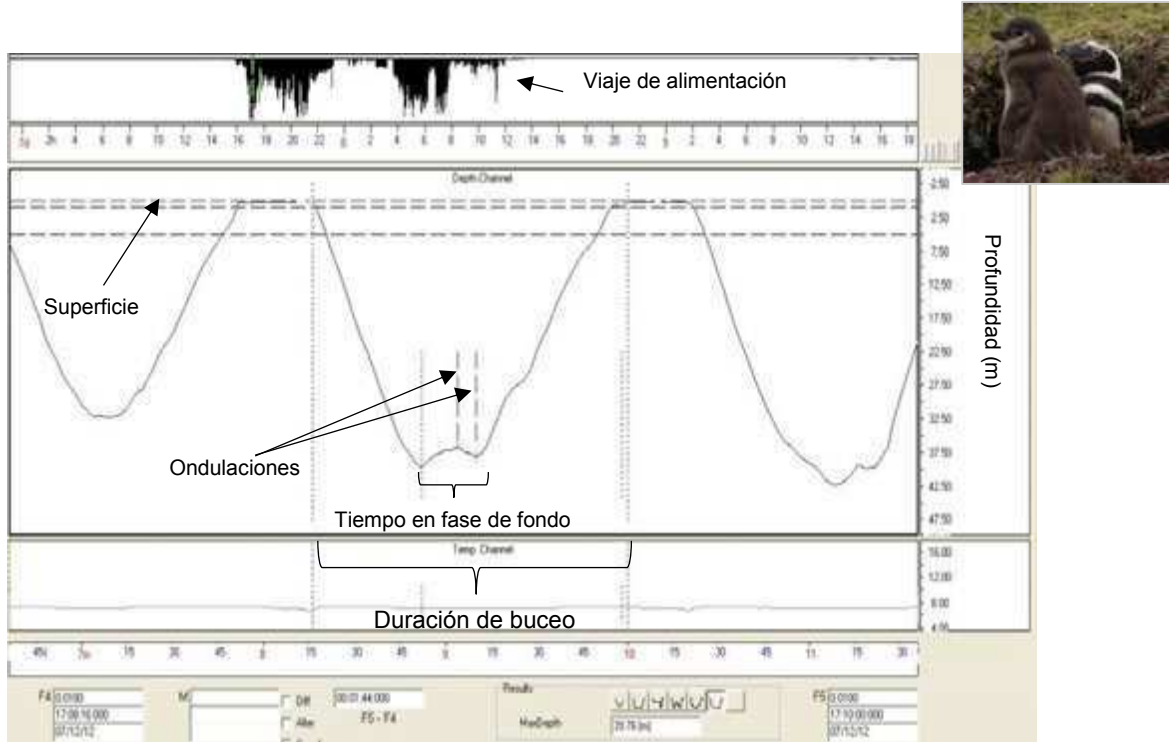
Figura 7. Procedimiento de pesado de pichones de pingüino penacho amarillo (arriba) y pichones de pingüino de Magallanes (abajo).



Figura 8. Retiro del dispositivo GPS-TDlog (arriba) y la toma de muestras. *Fotografías: Mariel Guala y Juan Romanelli.*



Figura 9. Perfiles de buceo (profundidad vs horas del día) según se presentan para su análisis en el programa Multitrace. Arriba, viaje de alimentación del pingüino de Magallanes y abajo de pingüino penacho amarillo.



CAPÍTULO 3

Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) anidando en Isla de los Estados: estudio integral sobre el comportamiento de alimentación durante la etapa de cuidado temprano de pichones

INTRODUCCIÓN

Conocer la distribución en el mar de los pingüinos, su variación temporal y espacial y las preferencias alimenticias es importante para entender su rol en la cadena trófica de los ecosistemas que habitan. Además, dado que son considerados centinelas del mar, su comportamiento de alimentación así como el estado de las poblaciones en los diferentes sitios de nidificación puede reflejar los cambios que ocurren en los océanos australes (Boersma 2008).

El comportamiento de alimentación de los pingüinos se sabe que varía entre colonias (Wilson et al. 2005; Sala et al. 2012a), entre sexos (Walker y Boersma 2003; Scioscia et al. 2010; Raya Rey et al. 2012b) y también entre etapas del periodo de cría (Scioscia et al. 2010; Raya Rey et al. 2012b). De todos los estadios del ciclo anual de los adultos reproductores, el reproductivo es el más crítico dado que los pingüinos están restringidos a explotar recursos dentro de un rango cercano a la colonia y necesitan maximizar el tiempo y la energía consumida de manera tal de poder entregar el alimento a los pichones regularmente (Costa 1991).

Los pingüinos de Magallanes anidan a lo largo de la costa Patagónica, islas del Canal Beagle, Islas Malvinas y Chile (Schiavini et al. 2005). Los avances en el uso de la tecnología y dispositivos registradores de datos han permitido a los investigadores estudiar el comportamiento de alimentación de los pingüinos de Magallanes, incluyendo el comportamiento de buceo y las áreas en el mar donde se alimentan, en las diferentes localidades en que anidan (Radl y Culik 1999; Walker y Boersma 2003; Wilson et al. 2005; Raya Rey et al. 2010; Sala et al. 2012a, entre otros).

Además, los estudios de dieta convencionales han manifestado diferencias en los ítem presa consumidos por los pingüinos de Magallanes en las diferentes colonias (Thompson 1993; Frere et al. 1996; Sclaro et al. 1999; Radl y Culik 1999; Scioscia et al. 2014), los cuales reflejan la disponibilidad y abundancia diferencial de los distintos tipos de presas presentes a lo largo de su distribución. Estas diferencias también se reflejan tanto en los parámetros del viaje de alimentación, como la duración y la distancia recorrida, como en el perfil de buceo de los pingüinos, ej. profundidad (Wilson et al. 2005).

Complementariamente, los estudios de isotopos estables también mostraron diferencias en la composición de la dieta en pingüino de Magallanes entre sexos, edades (ej. pichones, juveniles y adultos) y entre estadios del ciclo anual (ej. cría, pre-muda; Forero et al. 2002, Silva et al. 2014), particularmente en las colonias ubicadas en Patagonia norte. Asimismo, los isotopos estables mostraron diferencias en el nivel trófico entre colonias de la especie (Forero et al. 2002a; Weiss et al. 2009; Ciancio et al. 2015), apoyando la idea de una composición de presas diferente en la dieta de la especie a lo largo de su distribución.

En aves marinas que presentan dimorfismo en su tamaño corporal se han encontrado diferencias en la dieta, enfatizando la disminución de la competencia intra-específica durante la época de cría (ej. Clarke et al. 1998). Además, las estrategias individuales son también importantes cuando se consideran formas de reducir la competencia intra-específica entre individuos anidando en un mismo sitio (Dingemanse y Dochtermann 2013; Ceia y Ramos 2015), aunque ha sido poco estudiado en pingüinos (Ropert-Coudert et al. 2003; Mattern et al. 2007). Si bien los pingüinos de Magallanes presentan un pequeño dimorfismo sexual en el tamaño corporal, siendo los machos 5-15% más grandes que las hembras (Gandini et al. 1992; Agnew y Kerry 1995; Forero et al. 2001), se han encontrado diferencias entre sexos en el comportamiento de alimentación de esta especie (Walker y Boersma 2003; Scioscia et al. 2010; Raya Rey et al. 2012b), sin embargo, no se ha estudiado el comportamiento individual.

En este capítulo, el objetivo general fue realizar un estudio integral de la ecología trófica del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) que anida en Isla de los Estados, durante la etapa de cuidado temprano de pichones, en tres temporadas reproductivas consecutivas. Más específicamente, se pretende identificar y caracterizar las áreas en el mar utilizadas para alimentarse, las estrategias de buceo y el nivel trófico a través de análisis de isotopos estables, evaluando si la especie presenta diferencias entre sexos, individuos y variabilidad inter-anual en esos aspectos tróficos en el área de estudio.

METODOLOGÍA

Este estudio se realizó en la colonia de pingüino de Magallanes situada en el suroeste de la Bahía Franklin en Isla de los Estados, que se describe en la *Metodología general* (Capítulo 2; fig. 1). Para cumplir con los objetivos de este trabajo se colocaron dispositivos GPS-TDlog en machos y hembras adultos de pingüino de Magallanes y se colectaron muestras de sangre. Los detalles del muestreo, colocación de dispositivos, recuperación y tratamiento de las muestras se detalla en la *Metodología general* (Capítulo 2). Además, con el fin de examinar el grado de dimorfismo sexual de la especie en la colonia de estudio, se realizaron comparaciones entre sexos de las medidas morfométricas tomadas de los individuos equipados. También se calculó el índice de dimorfismo sexual según Forero et al. (2001), para el peso y las medidas del pico de los individuos equipados.

Los nidos de los adultos equipados fueron monitoreados cada semana hasta el fin del trabajo de campo en el área (rango de fechas: 26/11 – 20/12 en 2011; 4/12 – 22/12 en 2012; 29/11 – 17/12 en 2013) para determinar la supervivencia de los pichones de los pingüinos equipados. Se estimó la supervivencia de los pichones registrando el número de pichones en el nido por pareja a fin de diciembre (cuando el trabajo de campo finalizó).

Además, los pichones fueron pesados en el momento en que se equipó al adulto como una aproximación de su edad, y se realizaron análisis de regresión lineal entre algunas variables de buceo y parámetros de seguimiento y la suma del peso de los pichones y su término cuadrático (en caso que la relación no fuera lineal), para determinar si el comportamiento de alimentación de los padres era alterado por dichas variables. En otras especies de aves marinas, se ha observado que el comportamiento de alimentación de los padres puede modificarse a medida que los pichones crecen en la temporada y sus requerimientos alimenticios aumentan (Gales et al. 1990; Green et al. 1998). De este modo, de no encontrarse diferencias en los parámetros de buceo y seguimiento en relación al peso de los pichones se puede afirmar que las diferencias se deben al sexo y a la especie (según el análisis) y no a los requerimientos diferenciales de los pichones según la edad.

Datos de buceo

A partir de los datos obtenidos del análisis de los buceos, se dividieron los parámetros en tres grupos para analizar el comportamiento de buceo de los pingüinos: 1) *esfuerzo de alimentación*: duración del viaje (h); porcentaje de tiempo buceando (%) y

tasa de buceo (n° buceos/h); 2) *actividad de alimentación*: tiempo en fase de fondo por hora de buceo (min/h) y tasa de ondulaciones (n° de ondulaciones/tiempo total en la fase de fondo); 3) *otros parámetros*: profundidad de buceo promedio (m) y duración de buceo promedio (h).

Datos de seguimiento

En este trabajo se utilizaron los parámetros: máxima distancia a la colonia (km), recorrido total (km), área total recorrida (km²), sinuosidad (máxima distancia/ total recorrido). Además, se utilizaron las áreas kernel de 95% y 50% calculadas para machos y hembras en cada uno de los 3 años de muestreo (ver *Capítulo 2, Metodología general* para más detalles).

Datos de isótopos estables

Se utilizaron los datos de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de sangre, obtenidos de los individuos machos y hembras de pingüino Magallanes equipados durante los 3 años de muestreo y su nivel trófico (ver *Capítulo 2, Metodología general* para más detalles).

Además, para inferir la dieta de los pingüinos en el área de estudio, se identificaron presas potenciales de la especie utilizando como referencia trabajos de dieta convencionales realizados en otras colonias al sur de su distribución (Frere et al. 1996; Radl y Culik 1999; Scioscia et al. 2014) y se buscaron sus respectivos valores de isótopos estables de nitrógeno y carbono en la literatura. Dado que no se encontraron datos disponibles en la bibliografía para el área de estudio, los valores de isótopos estables de carbono y nitrógeno se extrajeron de áreas cercanas como la costa Atlántica de Tierra del Fuego (Riccialdelli et al. 2013) y Canal Beagle (Pérez-Barros et al. 2010). Los datos de presas se dividieron en 4 grupos: 1) sardina fueguina (*Sprattus fueguensis*): $\delta^{15}\text{N} = 14.5 \pm 1.0\text{‰}$, $\delta^{13}\text{C} = -15.0 \pm 0.9\text{‰}$; 2) langostilla (*Munida gregaria*): $\delta^{15}\text{N} = 12,7 \pm 0.5\text{‰}$ y $\delta^{13}\text{C} = -16.5 \pm 0.5\text{‰}$; 3) calamares: $\delta^{15}\text{N} = 14.1 \pm 0.5\text{‰}$ y $\delta^{13}\text{C} = -17.1 \pm 0.3\text{‰}$ (incluyendo calamar patagónico *Loligo gahi* y calamar Argentino *Illex argentinum*); 4) otros peces, representados por Patagonotothen spp. $\delta^{15}\text{N} = 15.7 \pm 1.5\text{‰}$ y $\delta^{13}\text{C} = -13.6 \pm 2.5\text{‰}$.

Análisis estadísticos

Para evaluar diferencias entre sexos y entre años en los parámetros de buceo, de seguimiento, valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ y nivel trófico de los pingüinos, se ajustaron

modelos lineales (ML). Se realizaron gráficos diagnósticos (Zuur et al. 2009) y si el supuesto de homogeneidad de varianza no se cumplía, se ajustaron modelos de mínimos cuadrados generalizados (MCG), con función de varianza *varIdent* (paquete *nlme*; Pinheiro et al. 2015), para estimar diferentes varianzas por sexo y/o año. Los modelos se compararon utilizando la prueba de cociente de verosimilitud (CV) y se complementó con el criterio de información de Akaike (AIC) (Pinheiro y Bates 2000; Zuur et al. 2009). Se exploraron las interacciones entre las variables sexo y año y si resultaban no significativas se descartaron del modelo para simplificarlo. Finalmente, si se obtenían diferencias significativas entre sexos y/o años, se realizó un test de múltiples comparaciones (*paquete lsmeans*; Lenth y Herve 2015) para determinar que sexo y/o año generaba esas diferencias.

Variabilidad individual

Durante dos de los años de estudio (2012 y 2013), se registraron al menos 2 viajes consecutivos para 8 pingüinos de Magallanes. Se evaluaron los efectos relativos de año e individuo en algunos parámetros de buceo y de seguimiento analizando los componentes de varianza de un modelo lineal mixto (MLM).

Se ajustaron MLM utilizando el paquete de R *nlme* (Pinheiro et al. 2015), considerando la no independencia de los viajes dentro de un individuo y entre individuos dentro de año. Así, se evaluaron los efectos anidados del individuo (pingüino) dentro de año como efecto aleatorio y sexo como efecto fijo. Se utilizó el análisis de componentes de varianza para calcular la proporción de varianza explicada por cada componente del efecto aleatorio del modelo. Se seleccionaron como variables respuesta de los modelos variables representativas del comportamiento de alimentación de los individuos: duración de viaje (h), tasa de buceo (buceos/h), profundidad promedio de buceo (m), máxima distancia a la colonia (km), total de trayectoria (km).

Todos los análisis estadísticos fueron realizados con el programa R 3.2.3 (R Core Team 2015). La significancia fue asumida al nivel 0.05 y se presentan los valores promedio (DE).

RESULTADOS

Para este estudio se utilizaron datos de buceo de 34 pingüinos de Magallanes, correspondientes a: 8 machos y 8 hembras en 2011, 2 machos y 3 hembras en 2012 y 6

machos y 8 hembras en 2013. De los datos de seguimiento se utilizaron datos correspondientes a la misma cantidad de pingüinos que para datos de buceo en 2011 y 2013 y 8 machos, 7 hembras en 2012.

Las hembras pesaron 3,94 (0,35) kg y el tamaño de sus picos fue 50,85 (2,49) mm de largo y 21,42 (1,03) mm de ancho. Por su parte, los machos pesaron 4,68 (0,39) kg y el tamaño de los picos fue de 54,85 (2,29) mm de largo y 25,13 (0,97) mm de ancho (diferencias significativas entre sexos en los tres parámetros, prueba de t $p < 0.05$). El índice de dimorfismo sexual dio como resultado: ancho del pico=85,2%; peso=84,2%, largo del pico=92,7%.

En la mayoría de los nidos de pingüinos equipados se observaron 2 pichones a fines de diciembre, cuando el trabajo de campo finalizó, con la excepción de dos parejas que criaron solo un pichón (2011) y una pareja que no crió pichones (2013). Así, la supervivencia de los pichones fue de 1,88 (0,33); 2,00 y 1,86 (0,53) en 2011, 2012, 2013 respectivamente; el promedio para todo el periodo de estudio fue de 1,92 (0,07) pichones por nido al final de diciembre.

Durante el periodo muestreado en las tres temporadas, los pichones pesaron entre 220 y 2300 gr. De acuerdo con la curva de crecimiento informada por Scioscia et al. (2016) para la especie, este rango de pesos representa el periodo de cuidado temprano de pichones entre 0-35 días desde la eclosión de los huevos. Las regresiones realizadas entre las variables de buceo y el peso de los pichones y su término cuadrático no mostraron resultados significativos. Se consideraron como variables: duración de viaje (h; $F_{2,13}=0,02$ $p=0,98$ 2011; $F_{2,2}=0,43$ $p=0,70$ 2012; $F_{2,11}=3,11$ $p=0,09$ 2013), porcentaje de tiempo buceando ($F_{2,13}=1,78$ $p=0,21$ 2011; $F_{2,2}=5,76$ $p=0,15$ 2012; $F_{2,11}=1,45$ $p=0,28$ 2013) y tiempo en fase de fondo/hora de buceo (min/h; $F_{2,13}=3,48$ $p=0,06$ 2011; $F_{2,2}=3,85$ $p=0,21$ 2012; $F_{2,11}=1,67$ $p=0,23$ 2013).

Datos de buceo

La profundidad máxima alcanzada por todos los pingüinos en las 3 temporadas fue de 94,61 metros de profundidad para las hembras y 84,61 metros para los machos y los buceos más frecuentes fueron someros, entre 5 y 15 metros de profundidad. La duración máxima de buceo fue de 2,67 min y 8,85 min para hembras y machos de pingüino de Magallanes respectivamente, y la duración de los buceo se encontró dentro del rango de 20-60 segundos.

La búsqueda del alimento (buceos de profundidad mayor a 5 m) por parte de los pingüinos ocurrió tanto durante las horas del crepúsculo del amanecer y el atardecer, como durante el resto de las horas del día (fig. 1). Entre los pingüinos equipados, las partidas de la colonia ocurrieron entre las 2-12 h en la mañana, 14-15 h y 17-20 h en la tarde, y los arribos a la colonia ocurrieron también por la mañana entre 4-12 h, por la tarde entre las 13-15 h y 17-18 h, y aún por la noche entre 21-22 h. La mayoría de los pingüinos permanecieron en el mar durante la noche en sus viajes de alimentación y solo en un 20% de los viajes (12 viajes) retornaron a la colonia durante el mismo día de salida.

La duración de los viajes de alimentación no difirió entre sexos ($F_{1,31}=0,009$ $p=0,93$) o años ($F_{2,31}=2,36$ $p=0,11$; tabla 1). Así, todos los pingüinos en las tres temporadas estudiadas, realizaron viajes que duraron en promedio 19,10 (8,31) horas. No se encontraron diferencias entre sexos en el porcentaje de tiempo que los pingüinos de Magallanes pasaron buceando ($F_{1,31}=0,04$ $p=0,84$), aunque si entre años ($F_{2,31}=3,76$ $p=0,03$). Los pingüinos pasaron el menor porcentaje de tiempo buceando en 2011 comparado con 2013 y 2012 (tabla 1). Las hembras presentaron una tasa de buceo (buceos/h) significativamente mayor que los machos ($F_{1,31}=876$ $p=0,006$). Además, la tasa de buceo difirió significativamente entre años ($F_{2,31}=12,75$ $p=0,001$), siendo el año 2013 el que presentó las tasas de buceo más altas seguido de 2012 y 2011 con la tasa de buceo más baja. El modelo incluyó diferente varianza por sexo y por año ($CV=15,39$, $p=0,002$), siendo la tasa de buceo más variable para las hembras que para los machos (varianza por sexo= 10,73; 5,87, respectivamente), y además fue más variable el año 2013 comparado con 2011 y 2012 (varianza por año= 9,23; 5,87; 1,90 respectivamente) (tabla 1).

No se encontraron diferencias entre sexos en el tiempo invertido en la fase de fondo por hora de buceo ($F_{1,31}=2,67$ $p=0,11$). Sin embargo, durante 2013 y 2012 los pingüinos de Magallanes pasaron significativamente más tiempo en la fase de fondo por hora de buceo comparado con 2011 ($F_{1,31}= 6,09$ $p=0,006$; tabla 1). El modelo incluyó diferentes varianzas por año ($CV=11,21$ $p=0,004$), indicando que durante 2013 se registró una mayor variabilidad en la utilización de la fase de fondo (min/h) que durante 2012 y 2011 (varianza por año= 3,53; 1,69; 1,40, respectivamente). La tasa de ondulaciones fue similar entre hembras y machos (ondulaciones/minutos en fase de fondo; $F_{1,31}=0,17$ $p=0,68$). Sin embargo, se encontraron diferencias entre años para este parámetro, siendo significativamente menor durante 2013 comparado con 2012 ($F_{2,31}=4,1$ $p=0,03$; tabla 1). El modelo incluyó diferentes varianzas por sexo y por año (interacción) ($CV=25,38$ $p<0,001$). Los machos de pingüino de Magallanes en el año 2011 presentaron la mayor

varianza en comparación al resto de los grupos (varianza por estrato= 0,65 machos en 2011, resto de grupos <0,2).

Machos y hembras de pingüino de Magallanes no difirieron en la profundidad promedio de buceo ($F_{1,31}=0,09$ $p=0,76$). Sin embargo, los pingüinos realizaron buceos significativamente menos profundos durante 2013 comparado con 2011 ($F_{2,31}=11,36$ $p=0,0002$; tabla 1). El modelo incluyó diferentes varianzas por año (CV=10,24 $p=0,006$). Los años 2011 y 2012 mostraron más variabilidad que el 2013 (varianza por año= 5,73; 5,50; 1,95; respectivamente). La duración de buceo fue similar entre sexos ($F_{1,31}= 0,09$ $p=0,77$), aunque fue diferente entre años ($F_{2,31}=8,97$ $p=0,0008$), siendo menor durante 2013 comparada con los otros dos años. El modelo incluyó diferentes varianzas por año (CV=11,14 $p= 0,004$); los años 2011 y 2012 mostraron mayor varianza que el año 2013 (varianza por año = 13,85; 7,31; 5,38, respectivamente) (tabla 1).

Datos de seguimiento

Durante sus viajes de alimentación, los pingüinos exploraron áreas en el mar atravesando el Estrecho de Le Maire y cerca de las costas de la Isla de Tierra del Fuego (oeste – nor-oeste), y también se dirigieron al sur - sureste de Isla de los Estados en 25% de los viajes (fig. 2).

Las variables de seguimiento máxima distancia a la colonia ($F_{1,44}=0,37$ $p=0,55$), áreas cubiertas durante los viajes de alimentación ($F_{1,44}=0,07$ $p=0,79$), la trayectoria total cubierta ($F_{1,44}=0,71$ $p=0,40$) y la sinuosidad ($F_{1,44}=0,27$ $p=0,61$) no mostraron diferencias entre sexos, aunque se observó una amplia variabilidad inter-anual.

La máxima distancia a la colonia no difirió significativamente entre años ($F_{2,44}=3,09$ $p=0,06$), aunque el modelo incluyó diferentes varianzas por año (CV= 5,49 $p= 0,06$; $AIC_{\text{función de varianza}}=353,35$ vs. $AIC_{\text{función de varianza año}}=351,85$). Las distancias máximas alcanzadas por los pingüinos durante el 2013 mostraron la mayor varianza seguida del 2011 y 2012 (varianza por año= 13,46; 10,84; 7,29, respectivamente). La trayectoria total cubierta no difirió significativamente entre años ($F_{2,44}=1,14$ $p=0,33$; tabla 1). En resumen, los pingüinos (N=44) viajaron tan lejos como 31,02 (11,18) km de la colonia (rango: 45,11 km - 4,61 km), cubriendo una trayectoria de 96,60 (37,78) km (tabla 1). No se registraron diferencias entre años ($F_{2,44}=1,08$ $p=0,35$) en las área cubierta durante los viajes de alimentación, aunque el modelo incluyó diferentes varianzas por año (CV=10,89 $p=0,004$) registrándose la mayor variabilidad durante 2011, seguido de 2012 y 2013 (varianza por año=182,99; 76,38; 30,13, respectivamente). Finalmente, no se registraron diferencias

entre años ($F_{2,44}=2,54$ $p= 0,09$) en la sinuosidad de las trayectorias. Los pingüinos realizaron viajes de alimentación con una sinuosidad promedio de $0,33 \pm 0,05$ (rango $0,42 - 0,18$; $N= 44$), indicando que los viajes de alimentación fueron en general, más parecidos a una trayectoria circular que directa (tabla 1).

Las áreas kernel correspondientes al *home range* o área de acción y las áreas núcleo de la distribución en el mar de machos y hembras, fueron unificadas para los 3 años de estudio, dado que las localizaciones resultaron similares y no hubo diferencias en la máxima distancia y trayectoria de los viajes. Las áreas kernel 95% de los machos ocuparon 1080 km^2 y la de las hembras 1067 km^2 y estas áreas se solaparon en promedio un 78% (fig. 2). Las áreas núcleo (áreas kernel de 50%) ocuparon 258 km^2 para los machos y 249 km^2 para las hembras y se solaparon en promedio un 49% (fig. 2).

Dado que el solapamiento de las áreas de alimentación de machos y hembras fue grande, se unieron los datos de ambos sexos para describir dichas áreas (*home range* y áreas núcleo) en términos de características del ambiente en cada año de estudio, siguiendo los criterios de Hyrenbach et al. (2002). Se obtuvo que: 1) los rangos de batimetría fueron entre -187 (333) m y -69 (86) m de profundidad, encontrando los valores de mayores profundidades para las áreas de alimentación durante el año 2012 (tabla 2); 2) la concentración de clorofila *a* fue entre $0,65$ (0,14) y $1,68$ (0,52) mg/m^3 (tabla 2), registrándose los valores de más bajos de concentración de clorofila *a* durante el año 2012; 3) la temperatura superficial del agua en las áreas de alimentación fue de $8,1$ (0,1) °C durante 2011, $7,3$ (0,1) °C en 2012 y $7,1$ (0,6) °C durante 2013 (tabla 2). Es decir, que los pingüinos de Magallanes se alimentaron generalmente en áreas costeras y solo en algunos casos alcanzaron el talud continental (200-1000 m de profundidad), y dichas áreas de alimentación presentaron valores elevados de productividad primaria con áreas eutróficas a enriquecidas, cuya temperatura se encontró dentro de los rangos esperables para el área (dominio Subantártico).

Variabilidad individual

Se obtuvieron datos de buceo de 16 viajes realizados por 6 machos y 2 hembras de pingüino de Magallanes (2 pingüinos en 2012 y 6 pingüinos en 2013). Además, se obtuvieron datos de seguimiento de 33 viajes de alimentación realizados por 12 machos y 3 hembras (7 pingüinos en 2012: 5 pingüinos con viajes duplicados, 1 pingüino con 3 viajes y 1 pingüino con 4 viajes; 8 pingüinos con viajes duplicados en 2013).

La duración del viaje de alimentación fue tan variable entre individuos como entre los viajes de un mismo individuo, dado que la variabilidad individual y el residuo presentaron porcentajes similares (tabla 3). La tasa de buceo varió más entre viajes de un mismo individuo que entre individuos (tabla 3). La profundidad promedio de los buceos estuvo relacionada con el año de estudio, dado que la variabilidad entre años representó el mayor porcentaje, seguido del residuo (tabla 3). La máxima distancia a la colonia alcanzada fue más variable entre individuos que entre viajes dentro de un mismo individuo (tabla 3). La trayectoria cubierta fue un poco más variable entre individuos que entre viajes de un mismo individuo (tabla 3).

Datos de isótopos estables

Machos y hembras de pingüino de Magallanes no difirieron en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de sangre ($F_{1,44}=1,43$ $p=0,24$; fig. 3, tabla 4). Durante el año 2012 los valores promedios de $\delta^{13}\text{C}$ para las muestras de sangre fueron menores que los otros dos años ($F_{2,44}=7,16$ $p=0,002$; fig. 3, tabla 4). Además, el modelo incluyó diferentes varianzas por año ($CV=41,95$ $p<0,001$), y se registró una mayor variabilidad durante el año 2012, seguido por el 2011 y la menor variabilidad durante el 2013 (varianza por año= 1,45, 1,22 y 0,15, respectivamente).

Asimismo, machos y hembras no presentaron diferencias en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de sangre ($F_{1,44}=0,37$ $p=0,55$; fig. 3, tabla 4). Los tres años difirieron significativamente en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en sangre ($F_{2,44}=54,44$ $p<0,001$), registrándose durante el año 2011 los valores más altos y durante el 2013 los menores (fig. 3, tabla 4). Sin embargo, las diferencias entre años no fueron mayores a 1‰ y los valores de desvíos estándar para los tres años estuvieron dentro del nivel analítico de precisión (0,2 – 0,3‰).

No se encontraron diferencias entre sexos en el nivel trófico ($F_{1,44}=0,86$ $p=0,36$; tabla 4). Aunque si difirieron los niveles tróficos entre los tres años ($F_{2,44}=84,03$, $p<0,001$). El nivel trófico más alto se registró durante el año 2011 y el menor durante el 2013 (tabla 4). Estas diferencias estuvieron en el rango de 0,1-0,5 para el nivel trófico, indicando pequeñas diferencias en la proporción de presas consumidas.

DISCUSIÓN

Los pingüinos de Magallanes anidando en Isla de los Estados presentaron pocas diferencias entre sexos en el comportamiento de alimentación y grandes variaciones entre años. Se pudo asegurar que las diferencias no se debieron a muestras tomadas en

diferentes etapas del periodo de cría de pichones, porque no se encontraron diferencias en los parámetros de comportamiento de alimentación con respecto al peso de los pichones (medida indirecta de la edad). Además la variabilidad inter-anual en el comportamiento de alimentación no pareció afectar la habilidad de los padres adultos para criar ambos pichones a lo largo de la primera etapa del ciclo reproductivo (cría temprana). Los pingüinos de Magallanes también mostraron plasticidad en el comportamiento de alimentación, observada mediante el análisis de la variabilidad individual.

Los machos y hembras de pingüino de Magallanes que anidan en Isla de los Estados, presentaron dimorfismo sexual según lo esperado para la especie (Gandini et al. 1992; Forero et al. 2001), siendo el ancho del pico y el peso las medidas más dimórficas y el largo del pico la menos dimórfica de las 3. Así, los machos fueron entre 7-16% más grandes comparados con las hembras, referido a las medidas consideradas en este estudio, en concordancia con estudios realizados anteriormente (Gandini et al. 1992; Forero et al. 2001).

En este estudio las hembras presentaron mayor tasa de buceo que los machos, indicando que estas realizan mayor esfuerzo durante sus viajes de alimentación, en concordancia con lo observado para la especie en la colonia de Isla Martillo durante la misma etapa de cría de pichones (Scioscia 2011).

Algunos de los parámetros de buceo estudiados presentaron diferencias entre temporadas. En particular, durante el año 2013 los pingüinos presentaron parámetros de esfuerzo mayores (% de tiempo buceando y tasa de buceo) y pasaron más tiempo en la fase de fondo, aunque realizaron menos ondulaciones por minuto en la fase de fondo. Además, realizaron buceos más someros y cortos durante el 2013 en comparación con los otros dos años. Estos resultados podrían indicar un cambio en la distribución y/o disponibilidad de presas en el área o bien un cambio en la dieta de los pingüinos durante ese año. Dado que en el año 2013 los pingüinos mostraron los menores valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ y también el menor nivel trófico de todos los años de estudio (ver resultados de *Datos de isótopos estables*), se propone que la segunda opción es más factible, sugiriendo una pequeña diferencia en la composición de la dieta del pingüino de Magallanes en el año 2013. Además, durante el año 2013 los pingüinos realizaron alternativamente viajes largos y cortos (ver resultados de *Datos de seguimiento*), con gran variación en la máxima distancia alcanzada. Así, las diferencias en los parámetros de buceo encontradas podrían estar asociadas con el tipo de presa consumida y las áreas escogidas para alimentarse, relacionado a la distancia a la colonia. Un estudio en pingüinos de Adelia (*Pygoscelis adeliae*) no encontró diferencias en parámetros de buceo

de los pingüinos cuando se alimentaron de diferentes tipos de presa (Ropert-Coudert et al. 2002). Sin embargo, en los pingüinos de Magallanes de Isla Martillo se encontró una relación entre el consumo de langostilla y buceos más profundos y largos, con un mayor tiempo en la fase de fondo por hora y más ondulaciones (Scioscia et al. 2016).

Los pingüinos de este estudio, mostraron partidas y arribos a la colonia a lo largo del día, similar a lo observado para los pingüinos de las colonias ubicadas al sur de su distribución (Radl y Culik 1999; Scioscia et al. 2009), en las cuales también se registró que los pingüinos permanecieron al menos una noche en el mar (Radl y Culik 1999; Scioscia et al. 2009; Raya Rey et al. 2012b), tal como se observó en Isla de los Estados (80% de los viajes). Aunque los pingüinos son mayormente predadores visuales (Wilson et al. 1993; Walker y Boersma 2003), fue sugerido para colonias situadas en altas latitudes que pueden alimentarse exitosamente aún durante el crepúsculo (Schiavini y Raya Rey 2004; Raya Rey et al. 2012b), brindándoles un mayor rango horario de luz para alimentarse. Además, los cardúmenes de sardina fueguina, una presa muy importante para el pingüino de Magallanes en el sur de su distribución (Radl y Culik 1999; Scioscia et al. 2014), muestra un comportamiento cíclico nictemeral en que se dispersan en capas superficiales durante la noche (5-10 m) y descienden (máximo 70 m) y forman cardúmenes compactos durante el día (Sánchez et al. 1995; Casarsa 2005). Los viajes que incluyen la noche puede ser una oportunidad a estas latitudes, dado que con las primeras horas de luz del crepúsculo los pingüinos ya estarían en el mar y podrían capturar presas fácilmente a menores profundidades en la columna de agua y luego retornar con el alimento necesario para satisfacer sus requerimientos energéticos y el de sus pichones. Fue sugerido para los pingüinos de barbijo (*Pygoscelis antarcticus*) que realizaron viajes incluyendo la noche, que retornaban a la colonia con mayor cantidad de restos de peces pelágicos en el estómago (Jansen et al. 1998). Así, estos resultados podrían sugerir una asociación con el alto éxito reproductivo observado en esta colonia durante tres temporadas de estudio, donde la mayoría de las parejas estudiadas pudieron criar dos pichones.

Durante este estudio, la supervivencia de los pichones hacia fines de diciembre fue de 1,92 pichones por nido. En comparación con otras colonias, este es un valor alto para el éxito reproductivo de la especie, y a pesar de que no se pudo ver si los pichones llegaron a emanciparse, su peso fue elevado (≥ 2 kg) hacia el final de diciembre cuando concluyó el trabajo de campo en la colonia (curva de crecimiento; Scioscia et al. 2016). Además, los pichones en Isla de los Estados están expuestos a menos riesgos de depredación en comparación con otras colonias, porque allí los pingüinos anidan

únicamente en cuevas (Obs. Pers.) y además solo hay predadores aviares, como el carancho austral (*Phalcoboenus australis*) y carancho común (*Polyborus plancus*) (Liljesthrom et al. 2007).

El éxito reproductivo puede también ser afectado por la longitud de los viajes de alimentación. Los pingüinos que realizan viajes más extensos no entregarían el alimento con suficiente frecuencia para mantener ambos pichones vivos (Boersma y Rebstock 2009; Scioscia et al. 2010). La duración promedio del viaje en este estudio fue de 20 h aproximadamente y como se mencionó anteriormente, los adultos pudieron criar ambos pichones en la mayoría de los nidos estudiados. Los pingüinos de Magallanes anidando en Isla de los Estados realizaron viajes de alimentación más cortos en comparación con algunas colonias distribuidas más al norte del área de estudio (Puerto San Julián= 27.00 ± 7.55 h, Punta Norte= 24.51 ± 6.56 h, de Sala et al. 2012), pero un poco más largos que los viajes realizados por los pingüinos en colonias más cercanas, al sur de su distribución (Isla Martillo < 20 hs; Scioscia et al. 2010, Raya Rey et al. 2010). La distancia del viaje también puede ser un indicador de que la comida está disponible cerca de la colonia en el área de estudio y permite que los padres puedan criar ambos pichones en la mayoría de los casos (Scioscia et al. 2016). Estudios recientes mostraron que el éxito reproductivo puede no ser afectado por la longitud del viaje de alimentación de los pingüinos y es altamente factible que los pingüinos ajusten su comportamiento de alimentación a la distribución y disponibilidad de presas en el mar (Dehnhard et al. 2016; Scioscia et al. 2016).

Las trayectorias cubiertas y la máxima distancia alcanzada durante los viajes de alimentación por los pingüinos en este estudio fueron similares a los de las colonias situadas en la distribución central de la especie (Puerto San Julián y Puerto Deseado; Sala et al. 2012a), más largas que las de los pingüinos que anidan en Isla Martillo, en el Canal Beagle (Raya Rey et al. 2010; Sala et al. 2012a), aunque mucho más cortas que las trayectorias y las distancias máximas cubiertas por aquellos pingüinos que anidan en las colonias al norte de la distribución (Punta Norte; Sala et al. 2012a). La distancia a la colonia y la trayectoria cubierta en los viajes de alimentación son parámetros importantes que contribuyen a entender como las aves se distribuyen en el mar e, indirectamente, como lo hacen sus presas (Weimerskirch 2007). Además, esos parámetros son una medida del esfuerzo que los padres tienen que realizar para conseguir alimento durante la temporada de cría cuando los pingüinos actúan como predadores de punto-central.

En este estudio, los pingüinos de Magallanes realizaron viajes en forma de trayectoria circular, diferente de lo encontrado para otras colonias de la especie, donde

los viajes directos fueron más frecuentes (Raya Rey et al. 2010; Sala et al. 2012a). La forma de los viajes puede revelar diferentes estrategias de búsqueda de alimento en las aves marinas (ej. Weimerskirch et al. 2005; Zavalaga et al. 2010; Harris et al. 2012), posiblemente relacionado con la distribución y predictibilidad de las presas o parches de presas en el área (Weimerskirch 2007). La utilización de la trayectoria circular como estrategia permitiría a los pingüinos cubrir extensas áreas en la búsqueda de alimento a un bajo costo energético (Weimerskirch et al. 2005).

El *home range* o área de acción de los pingüinos se extendió a lo largo del Estrecho de Le Maire en todos los años estudiados, y también a lo largo de la costa sur-este de Isla de los Estados. Dichas áreas resultaron considerablemente más grandes que aquellas de la colonia de la especie en Isla Martillo (628 km²; Raya Rey et al. 2010), similar a las colonias en la distribución central (Puerto San Julián: 1063 Km² y Puerto Deseado: 1188 km²) y mucho menores que los de las colonias al norte de su distribución (Punta Norte: 2093 km²; Sala et al. 2012a).

Los valores de concentración de clorofila a en los *home range* durante el período estudiado mostraron altos valores de productividad a lo largo del tiempo, con algunas variaciones inter-anales. Se sabe que el Estrecho de Le Maire está atravesado por el frente estuarial frío, el cual se extiende a lo largo de las costas Pacífica y Atlántica (Acha et al. 2004). Este frente estuarial frío ha sido poco estudiado, aunque se estima que puede ser un importante sistema de transporte de organismos de un océano a otro (Acha et al. 2004). De esta manera, es muy probable que el alimento esté disponible en el área y de manera dispersa a lo largo del Estrecho de Le Maire llevando a los pingüinos a realizar viajes en forma de trayectoria circular, maximizando la energía consumida en sus viajes de alimentación y el área explorada en busca de alimento.

En este estudio, los pingüinos mostraron tanta variabilidad entre viajes de un individuo como entre individuos en los parámetros de esfuerzo de alimentación, como la duración del viaje y la tasa de buceo, indicando una alta plasticidad a nivel individual. Otros parámetros como las trayectorias y la máxima distancia a la colonia presentaron mayor variabilidad entre individuos que dentro de individuos. Teniendo en cuenta que en este estudio el tamaño de la muestra obtenido para evaluar la variabilidad individual fue pequeño, se podría sugerir, como una primera aproximación, que los pingüinos de Magallanes anidando en Isla de los Estados presentan un comportamiento de alimentación plástico más que consistente.

En el ambiente marino los valores de $\delta^{13}\text{C}$ pueden proporcionar una aproximación del uso del hábitat utilizado, por ejemplo áreas costero/bentónico vs oceánico/pelágico, siendo las primeras más enriquecidas en $\delta^{13}\text{C}$ y las segundas empobrecidas en $\delta^{13}\text{C}$ (Hobson et al. 1994). Los pingüinos en este estudio presentaron valores de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ que sugieren que se alimentaron mayormente en aguas costeras, coincidente con los datos de seguimiento, a partir de los cuales se observaron la mayoría de las posiciones a lo largo del Estrecho de Le Maire. Las diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre temporadas mostraron valores más empobrecidos durante los años 2012 y 2013, años en los que se observó que algunos pingüinos se dirigieron hacia el sur, sur-oeste de Isla de los Estados, más lejos de la zona costera, y valores más enriquecidos en $\delta^{13}\text{C}$ durante el año 2011, que se observaron movimientos solo a lo largo del Estrecho de Le Maire.

Los valores de isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ reflejan la posición trófica del consumidor debido a un enriquecimiento escalonado en ^{15}N entre niveles tróficos (Minagawa y Wada 1984). En este estudio, machos y hembras no difirieron en los valores de isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ durante el período de estudio. Esto es consistente con los datos de seguimiento y buceo que no revelaron segregación sexual en las áreas utilizadas para alimentarse o en la profundidad de la columna de agua explorada. Otros estudios en pingüinos de Magallanes en las colonias del norte de su distribución indicaron diferencias entre sexos tanto en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ como de $\delta^{15}\text{N}$, siendo los machos los que presentaron valores más altos de ambos isótopos comparado con las hembras (Forero et al. 2002a). Esos resultados representaron un mayor consumo de peces y áreas de alimentación más costeras en machos que en hembras (Forero et al. 2002a).

Los isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ de los pingüinos en este estudio indicarían que consumieron mayormente sardina fueguina y calamares en los años 2011 y 2012, y más langostilla en 2013, dados los valores de isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ de los predadores comparativamente con los de sus posibles presas. Los estudios de dieta convencionales realizados en la colonia de Isla Martillo mostraron gran variabilidad inter-anual en la composición de presas en la dieta, siendo la sardina fueguina el ítem presa más importante (75% de biomasa consumida), la langostilla en segundo lugar (12% de biomasa) y los calamares en tercero (mayormente *L. gahi*) (Scioscia et al. 2014). En este estudio también se consideraron otros peces, representados por los nototenidos, aunque sus valores de $\delta^{15}\text{N}$ fueron altamente diferentes de los pingüinos. Este tipo de peces fue registrado en contenidos estomacales de pingüinos en Isla Martillo, aunque su contribución en términos de biomasa no fue significativa (Scioscia et al. 2014). Asimismo, los estudios de dieta convencionales en otras colonias cercanas al área de estudio

identificaron una dieta diversa, consistente en sardina fueguina como el ítem presa más consumido y también calamares (Scolaro et al. 1999; Radl y Culik 1999; Wilson et al. 2005) y en algunos casos los crustáceos siendo los de menor importancia relativa (Thompson 1993; Pütz et al. 2001). Respecto a las diferencias entre sexos, en Isla Martillo machos y hembras tampoco difirieron en la composición de la dieta durante la temporada de cría (Scioscia et al. 2014).

Los valores estimados de nivel trófico (NT) para el pingüino de Magallanes en este estudio no difirieron en relación al sexo. A pesar de que se registró una variación interanual en las posiciones tróficas de los individuos, cuyos valores promedio oscilaron entre 4,1 y 4,5, no alcanzó a representar un nivel trófico de diferencia ($\sim 0,6$). Dicha variabilidad podría estar asociadas a diferentes factores. Por un lado, podría deberse a una variación en la proporción de presas consumidas entre temporadas, relacionado con su disponibilidad en el ambiente (Scioscia et al. 2014). Por otra parte, una especialización en la dieta a nivel individual, agregando más o menos variabilidad a los valores de $\delta^{15}\text{N}$. También podría ocurrir una variación temporal en los valores isotópicos en la base trófica, generando un efecto en los niveles tróficos superiores. Sin embargo, para evaluar esta posibilidad no se cuentan con datos de isótopos estables de otros niveles tróficos en el periodo correspondiente a este estudio.

Para evaluar la opción de una variabilidad en la proporción de presas consumidas entre temporadas, se realizó una comparación cuantitativa del nivel trófico de la especie en este estudio con el de la colonia más cercana, calculando el NT de machos y hembras de Isla Martillo a partir de datos de contenidos estomacales (utilizando la fórmula de Trites 2001) obtenidos durante la etapa de cuidado temprano de pichones (temporada 2008; Scioscia et al. 2014). Para las hembras el NT fue 4,1 (composición de la dieta: 30,1% *S. fueguensis*, 38,3% *L. gahi* y 11,1% *M. gregaria*; Scioscia et al. 2014); y para machos el NT fue 4,4, habiendo consumido una mayor proporción de sardina y langostilla (composición de la dieta: 40,6% *S. fueguensis*, 25% *L. gahi* and 28,8% *M. gregaria*; Scioscia et al. 2014) (NT de los tipos de presa extraídos de: Riccialdelli et al. 2013, *S. fueguensis* NT=4,1, *L. gahi* NT=3,8; Riccialdelli et al. 2016, *M. gregaria* NT= 2,7). Estos valores obtenidos para los pingüinos de Magallanes de Isla Martillo fueron similares entre sexos y además estuvieron en el mismo rango que los niveles tróficos obtenidos para ambos sexos en este estudio. De esta manera, se podría asumir que el mismo escenario observado para el pingüinos de Magallanes en Isla Martillo (Scioscia et al. 2014) ocurre en Isla de los Estados, y los pingüinos de ambas colonias ocupan la misma posición en la cadena trófica, probablemente consumiendo tipos de presas similares, sin diferencias

entre sexos en la composición de la dieta, y con diferencias inter-anales relacionadas con la disponibilidad y abundancia de presas en las áreas cercanas a la colonia.

Nuevos estudios que contemplen conocer las firmas isotópicas de los potenciales tipos de presa en el área de estudio, permitirán tener una mejor aproximación a la cadena trófica del área, además de permitir la utilización de otras herramientas con las que se pueda, por ejemplo, inferir la composición de la dieta de los predadores tope, entre otras.

La colonia de pingüinos de Magallanes ubicada en la Isla de los Estados es una colonia relativamente nueva que ha presentado un gran crecimiento en los últimos 10 años (500 nidos en 1998, 1.600 nidos en 2010; Raya Rey et al. 2014). En este estudio se encontró una pequeña diferencia en el comportamiento de alimentación entre sexos sugiriendo baja o nula competencia intra-específica, y además un alto éxito reproductivo que posiblemente refleje la disponibilidad de alimento de alta calidad en áreas cercanas a la colonia. En la Isla Observatorio, ubicada en el archipiélago de las Islas de Año Nuevo al norte de Isla de los Estados, también anidan pingüinos de Magallanes (Schiavini et al. 2005). Si bien se desconoce el estatus actual de dicha población, los censos realizados anteriormente indican que la colonia es muy numerosa (Schiavini et al. 2005). Al norte de la distribución de la especie, se ha observado en los últimos años, nuevas colonias establecidas que han crecido a altas tasas, mientras que las colonias más grandes han presentado disminuciones (Pozzi et al. 2015). Dichos estudios sugieren una interacción entre la densidad-dependencia y los factores ambientales operando en la dinámica poblacional, de manera tal que las colonias más jóvenes se han establecido en localidades donde las condiciones ambientales en el mar parecen ser más estables y favorables (Pozzi et al. 2015). Si bien se desconoce la procedencia de los pingüinos de Magallanes que anidan en la colonia de estudio, los resultados de este trabajo podrían sugerir una situación similar a la encontrada al norte de la distribución de la especie.

Figura 1. Profundidad máxima promedio vs hora del día para machos (cuadrados verdes) y hembras (triángulos rosas) de pingüino de Magallanes anidando en Isla de los Estados, en tres temporadas (promedio) de cuidado temprano de pichones. Las flechas indican un promedio de la hora del amanecer y del atardecer para las tres temporadas de estudio.

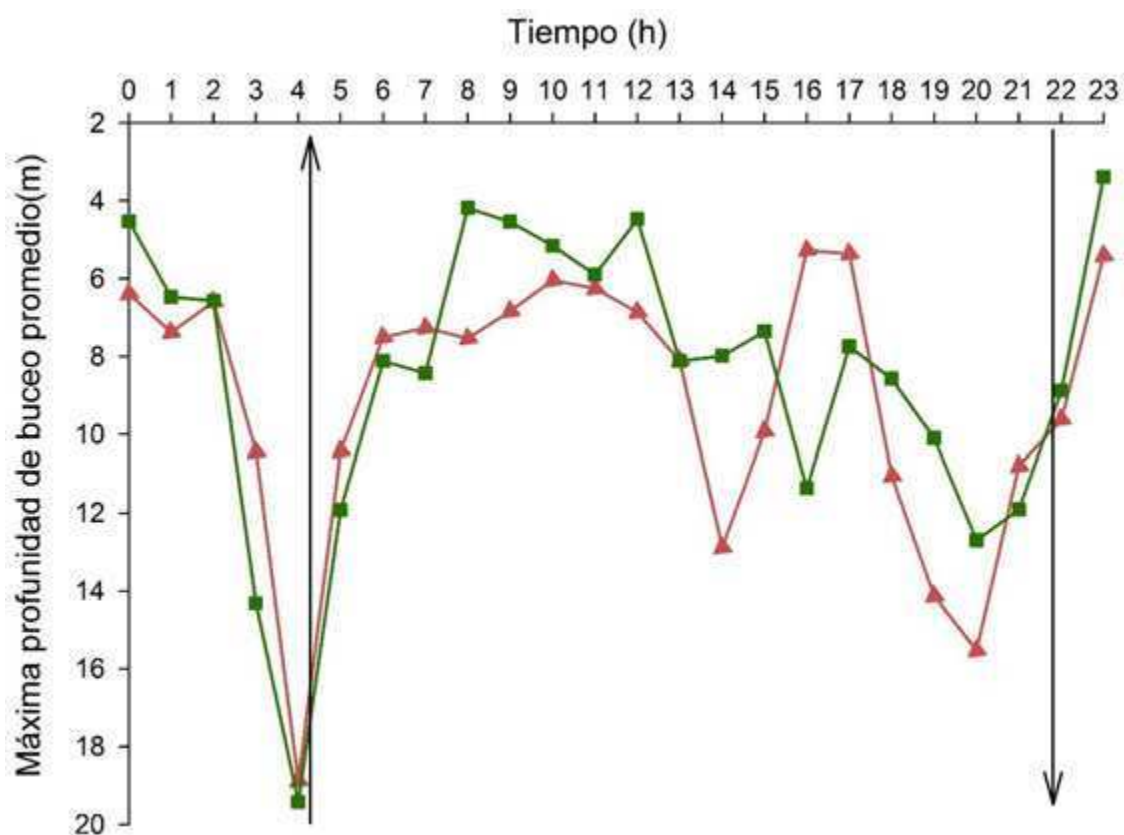


Figura 2. Extensión de las áreas utilizadas por machos y hembras de pingüino de Magallanes. El mapa muestra las distribuciones de densidad de kernel de 95% (arriba) y 50% (abajo), que reflejan los *home range* o áreas de acción y áreas núcleo, respectivamente, de los pingüinos en el mar durante las 3 temporadas de estudio (2011, 2012 y 2013).

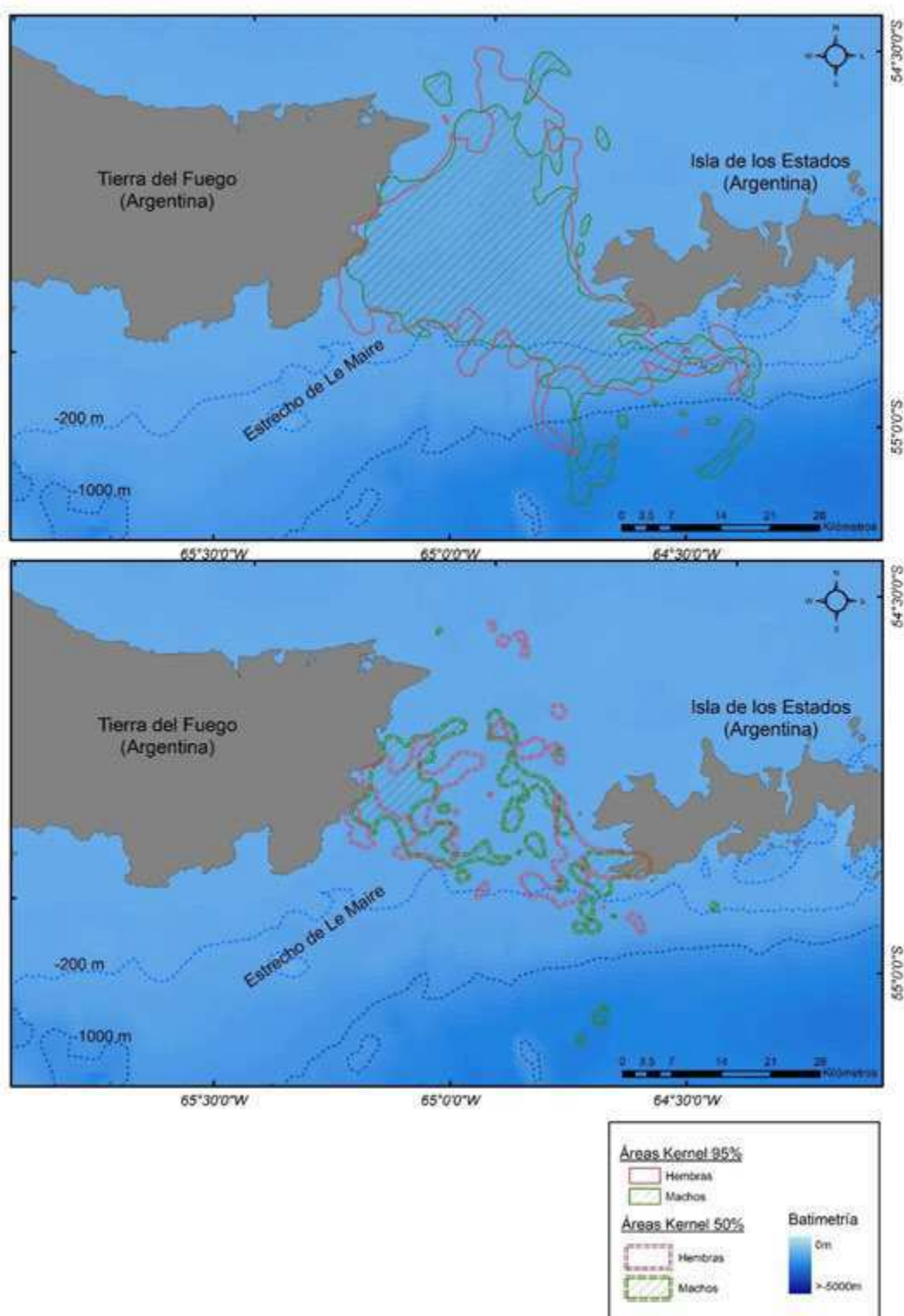


Figura 3. Valores promedio (desvío estándar) de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en sangre completa para los pingüinos de Magallanes anidando en Isla de los Estados, durante el periodo de cuidado temprano de pichones. Los machos están representados por los cuadrados verdes y las hembras por los triángulos rosados. Las diferentes temporadas de muestreo están definidas con círculos (2011, 9 machos y 11 hembras, 2012, 9 machos y 9 hembras y 2013, 7 hembras y 7 machos).

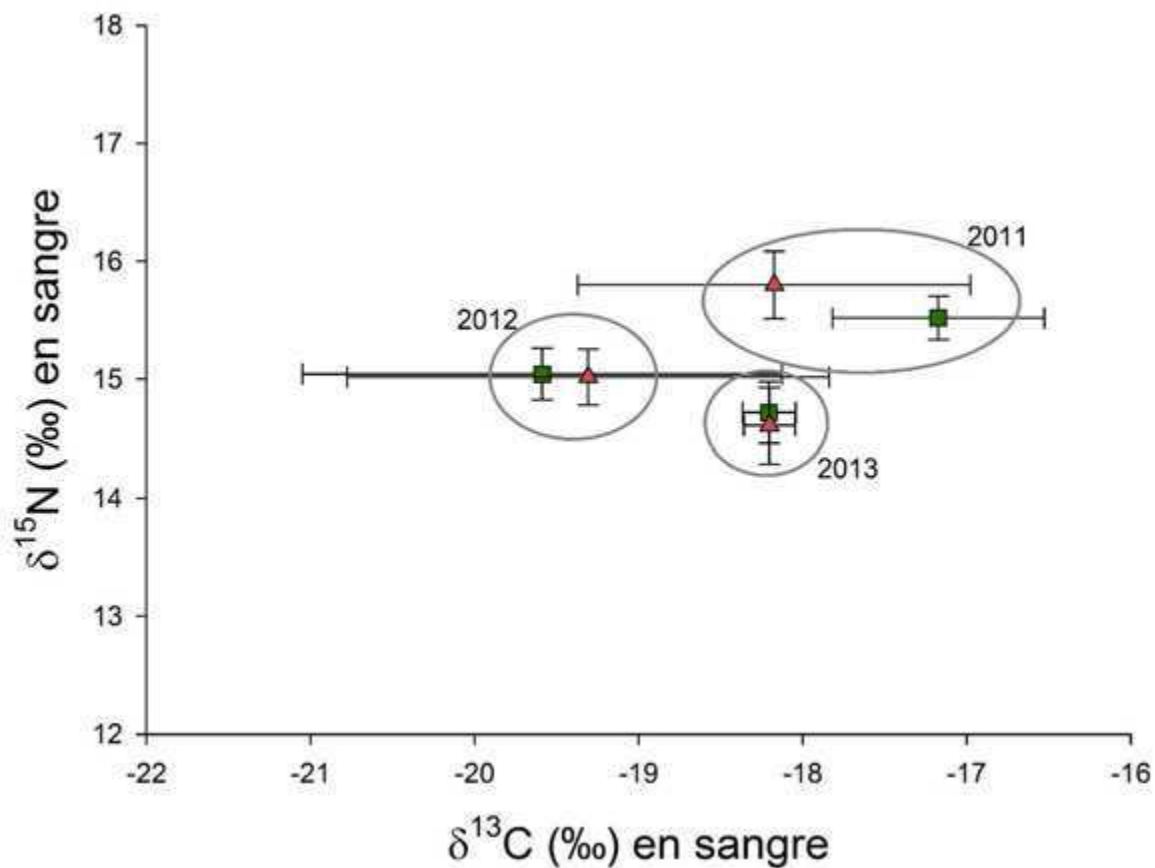


Tabla 1. Parámetros de los viajes de alimentación de machos y hembras de pingüino de Magallanes anidando en Isla de los Estados durante las temporadas de cría 2011, 2012 y 2013. Se presentan los valores como promedio (DE: desvío estándar) y los tamaños de muestra en cada caso.

Datos de buceo	2011		2012		2013	
	Machos (n=8)	Hembras (n=7)	Machos (n=2)	Hembras (n=3)	Machos (n=7)	Hembras (n=7)
<i>Esfuerzo de alimentación</i>						
Duración del viaje (h)	22,71 (8,56)	22,03 (6,77)	21,99 (5,39)	21,85 (3,10)	18,42 (7,10)	15,87 (9,22)
% de tiempo buceando	27,25 (10,77)	21,90 (5,60)	34,84 (5,37)	42,61 (6,29)	31,94 (10,13)	30,41 (12,80)
Tasa de buceo (buceos/hora)	18,51 (5,63)	20,37 (6,45)	28,35 (3,95)	33,36 (3,11)	34,30 (10,69)	35,69 (16,18)
<i>Actividad de alimentación</i>						
Tiempo en fase de fondo/horas de buceo (min/h)	3,55 (1,18)	3,99 (1,37)	5,73 (1,79)	7,93 (1,96)	6,55 (2,77)	5,52 (3,42)
Tasa de ondulaciones (ondulaciones/min en fase de fondo)	0,76 (0,55)	0,27 (0,16)	0,38 (0,12)	0,22 (0,09)	0,14 (0,09)	0,19 (0,18)
<i>Otros parámetros</i>						
Profundidad promedio de buceo (m)	15,91 (6,32)	10,76 (2,60)	12,94 (5,54)	11,56 (4,59)	6,82 (1,70)	6,19 (2,05)
Duración promedio de buceo (seg)	46,01 (9,15)	45,53 (17,17)	44,51 (6,72)	46,21 (7,18)	31,66 (6,43)	30,99 (4,37)
Datos de seguimiento	Machos (n=8)	Hembras (n=7)	Machos (n=9)	Hembras (n=9)	Machos (n=7)	Hembras (n=7)
Máxima distancia a la colonia (km)	34,48 (8,37)	36,49 (6,22)	28,74 (12,18)	34,46 (8,39)	21,6 (14,39)	26,97 (13,16)
Trayectoria total (km)	109,79 (31,39)	111,57 (27,3)	83,24 (35,74)	106,46 (22,86)	65,93 (38,82)	97,69 (54,63)
Área (km ²)	277,93 (203,54)	176,69 (137,89)	166,88 (109,45)	229,79 (104,21)	95,97 (94,76)	185,59 (172,99)
Sinuosidad (máxima distancia/ trayectoria)	0,32 (0,06)	0,33 (0,05)	0,34 (0,04)	0,33 (0,06)	0,32 (0,07)	0,28 (0,06)

Tabla 2. Caracterización de las áreas de utilizadas por machos y hembras de pingüino de Magallanes, en términos de batimetría, productividad (Clorofila a) y temperatura superficial del agua (°C). Se informan los valores promedio (DE: desvío estándar) para las áreas de acción o *home range* (kernel 95%) y las áreas núcleo (kernel 50%).

	Batimetría (m)		Clorofila a (mg/m³)		TSA (°C)	
	<i>Área núcleo Kernel 50%</i>	<i>Home range Kernel 95%</i>	<i>Área núcleo Kernel 50%</i>	<i>Home range Kernel 95%</i>	<i>Área núcleo Kernel 50%</i>	<i>Home range Kernel 95%</i>
2011	-87 (31)	-82 (34)	1,68 (0,52)	1,46 (0,28)	8,2 (0,2)	8,1 (0,1)
2012	-187 (333)	-185 (270)	0,65 (0,14)	0,66 (0,09)	7,2 (0,2)	7,3 (0,1)
2013	-69 (86)	-121 (179)	1,14 (0,57)	1,26 (0,56)	7,1 (0,6)	7,2 (0,5)

Tabla 3. Componentes de varianza obtenidos a partir de los modelos lineales mixtos para los parámetros de buceo (duración de viaje, tasa de buceo y profundidad promedio) y seguimiento (máxima distancia y trayectoria total) en pingüino de Magallanes, particionado entre años, entre pingüinos dentro de año y dentro de viajes de un pingüino.

Parámetros de esfuerzo de alimentación

Duración de viaje (h)

Efecto			
Fijo	Prueba-F	p-valor	
Intercepto	$F_{1,10} = 48,60$	<0,0001	
Sexo	$F_{1,7} = 0,01$	0,91	
Aleatorio	Varianza (DE)	%	CV
Año	$3,91e^{-07}$ (0,0006)	0	$L=1,13e^{-08}$ p=0,9
ID Pingüino	38,75 (6,22)	52	$L=2,92$ p=0,09
Residuo	35,77 (5,98)	48	

Tasa de buceo (buceos/hora)

Efecto			
Fijo	Prueba-F	p-valor	
Intercepto	$F_{1,10} = 171,98$	<0,0001	
Sexo	$F_{1,7} = 0,32$	0,59	
Aleatorio	Varianza (DE)	%	CV
Año	$2,89e^{-06}$ (0,002)	0	$L=1,19e^{-08}$ p=0,9
ID Pingüino	39,11 (6,25)	36,78	$L=1,3$ p=0,26
Residuo	67,22 (8,19)	63,22	

Otros parámetros

Profundidad promedio de buceo (m)

Efecto			
Fijo	Prueba-F	p-valor	
Intercepto	$F_{1,10} = 6,34$	0,03	
Sexo	$F_{1,7} = 0,73$	0,4	
Aleatorio	Varianza (SD)	%	CV
Año	26,16 (5,11)	75,57	$L=5,62$ p= 0,02
ID Pingüino	1,27 (1,13)	3,66	$L=0,19$ p=0,7
Residuo	7,19 (2,68)	20,78	

Datos de seguimiento

Máxima distancia a la colonia (km)

Efecto			
Fijo	Prueba-F	p-valor	
Intercepto	$F_{1,18} = 35,31$	<0,0001	
Sexo	$F_{1,12} = 0,01$	0,91	
Aleatorio	Varianza (SD)	%	CV
Año	17,27 (4,16)	8,02	$L=0,18$ p=0,68
ID Pingüino	134,04 (11,58)	62,3	$L=10,64$ p= 0,001

Residuo	63,85 (7,99)	29,7	
Trayectoria total (km)			
Efecto			
<i>Fijo</i>	<i>Prueba-F</i>	<i>p-valor</i>	
Intercepto	F _{1,18} = 69,05	<0,0001	
Sexo	F _{1,12} = 0,39	0,55	
<i>Aleatorio</i>	<i>Varianza (DE)</i>	<i>%</i>	<i>CV</i>
Año	1,57e ⁻⁰⁵ (0,004)	0	L=2,51e ⁻⁰⁸ p=0,9
ID Pingüino	1198,09 (34,61)	65,34	L=9,43 p=0,002
Residuo	635,64 (25,21)	34,66	

Tabla 4. Valores promedio (DE: desvío estándar) de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ y nivel trófico promedio (DE: desvío estándar) de machos y hembras de pingüino de Magallanes durante la etapa de cuidado temprano de pichones en Isla de los Estados en tres temporadas (2011, 2012 y 2013).

Sexo	N	$\delta^{13}\text{C}$	Rango	$\delta^{15}\text{N}$	Rango	Nivel trófico
2011						
<i>hembra</i>	11	-18,4 (1,5)	-17,53 - (-21,8)	15,7 (0,3)	16,1 - 15,4	4,4 (0,1)
<i>macho</i>	9	-17,3 (0,6)	-16,17 - (-17,8)	15,5 (0,2)	15,8 - 15,3	4,5 (0,1)
2012						
<i>hembra</i>	9	-19,3 (1,5)	-17,6 - (-21,5)	15,0 (0,2)	15,4 - 14,7	4,3 (0,1)
<i>macho</i>	9	-19,5 (1,5)	-18,1 - (-22,0)	15,0 (0,2)	15,3 - 14,8	4,3 (0,1)
2013						
<i>hembra</i>	7	-18,2 (0,1)	-18,0 - (-18,4)	14,6 (0,3)	15,2 - 14,2	4,2 (0,1)
<i>macho</i>	7	-18,3 (0,1)	-18,1 - (-18,5)	14,7 (0,3)	15,1 - 14,5	4,1 (0,1)

CAPÍTULO 4

Pingüino penacho amarillo del sur (*Eudyptes chrysocome*): nuevos conocimientos sobre el comportamiento de alimentación durante la etapa de cuidado temprano de pichones y aprovisionamiento parental durante la etapa de cuidado tardío

INTRODUCCIÓN

Durante la etapa reproductiva las aves marinas, en su mayoría, anidan en grandes agregaciones. Generalmente esto se relaciona con la limitación de encontrar hábitats adecuados para anidar y con la mitigación del impacto de la depredación, entre otras ventajas (Coulson 2002).

Asimismo, durante la temporada de cría las aves marinas actúan como predadores de punto central, y en algunos casos, explotan recursos en áreas cercanas a las colonias de manera de poder regresar a alimentar a los pichones regularmente (Costa 1991; Grémillet et al. 2004). Así, la competencia intra-específica por el alimento durante la etapa reproductiva puede ser fuerte. Se espera entonces encontrar algún tipo de segregación (parcial o completa) entre congéneres, por ejemplo entre sexos (Ratcliffe et al. 2013) o entre edades (Forero et al. 2002a), presentando diferencias en las áreas de alimentación (uso del espacio) en el eje horizontal y/o vertical (Masello et al. 2010; Wilson 2010).

También, durante la época reproductiva, los adultos deben hacer un balance entre el auto-aprovisionamiento y el aprovisionamiento de los pichones. El mismo puede ser selectivo en favor de los pichones, entregándoles alimentos de mayor calidad que lo que consumen para ellos mismos (Forero et al. 2002a; Dehnhard et al. 2016), o en favor propio, apostando a su supervivencia a costo de reducir el éxito reproductivo (Ballard et al. 2010; Booth y McQuaid 2013).

En particular, y al igual que en otras especies del género *Eudyptes*, las hembras de pingüino penacho amarillo del sur (*Eudyptes chrysocome*; de aquí en adelante pingüino

penacho amarillo) son las encargadas de buscar el alimento durante la etapa de cuidado temprano, mientras los machos se quedan en el nido al cuidado de los pichones. Luego, cuando comienza la etapa de cuidado tardío o crèche, ambos padres alimentan al pichón conjuntamente.

En colonias de pingüino penacho amarillo en Islas Malvinas se registró la segregación espacial completa de dos colonias de la especie cercanas entre sí (Masello et al. 2010). Además, utilizando datos de isótopos estables de carbono y nitrógeno de esas mismas colonias, observaron que una de ellas presentaba valores más bajos de ambos isótopos, sugiriendo que se alimentaban en áreas más pelágicas y consumían mayor cantidad de krill (*Euphausia* sp.), añadiendo cierto grado de segregación en la dieta entre ambas colonias (Masello et al. 2010). Como se mencionó anteriormente, la colonia de pingüino penacho amarillo situada en Bahía Franklin en Isla de los Estados es muy numerosa, albergando aproximadamente unas 130.000 parejas a lo largo de más de 5 km de costa (Raya Rey et al. 2014). De esta manera, una situación similar de segregación como la que se presenta en Islas Malvinas, podría estar ocurriendo.

El comportamiento de aprovisionamiento en machos y hembras de pingüino penacho amarillo en Isla de los Estados ha sido estudiado en términos de cantidad de alimento (utilizando contenidos estomacales) y duración de viaje de alimentación y tasas de aprovisionamiento de ambos sexos, durante las etapas de cuidado temprano y tardío (Raya Rey et al. 2007b). Sin embargo, los estudios de dieta convencionales contienen información de un sólo viaje de alimentación y pueden estar sesgados por una digestibilidad diferencial de los ítems presa consumidos. En este sentido, el estudio de isótopos estables permite revelar la dieta asimilada durante un periodo de tiempo más extenso, por ejemplo, la sangre en pingüinos integra información de aproximadamente 20 días debido a su tasa de recambio (Barquete et al. 2013).

El primer objetivo de este estudio fue conocer si existen diferentes estrategias de alimentación en las hembras de pingüino de penacho amarillo durante la etapa de cuidado temprano de pichones, ya sea en las áreas de alimentación, en el comportamiento de buceo (ej. profundidad a la que se alimentan) o en el tipo de alimento consumido, que permitan reducir la competencia intra-específica en la extensa población situada en Isla de los Estados. Además, se examinó si estas estrategias persisten en el tiempo. Se espera encontrar diferentes estrategias entre individuos, semejante a lo observado en otras colonias de la especie, como por ejemplo aquellas situadas en Islas Malvinas (Masello et al. 2010).

El segundo objetivo fue estudiar el aprovisionamiento parental durante la etapa de cuidado tardío y el grado de segregación o superposición que presentan los individuos adultos (machos y hembras) y sus pichones entre miembros del grupo familiar. Mediante el análisis de isótopos estables se estudió si existe aprovisionamiento parental selectivo, por ejemplo, con presas de mayor calidad (más enriquecidas en proteínas o lípidos) para los pichones que para los adultos mismos. Además, se analizó si los padres se alimentan en diferentes sitios del mar para satisfacer sus necesidades y para conseguir el alimento de sus pichones. Si el aprovisionamiento selectivo ocurre en la especie, se espera encontrar valores de isótopos de $\delta^{15}\text{N}$ diferentes en los pichones que en los padres. Adicionalmente, si el alimento que le proveen al pichón es encontrado en diferentes sitios durante el viaje de alimentación, también se espera encontrar diferencias en las firmas isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ de los pichones y sus padres.

METODOLOGÍA

En este estudio se utilizaron los datos obtenidos de las hembras de pingüino penacho amarillo equipadas con dispositivos GPS-TDlog durante las 3 temporadas de estudio y los datos de supervivencia de sus pichones, que fueron seguidos hasta el comienzo de la etapa de cuidado tardío. El equipamiento de las hembras, la toma de muestras para el análisis de isótopos estables y los datos de supervivencia de sus pichones se describen en el *Capítulo 2 de Metodología general*.

Se analizó si existen diferentes estrategias en el comportamiento de alimentación durante la etapa de cuidado temprano, utilizando sets de datos completos (datos de buceo, seguimiento e isótopos estables) de 24 hembras, para los 3 años de estudio (9 de 2011, 4 de 2012 y 11 de 2013).

El análisis de aprovisionamiento parental y segregación familiar durante el periodo de cuidado tardío, se realizó utilizando datos correspondientes a 12 grupos familiares completos (hembra, macho y pichón), correspondientes al año 2012.

Datos de seguimiento

Se cargaron en un sistema de información geográfico (SIG), los recorridos grabados para cada hembra equipada y se calculó la distancia máxima a la colonia (km). Luego, para determinar las áreas más utilizadas en el mar, se confeccionó una grilla con celda de tamaño 4x4 km (mismo tamaño de celda que el de las imágenes de clorofila a y temperatura superficial del agua), cuya extensión cubría toda el área utilizada por los pingüinos equipados durante los 3 años de estudio (156x188 km) y se calculó el tiempo de

permanencia en cada celda. Para esto, primero se conectaron de forma secuencial con una línea las posiciones (latitud y longitud) del recorrido, obteniendo una única línea para cada viaje de alimentación. Luego, cada una de esas líneas representando el viaje de cada hembra equipada, se superpuso con la grilla obteniendo segmentos del viaje de alimentación en las distintas celdas. Además, se calculó la velocidad entre dos puntos consecutivos del recorrido, para cada viaje de alimentación de cada pingüino y luego la velocidad promedio en cada celda superponiendo el recorrido con la grilla. Finalmente, se calculó el tiempo de permanencia en cada celda como la longitud (m) del segmento contenido en una celda dividido por la velocidad promedio (m/s) en dicha celda. De esta manera, se obtuvo un mapa de los tiempos de permanencia en el mar para cada hembra de pingüino penacho amarillo equipada.

Luego, para obtener las características oceanográficas de las áreas donde las hembras pasan la mayor parte del tiempo en un viaje de alimentación, se superpusieron las celdas obtenidas en el paso anterior con una imagen batimétrica, una imagen de concentración de clorofila a (mg/m^3) y otra de temperatura superficial del agua ($^{\circ}\text{C}$) (ver *Metodología general, Capítulo 2*, para más detalles). Finalmente, se calculó la distancia desde el punto central de cada celda a: la isobata de 200m (máxima profundidad de la plataforma continental) y al frente Subantártico (Orsi et al. 1995), ya que ha sido sugerido con anterioridad que las hembras de pingüino penacho amarillo se alimentan en áreas cercanas a dicho frente (Schiavini y Raya Rey 2004).

Datos de isotopos estables

Las muestras de sangre obtenidas de las hembras durante la etapa de cuidado temprano de pichones fueron tratadas según se detalla en la *Metodología general (Capítulo 2)*.

Además, en el año 2012 se tomaron muestras de sangre de otros individuos al comienzo de la etapa de cuidado tardío, del 27 al 30 de diciembre. Debido a que se quería obtener muestras de todo el grupo familiar, los adultos que fueron encontrados alimentando a sus pichones en la colonia fueron capturados y los pichones marcados con una cinta removible, identificada con un número (fig. 1). Se tomaron las medidas del pico (ancho y alto) para determinar el sexo del adulto y también se los pesó (según se detalla en *Metodología general, Capítulo 2*), y luego se tomó una muestra de sangre de la vena tarsal del adulto (1 capilar; ver *Capítulo 2, Metodología general* para más detalles). Más tarde, cuando el pichón marcado era alimentado por el otro adulto, este fue capturado, se corroboró el sexo tomando las medidas del pico y pesándolo, y si era el adulto complementario se tomó una muestra de sangre del mismo. Una vez que ambos padres

fueron muestreados, entonces se tomó la muestra de sangre del pichón para completar el grupo familiar.

Análisis estadísticos

Para conocer si existen diferentes estrategias en el comportamiento de alimentación en la población de pingüinos penacho amarillo durante la etapa de cuidado temprano, se realizó un análisis de agrupamiento no jerárquico *k-means*, incluyendo parámetros de seguimiento, buceo e isótopos estables que permitieran agrupar aquellos individuos que presentaran comportamientos similares en sus viajes de alimentación. El análisis de agrupamiento *k-means* es un análisis que genera grupos minimizando la suma de cuadrados dentro de los grupos utilizando los valores de las variables que caracterizan a cada unidad o individuo que se quiere agrupar. En esencia, el método encuentra una partición de las observaciones para un número particular de grupos minimizando la suma de cuadrados total dentro de los grupos a lo largo de todas las variables (Everitt y Hothorn 2010). Decidir el número óptimo de grupos es en general difícil y no hay un único método recomendable. Uno de los métodos que se utilizan es realizar un gráfico de la suma de cuadrados dentro de los grupos para cada partición realizada aplicando *k-means*, y observar donde se produce el “codo” en la curva resultante (Everitt y Hothorn 2010). En este trabajo, se utilizó la distancia euclidiana como método para minimizar la suma de cuadrados dentro de los grupos y se estandarizaron los datos previo al análisis, dado que se utilizaron variables con diferentes escalas. Se incluyeron 8 parámetros considerados importantes para detectar diferentes estrategias en el comportamiento de alimentación: profundidad promedio de buceo (m), tiempo en fase de fondo por hora de buceo (min/h), duración del viaje (h), $\delta^{13}\text{C}$ (‰), $\delta^{15}\text{N}$ (‰), batimetría (m), distancia a la isobata de 200m (km) y distancia al frente Subantártico (FSA; km). Para determinar el número de grupos apropiado para el set de datos se realizó el gráfico de la suma de cuadrados dentro vs el número de grupos extraídos y se observó que la curva o “codo” del gráfico ocurría entre el número de agrupamiento (k) 3 y 4. Luego, al analizar los datos de seguimiento, se observó que los viajes de alimentación ocurrían en diferentes direcciones, sugiriendo que las hembras utilizaban diferentes áreas de alimentación. *A priori* se reconocieron al menos 3 sitios recurrentes de alimentación: algunas hembras viajaron al norte cerca de la costa de Tierra del Fuego, otras al sur, en dirección al frente Subantártico, mientras que otras permanecieron en áreas cercanas a las costas de Isla de los Estados. Así, se consideró un agrupamiento $k=3$.

Una vez obtenidos los grupos, se caracterizaron en términos de las variables estudiadas (promedio y DE: desvío estándar) y se realizaron análisis de modelos lineales

(ML) con las variables de buceo, seguimiento e isótopos estables como variables respuesta y el número de grupo y el año como variables explicatorias, para estudiar las diferencias y/o similitudes entre grupos y la variabilidad interanual. Si se obtenían diferencias significativas entre grupos o años, se aplicaron pruebas de pares *a posteriori*, utilizando el paquete *lsmeans* en R, para ver qué grupo o año generaba las diferencias en las variables estudiadas. La batimetría y las distancias a la isobata de 200m y al frente Subantártico no se utilizaron en este análisis dado que los resultados podrían no ser concluyentes (por ejemplo, la distancia a la isobata de 200m puede ser la misma, pero en direcciones opuestas).

Adicionalmente, para conocer la variabilidad en las condiciones ambientales (variables oceanográficas dinámicas) de los distintos años de estudio y las áreas más utilizadas para alimentarse, se evaluó la concentración de clorofila a y temperatura superficial del agua (TSA). Se realizó un análisis de Kruskal-Wallis dado que los datos no se aproximaron a una distribución normal. Primero se realizaron comparaciones entre años utilizando las variables ambientales (clorofila a y TSA) como variables respuesta, y luego se utilizaron esas mismas variables respuestas para analizar dentro de cada año la variabilidad entre grupos.

Los datos de isótopos estables de los grupos familiares se analizaron según el siguiente detalle. En primer lugar, se realizaron pruebas de *t* pareadas entre machos y pichones, hembras y pichones y machos y hembras para comparar los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre miembros del grupo familiar. Además, para evaluar la relación entre los valores isotópicos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los miembros del grupo familiar, se realizaron análisis de regresión lineal entre los valores isotópicos $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de machos, hembras y pichones de pingüino. Finalmente, se realizó un análisis de regresión lineal entre el peso de los pichones y sus valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$, para evaluar la relación entre el peso de los pichones y la dieta consumida.

RESULTADOS

Estrategias de alimentación

El análisis de agrupamiento con $k=3$ presentó un buen ajuste de los datos (suma de cuadrados dentro por grupo: grupo 1= 7,31 $n=4$, grupo 2= 24,82 $n=9$ y grupo 3= 59,18 $n=11$; suma de cuadrados entre/suma de cuadrados total=50,4%). Asimismo, al comparar dicho resultado con el agrupamiento con $k=4$, no se observó una diferencia sustancial en la variabilidad explicada (suma de cuadrados entre/suma de cuadrados total=57,8%), en los

valores promedios obtenidos para las variables en cada grupo, o en la distribución de los pingüinos en el mar, que justificara la incorporación de un grupo más al análisis.

Cuando se mapearon todos los viajes de alimentación en el SIG, se observó que el grupo 1 incluía a las hembras que en sus viajes de alimentación se dirigieron hacia el norte, a la costa de Tierra del Fuego, el grupo 2 incluía a aquellas que utilizaron áreas cercanas a la costa de Isla de los Estados y el grupo 3 a las hembras que se dirigieron al sur, a áreas del talud continental (fig. 2). Los 3 grupos se distinguieron bien por la batimetría de las áreas utilizadas durante los viajes de alimentación: mientras los individuos del grupo 1 permanecieron en aguas dentro de la plataforma continental (<200m), los individuos del grupo 2 utilizaron tanto aguas dentro de la plataforma continental, como aguas ligeramente más profundas alrededor de Isla de los Estados ($\sim 589 \pm 628$ m) y los individuos del grupo 3 se alimentaron en aguas más oceánicas, mayores a 1000 metros de profundidad (fig. 2, tabla 1).

La duración del viaje difirió significativamente entre grupos ($F_{2,19}=8,99$ $p=0,002$), siendo el grupo 2 el que presentó los viajes más cortos comparado con los grupos 1 y 3, ambos con duraciones similares (tabla 1). La profundidad promedio de buceo fue significativamente mayor para el grupo 3 comparado con los grupos 1 y 2 ($F_{2,19}=4,05$ $p=0,0002$; tabla 1). El tiempo en fase de fondo por hora de viaje fue significativamente diferente entre grupos ($F_{2,19}=7,45$ $p=0,004$), y el grupo 3 presentó el mayor tiempo invertido en la fase de fondo comparado con los grupos 1 y 2 (tabla 1). No se obtuvieron diferencias significativas entre años para ninguna de las variables antes mencionadas.

Los isótopos estables de carbono presentaron valores similares entre los tres grupos ($F_{2,19}=2,31$ $p=0,13$), menores a -20, empobrecidos en ^{13}C (fig. 3, tabla 1). Los valores de isótopos estables de nitrógeno fueron significativamente mayores para el grupo 1 comparado con los grupos 2 y 3 ($F_{2,19}=11,92$ $p=0,0004$; fig. 3; tabla 1), y también difirieron entre años ($F_{2,19}=4,82$ $p=0,02$) presentando los valores más bajos en el año 2013 comparados con 2011 y 2012 (valores promedio: $9,5 \pm 0,5$ 2011, $9,4 \pm 0,4$ 2012, $8,6 \pm 0,6$ 2013).

Los valores de concentración de clorofila a (mg/m^3) fueron significativamente mayores para las áreas exploradas por las hembras en 2013 en comparación con las áreas exploradas en 2011 y 2012 (Kruskal-Wallis: $H=9,49$ $p=0,009$; tabla 2). Luego, dentro del año 2011, la concentración de clorofila a fue mayor en las áreas utilizadas por el grupo 3 que las del grupo 1 (Kruskal-Wallis: $H=12,15$ $p=0,0005$; tabla 2); dentro del año 2012 la concentración de clorofila a resultó mayor para las áreas utilizadas por el grupo 2 comparado con el grupo 3 (Kruskal-Wallis: $H=6,57$ $p=0,01$; tabla 2); y finalmente, dentro

del año 2013 la concentración de clorofila a fue mayor en las áreas utilizadas por los grupos 1 y 2 comparado con el 3 (Kruskal-Wallis: $H=46,80$ $p<0,0001$; tabla 2).

Por otra parte, la TSA difirió significativamente en los tres años de estudio, siendo mayor el valor promedio en el año 2011, seguido por el año 2012, mientras que el año 2013 presentó los valores más bajos (Kruskal-Wallis: $H=70,39$ $p<0,0001$; tabla 2). Dentro de los años de estudio se observó que en el año 2011 el grupo 1 presentó un mayor valor promedio de TSA comparado con el grupo 3 (Kruskal-Wallis: $H=15,55$ $p=0,0001$; tabla 2); en el año 2012 no hubieron diferencias en TSA entre los grupos 2 y 3 (Kruskal-Wallis: $H=6,96$ $p=0,99$; tabla 2); y finalmente, en el año 2013 los tres grupos difirieron significativamente, siendo el grupo 1 el que presentó mayor valor promedio de TSA comparado con el grupo 2, que presentó valores intermedios y el grupo 3 los valores más bajos de TSA (Kruskal-Wallis: $H=54,88$ $p<0,0001$; tabla 2).

Finalmente, se observó que la supervivencia de los pichones de las hembras equipadas con dispositivos GPS-TDlog fue similar en los distintos años de estudio y entre los grupos (tabla 3).

Aprovisionamiento parental

Se encontraron diferencias significativas en los valores isotópicos de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) de los pichones comparados tanto con hembras como con machos (tabla 4), demostrando diferencias en el nivel trófico de padres y pichones (fig. 3; tabla 5). También se encontraron diferencias significativas al comparar los valores isotópicos de nitrógeno entre hembras y machos (fig. 4, tabla 4). Las comparaciones realizadas para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre los miembros del grupo familiar resultaron no significativas en todos los casos (fig. 4, tabla 4).

Las regresiones lineales solo mostraron una relación significativa y positiva entre los valores isotópicos de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) de las hembras y sus pichones (fig. 5, tabla 6). La relación entre los valores isotópicos de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) de machos y sus pichones resultó marginal (fig. 5, tabla 6). No fueron significativas las relaciones para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de hembras comparadas con machos o pichones (tabla 6). La relación entre el peso de los pichones y sus valores de $\delta^{15}\text{N}$ no fue significativa (tabla 6).

DISCUSIÓN

Estrategias de alimentación

Las hembras de pingüino penacho amarillo que anidan en Isla de los Estados mostraron una marcada segregación intra-específica en el espacio (ej. áreas de alimentación) durante la etapa de cuidado temprano, que se mantuvo en los 3 años de estudio. Dicha segregación evidenció 3 estrategias entre las hembras, relacionadas con la duración de los viajes de alimentación, las áreas del mar utilizadas y su batimetría y las profundidades de buceo.

La duración de los viajes de alimentación generalmente está correlacionada con la máxima distancia alcanzada a la colonia (Kokubun et al. 2009), razón por la cual sólo se utilizó una de estas variables en el análisis. De esta manera, se puede inferir que tanto las hembras del grupo 1 como las del grupo 3 se alejaron considerablemente de la colonia en busca del alimento ($36,3 \pm 21,3$ km grupo 1, $40,3 \pm 14,0$ km grupo 3), aunque en direcciones opuestas, mientras que las hembras del grupo 2 se alimentaron cerca de la colonia ($16,8 \pm 7,8$ km). Cuanto más lejos viajan los pingüinos adultos en busca del alimento, más tiempo tardan en volver al nido para alimentar a los pichones, pudiendo esto afectar el éxito reproductivo (Boersma y Rebstock 2009). En este estudio la supervivencia de los pichones de las hembras equipadas fue similar para los distintos grupos, pudiendo inferirse que, al menos durante la etapa de cuidado temprano, no habría un efecto de la longitud del viaje en términos de tiempo y distancia a la colonia. Igualmente, en una colonia de pingüino penacho amarillo de Islas Malvinas, la distancia a la colonia alcanzada por los individuos en sus viajes de alimentación no afectó ni la tasa de crecimiento ni la supervivencia de los pichones, en dos años de estudio durante las etapas de cuidado temprano y tardío (Dehnhard et al. 2016).

Por otra parte, las hembras de pingüino penacho amarillo en este estudio no sólo presentaron diferencias en las áreas de alimentación utilizadas (eje horizontal), sino también en la profundidad de la columna de agua utilizada (eje vertical). Si bien los buceos realizados por estas fueron siempre pelágicos, en concordancia a lo informado para la especie en estudios previos (Schiavini y Raya Rey 2004), las distintas áreas de alimentación presentaron diferencias en la profundidad de la columna de agua utilizada. Es posible, por un lado, que las presas favoritas de esta especie, presenten una distribución diferente en la columna de agua según el área, dentro de la zona de estudio. Otra alternativa es que en cada área las hembras estén alimentándose de diferentes presas que encuentran a diferentes profundidades en la columna de agua, aunque diferentes presas

implica diferencias en la tasa de captura de las mismas y por ende se esperarían diferencias en otros parámetros de buceo como tasa de ondulación o tiempo en fase de fondo.

Así, las hembras que bucearon más profundo también permanecieron en la fase de fondo por más tiempo (grupo 3), como sugieren Wilson et al. (1996) en otras especies de pingüinos. La duración en fase de fondo es una medida de esfuerzo de alimentación, y en este caso indica que los individuos del grupo 3 permanecen más tiempo en la búsqueda o captura del alimento una vez que han alcanzado una determinada profundidad. Según Bost et al. (2008), los pingüinos persisten por mayor tiempo en la fase de fondo cuando el éxito de captura es alto. Entonces, las hembras del grupo 3 podrían estar alimentándose con éxito de presas diferentes o similares al resto de los grupos, aunque a mayores profundidades.

Se detectaron pequeñas diferencias en el nivel trófico entre grupos de hembras durante la etapa de cuidado temprano. Estas diferencias, estuvieron asociadas a las distintas estrategias de los viajes de alimentación, y a diferencias entre los años de estudio. Se podría inferir que hay una asociación entre las áreas de alimentación y la posibilidad de hallar diferentes tipos de presas, por ejemplo, los mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$ en el grupo 1 podrían asociarse a una mayor posibilidad de encontrar peces en el área al norte de la zona de estudio, dado que este tipo de presa suele presentar valores de isótopos estables de nitrógeno mayores que los calamares, seguido de los crustáceos, generalmente presentando los menores valores. Los pichones de pingüino de penacho amarillo de Islas Malvinas mostraron valores isotópicos variables, siendo más altos los valores de $\delta^{15}\text{N}$ asociados a un mayor consumo de peces y calamares, y valores más bajos de $\delta^{15}\text{N}$ asociados a un mayor consumo de eufáusidos (Dehnhard et al. 2016). En Isla de los Estados podría estar ocurriendo la misma situación (diversidad en la dieta), dado que trabajos previos dan cuenta de una composición de presas similar en la dieta de la especie en ambas localidades (Pütz et al. 2001; Raya Rey y Schiavini 2005). La dieta del pingüino penacho amarillo en Isla de los Estados está compuesta por una mezcla de crustáceos, peces y calamares, dependiendo de la disponibilidad de los tipos de presas en el área, lo cual indica un comportamiento de alimentación de tipo oportunista (Raya Rey y Schiavini 2005; Raya Rey et al. 2007b). Si bien existe escasa información sobre la distribución y abundancia de las presas consumidas por los pingüinos en el área, se sabe que los juveniles y adultos de sardina fueguina (*Sprattus fueguensis*) se distribuyen y desovan en áreas costeras al sur de los 52° (Sánchez et al. 1995; Hansen 1999), que la langostilla (*Munida gregaria*) ha mostrado una gran expansión en los últimos años, ocurriendo en una alta abundancia en el área (Diez et al. 2016), y que se ha encontrado una alta densidad de

anfípodos (*Themisto gaudichaudii*), asociado a las grandes abundancias de zooplancton en el mar austral (Padovani et al. 2012; Padovani et al. 2015). Estos datos resaltan la gran disponibilidad de presas en el área, aunque se desconoce la abundancia en la que estas ocurren en las distintas áreas que se distribuyen los pingüinos para alimentarse. De esta manera, para poder realizar deducciones más precisas, sería importante contar con más información sobre la disponibilidad y abundancia de las presas en el área de estudio, como así también de sus valores isotópicos.

En relación a las áreas de alimentación, no se encontraron diferencias en los valores $\delta^{13}\text{C}$ entre los grupos de hembras estudiados. Estos valores fueron siempre muy negativos o empobrecidos en ^{13}C , asociados a la utilización de ambientes pelágicos y oceánicos. Dos escenarios podrían ocurrir referido a estos resultados. Dado que la sangre completa tiene una tasa de recambio de aproximadamente 20 días (Barquete et al. 2013), considerando las fechas en que se comenzaron a tomar muestras en todos los años de estudio, podría ocurrir que los valores isotópicos de algunas de las hembras contemple la última fase de la etapa de incubación junto con la etapa de cuidado temprano (en los tres años de estudio por igual). Se sabe que las hembras de pingüino penacho amarillo que anidan en Isla de los Estados durante los viajes de incubación se dirigen hacia el sur y hacia el este de la Isla alcanzando áreas oceánicas cercanas al frente polar y el Banco Burwood - Área Protegida Marina Namúncura, respectivamente (Pütz et al. 2006b), que por ser áreas oceánicas, posiblemente estén empobrecidas en ^{13}C . Por otra parte, también podría ocurrir que las hembras de pingüino penacho amarillo alternen entre viajes largos y cortos y/o entre áreas al norte o al sur y áreas cercanas a la colonia. De esta manera, los valores de isótopos de carbono representarían una mezcla de los isótopos de las distintas áreas escogidas para alimentarse. Esta estrategia de alternancia de longitud de viaje y áreas de alimentación (viajes largos y cortos) se ha registrado en otras especies de aves marinas, ej. Procellariiformes (Chaurand y Weimerskirch 1994; Weimerskirch et al. 1997). Durante este estudio, sólo en dos oportunidades se obtuvieron dos viajes consecutivos en dos hembras de pingüino penacho amarillo. En ambos casos, consistieron en un primer viaje donde los individuos se dirigieron hacia el norte, en áreas cercanas a la costa de Tierra del Fuego, y un segundo viaje más corto, cercano a la colonia. Si bien dos viajes no son representativos del comportamiento de una población, deja planteada la pregunta acerca de la existencia de una estrategia de alternancia de viajes en la especie.

Si se observa en detalle la composición de los grupos obtenidos en este estudio, en el año 2011 ninguna hembra perteneció al grupo 2 (cerca a la colonia) y en el año 2013 la mayoría conformaron el grupo 2. Del año 2012 se excluyeron del análisis de agrupamiento algunas de las hembras equipadas (5), dado que no se recuperaron sus

datos de buceo. Sin embargo, inferidos a partir de los datos de posición, duración de viaje de alimentación y distancia máxima a la colonia, dichos viajes se podrían asociar a los grupos 1 y 2, siendo el año 2012 el único que incluyó las 3 estrategias. Esto muestra un desbalance en los grupos y entre años. Las diferencias observadas en la distribución de individuos de cada año de estudio en los distintos grupos, podrían reflejar la variabilidad de las condiciones ambientales en el área de estudio. El año 2013 mostró mayores valores de concentración de clorofila a y menor TSA en comparación con los otros años. Es posible que las condiciones ambientales ese año hayan favorecido la distribución de presas en áreas cercanas a la colonia, de manera tal que una mayor proporción de hembras no necesitaron alejarse de la colonia para encontrar alimento. Además, los isótopos de nitrógeno de las hembras en el año 2013 mostraron valores menores comparado con los otros dos años, posiblemente indicando un mayor consumo de presas zooplanctónicas. Recientemente, se observó en pingüinos penacho amarillo anidando en Islas Malvinas que los pingüinos ajustan su comportamiento de alimentación a la distribución y/o disponibilidad de las presas en el área, y la asociación con variables ambientales como la distribución de la clorofila en el mar no ocurre de manera lineal (Dehnhard et al. 2016).

Aprovisionamiento parental y segregación familiar

Los resultados de aprovisionamiento parental confirmaron la hipótesis de aprovisionamiento selectivo en pichones de pingüino penacho amarillo. Estos sugieren, por un lado, que ambos padres alimentan a sus pichones con presas de mayor calidad que la que consumen para ellos mismos (inferido a partir de los valores de $\delta^{15}\text{N}$). Y por otra parte, que las hembras que se alimentan en altos niveles tróficos, alimentan a sus pichones con presas de alto nivel trófico también (relación positiva entre la dieta de los pichones y la dieta de sus madres), y aunque los machos aprovisionan a los pichones con presas de mayor nivel trófico, no hubo relación con la dieta que consumen para sí mismos (podrían alimentarse en altos o bajos niveles tróficos para sí mismos). Además, machos y hembras presentaron también ligeras diferencias en el nivel trófico durante cuidado tardío ($<\delta^{15}\text{N}$ en machos). Finalmente, las áreas que los padres utilizaron para auto-aprovisionamiento y para aprovisionamiento de sus pichones (inferidas a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$) resultaron similares para todos los miembros del grupo familiar.

Un estudio previo sobre aprovisionamiento parental en la especie, en la misma área de estudio, encontró que durante la etapa de cuidado tardío, la tasa de aprovisionamiento parental de hembras y machos fue similar, y la dieta difirió ligeramente entre sexos (Raya Rey et al. 2007b). Además, se sugiere que la alimentación por parte de las hembras es esencial para la supervivencia de los pichones y que los machos contribuyen a mejorar el

peso de emancipación de los pichones (Barlow y Croxall 2002; Raya Rey et al. 2007b). De esta manera, los resultados de este estudio refuerzan lo hallado previamente en estudios de dieta convencional, y dado que la dieta de los pichones es más similar a la de hembras, fortalece la idea que el aprovisionamiento durante la etapa de cuidado temprano sería clave para la supervivencia de los pichones (Barlow y Croxall 2002; Raya Rey et al. 2007b).

Sin embargo, los resultados obtenidos en este trabajo difieren de estudios realizados en una especie emparentada, el pingüino penacho amarillo del norte (*Eudyptes moseleyi*), en el cual los pichones presentaron valores más bajos de nitrógeno que los padres, sugiriendo que estos priorizan su supervivencia en lugar de la de los pichones (Booth y McQuaid 2013). Adicionalmente, en dicho trabajo encontraron diferencias en los valores isotópicos de carbono de pichones y padres, sugiriendo también la utilización de áreas más oceánicas para alimentar a los pichones y áreas que transitan durante la primera fase del viaje para auto-aprovisionamiento (Booth y McQuaid 2013). Otros estudios de aprovisionamiento parental en pingüinos acuerdan en la utilización diferencial de las áreas de alimentación para auto-aprovisionamiento y de aprovisionamiento de los pichones, aunque concuerdan con este estudio en que los padres alimentan a los pichones con presas de mayor nivel trófico que con las que se alimentan ellos, observado a partir de los valores isotópicos de nitrógeno (Forero et al. 2002b; Browne et al. 2011). Estos últimos trabajos coinciden en que el aprovisionamiento selectivo solo puede ocurrir si los padres separan los momentos de alimentación, por ejemplo que se alimenten para ellos mismos durante el recorrido hacia el sitio de alimentación y para los pichones al regreso (Forero et al. 2002a; Browne et al. 2011). Es posible que no se hayan detectado diferencias de carbono en las distancias recorridas en los viajes de alimentación por los pingüinos, en el área de estudio.

Finalmente, la ausencia de relación entre el peso de los pichones y sus valores isotópicos de nitrógeno, comprueban que esta última refleja efectivamente la variabilidad en los ítems presa consumidos (ej. Bearhop et al. 2002). Este resultado concuerda con lo obtenido para los pichones de pingüino penacho amarillo de Islas Malvinas, demostrando que presas de mayor nivel trófico no necesariamente se traducen en presas de mayor calidad (Dehnhard et al. 2016).

Estos descubrimientos tienen un significado muy amplio ya que las tasas de aprovisionamiento y la calidad de la comida consumida por los pichones está estrechamente relacionada con su crecimiento y supervivencia.

Figura 1. Pichones de pingüino penacho amarillo marcados con cintas numeradas removibles.



Figura 2. Distribución en el mar de los 3 grupos de hembras de pingüino penacho amarillo obtenidos del análisis de agrupamiento. Se observan con círculos negros, los recorridos efectuados por cada una de las hembras que conforman los grupos y en rojo se resaltan las celdas donde permanecieron la mayor cantidad de tiempo durante el viaje de alimentación.

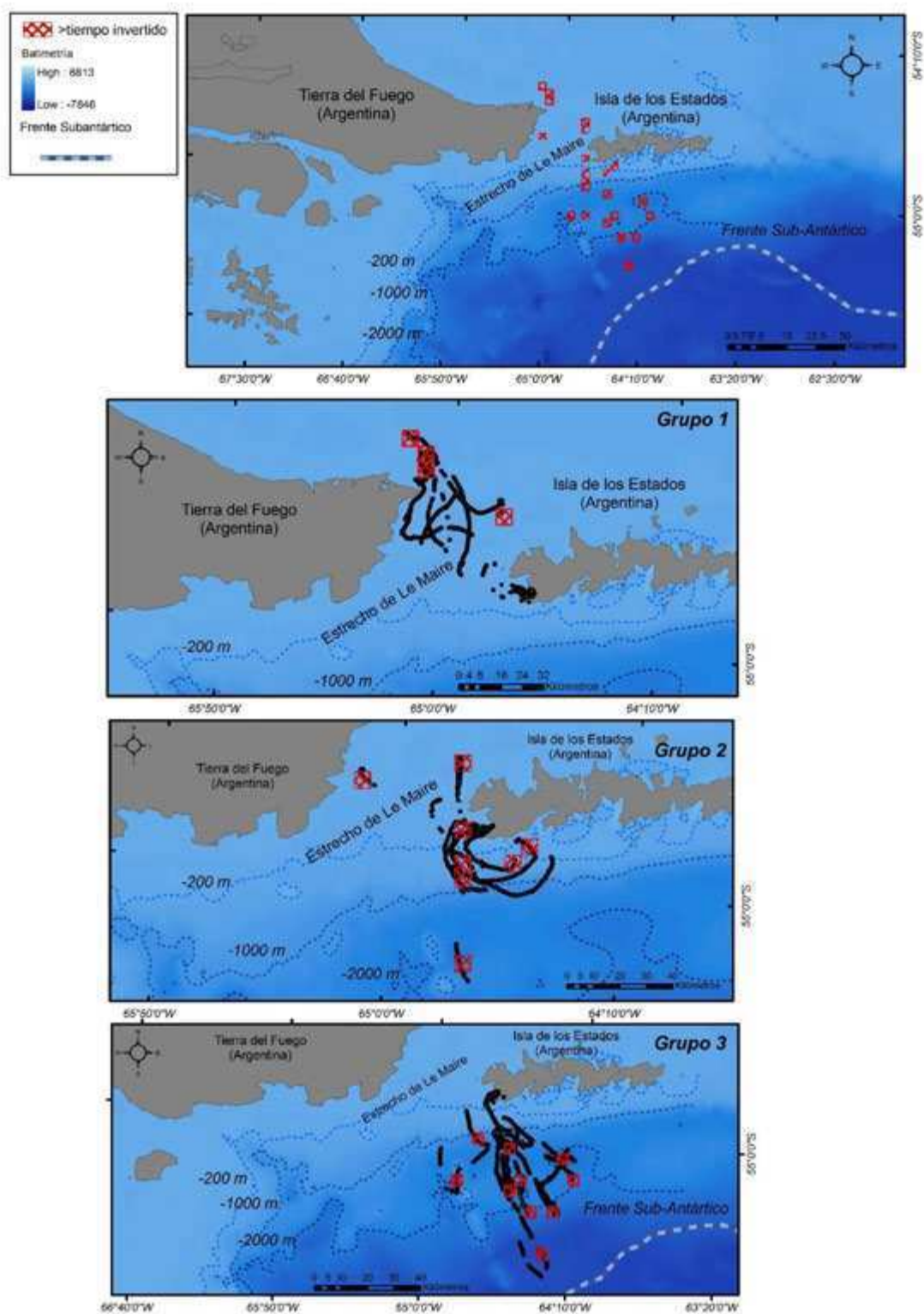


Figura 3. Bi-plot de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en sangre para las hembras de pingüino penacho amarillo, según los grupos obtenidos a partir del análisis de agrupamiento. Los rombos verdes corresponden a las hembras del grupo 1, las cruces amarillas representan las hembras del grupo 2 y los triángulos invertidos lilas a las hembras del grupo 3. Se representa con igual símbolo y color y con borde negro, los valores promedio (DE: desvío estándar) para cada grupo.

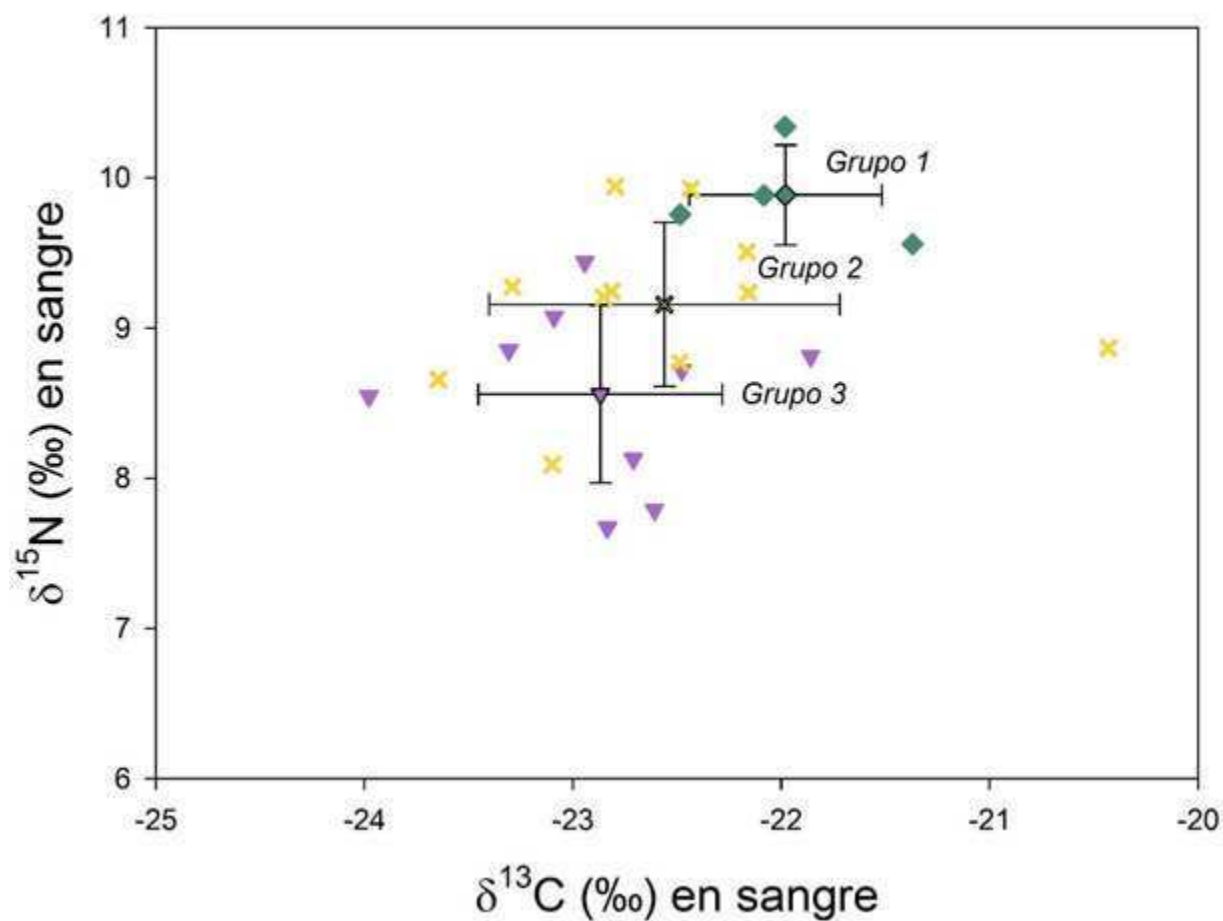


Figura 4. *Bi-plot* de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de sangre de hembras, machos y pichones de pingüino penacho amarillo durante la etapa de cuidado tardío. Los círculos grises representan los pichones, los triángulos invertidos verdes las hembras y los cuadrados celestes los machos. Con iguales formas y colores y reborde negro se representan los valores promedio (DE: desvío estándar).

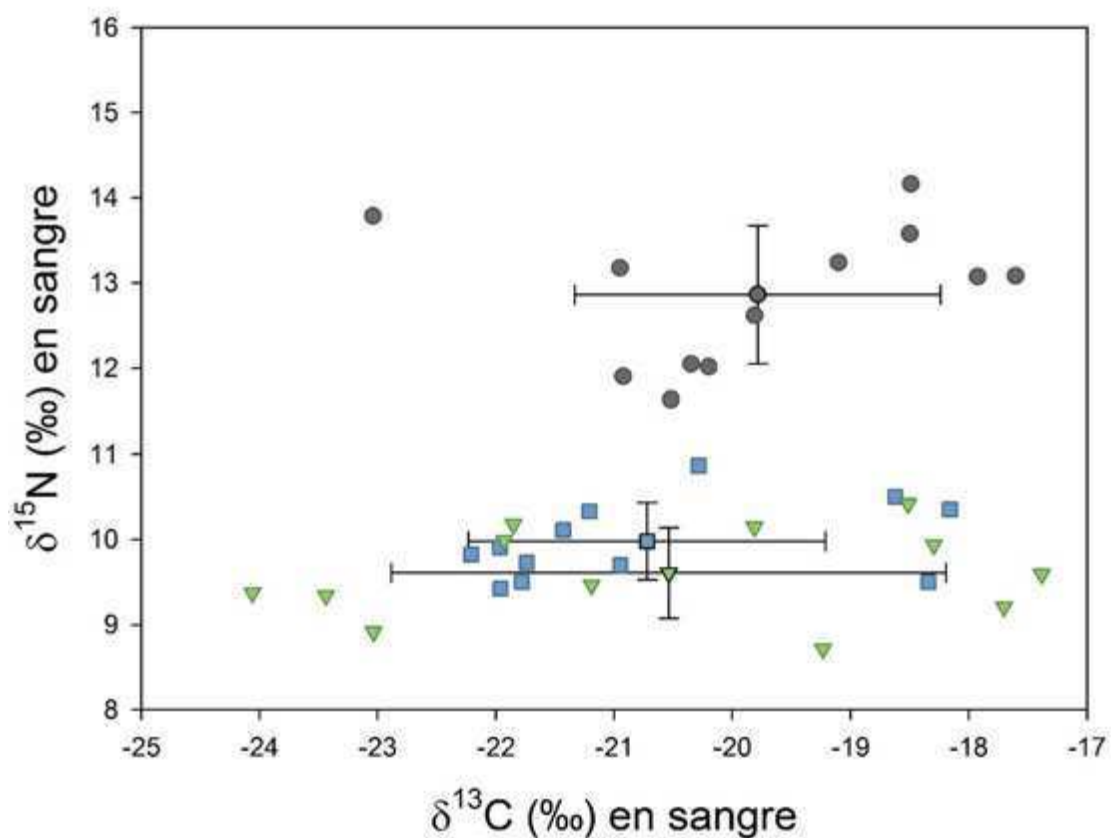


Figura 5. Regresiones lineales entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de sangre de pichones y hembras y pichones y machos de pingüino penacho amarillo en la etapa de cuidado tardío (2012). Se presentan los valores de R^2 para cada recta.

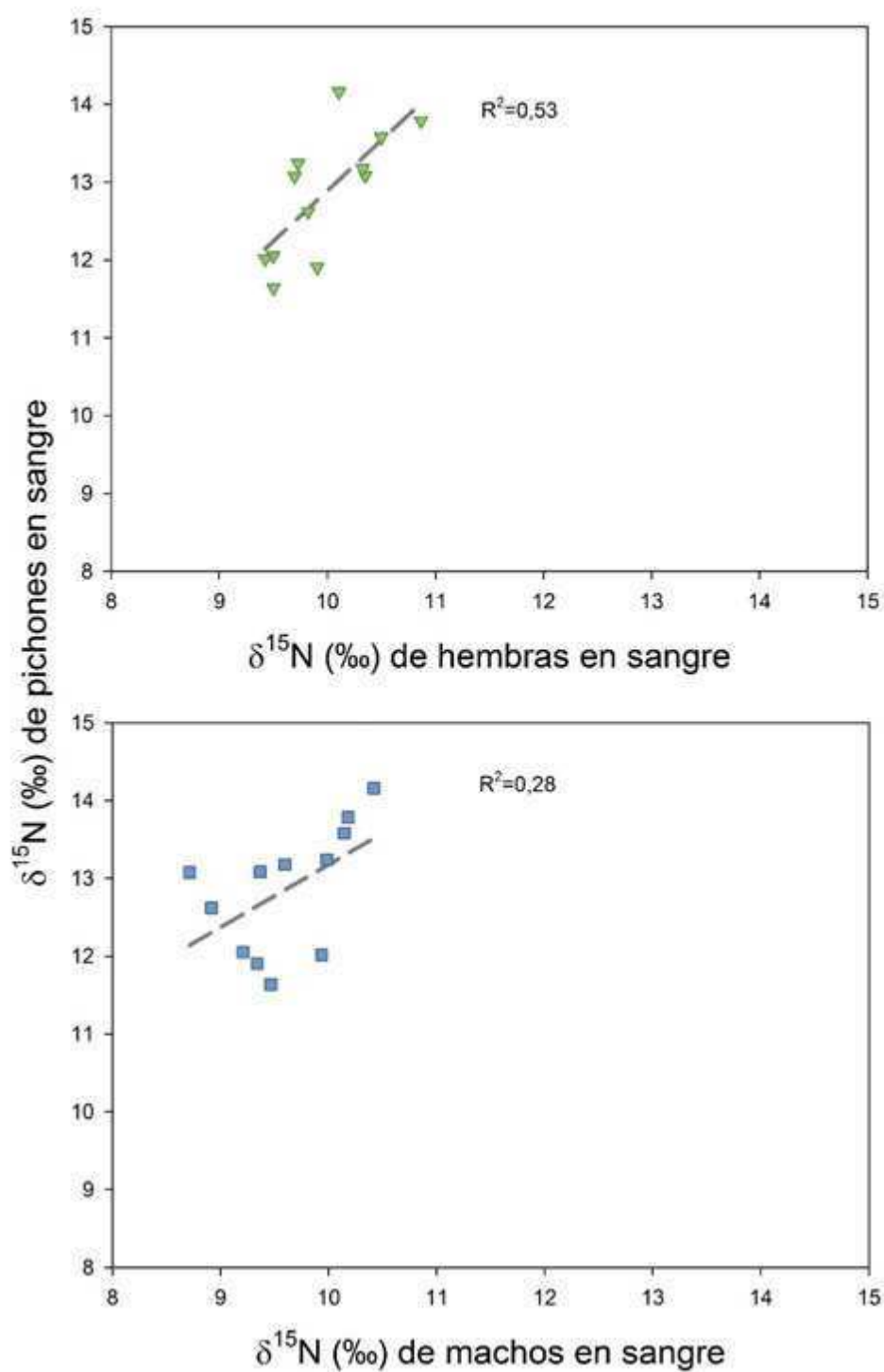


Tabla 1. Caracterización de los grupos de hembras de pingüino penacho amarillo obtenidos del análisis de agrupamiento *k-means* según los parámetros de buceo, seguimiento e isotopos estables. Para cada grupo se informa el número de individuos que lo conforman (*n*) y el valor promedio (DE: desvío estándar) para cada uno de los parámetro utilizados en el análisis de agrupamiento. Letras diferentes implican diferencias significativas luego de comparación post-hoc con la prueba de *Tukey HSD* ($\alpha=0.05$).

	Grupo 1 (4)			Grupo 2 (9)			Grupo 3 (11)		
	Promedio (DE)	Min	Máy.	Promedio (DE)	Mín.	Máy.	Promedio (DE)	Mín.	Máy.
<i>Batimetría (m)</i>	-99 (4)	-103	-93	-589 (628)	-2007	-92	-2209 (631)	-3764	-1549
<i>Distancia a la isobata de 200m (km)</i>	32 (7)	4	24	10 (9)	2	27	28 (12)	11	53
<i>Distancia al Frente Subantártico (km)</i>	114 (13)	96	126	76 (15)	54	104	43 (15)	18	68
<i>Duración del viaje (h)</i>	22.1 (8.8) ^b	12.5	32.3	10.8 (2.8) ^a	6.8	14.2	24.0 (9.2) ^b	12.8	42.5
<i>Profundidad de buceo promedio (m)</i>	10.6 (2.3) ^a	7.6	13.0	11.3 (3.7) ^a	6.9	19.1	21.3 (6.2) ^b	10.0	30.6
<i>Tiempo en fase de fondo por hora de viaje (min/h)</i>	7.6 (1.5) ^a	6.3	9.5	9.1 (1.5) ^a	6.2	11.1	11.5 (2.3) ^b	7.5	15.7
$\delta^{13}C$ (‰)	-22.0 (0.5) ^a	-22.5	-21.4	-22.9 (0.6) ^a	-24.0	-21.9	-22.6 (0.8) ^a	-23.6	-20.4
$\delta^{15}N$ (‰)	9.9 (0.3) ^b	9.6	10.3	8.6 (0.6) ^a	7.7	9.4	9.2 (0.5) ^a	8.1	9.9

Tabla 2. Caracterización de las áreas donde las hembras de pingüino penacho amarillo permanecieron mayor cantidad de tiempo en términos de clorofila a (Chl a) y temperatura superficial del agua (TSA). Se indican los valores promedio (DE: desvío estándar) de cada parámetro, por año y dentro de año por grupos, y el número de individuos en cada caso. Se muestran los subtotales por año y luego por grupo dentro de cada año.

	Chl a (mg/m ³)	TSA (°C)
<i>2011 (9)</i>	<i>0,6 (0,2)</i>	<i>7,1 (0,9)</i>
grupo 1 (3)	0,6 (0,3)	8 (0)
grupo 3 (6)	0,5 (0,1)	6,7 (0,8)
<i>2012 (4)</i>	<i>0,4 (0,19)</i>	<i>6,5 (0,6)</i>
grupo 2 (1)	0,7	7,0
grupo 3 (3)	0,3 (0,1)	6,3 (0,6)
<i>2013 (11)</i>	<i>0,8 (0,4)</i>	<i>7,1 (0,8)</i>
grupo 1 (1)	0,9	8,0
grupo 2 (8)	0,9 (0,4)	7,3 (0,7)
grupo 3 (2)	0,0 (0,3)	6,0 (0)

Tabla 3. Supervivencia de los pichones de pingüino penacho amarillo, promedio por temporada y por grupos. Se realizó el seguimiento de los nidos de las hembras de pingüino penacho amarillo equipadas hasta el comienzo de la etapa de cuidado tardío, durante las tres temporadas de estudio. Luego, se calculó la supervivencia de los pichones en cada año y grupo.

	Pichones/nido
<i>2011 (9)</i>	<i>1,11 (0,33)</i>
grupo 1 (3)	1,00 (0,0)
grupo 3 (6)	1,17 (0,41)
<i>2012 (4)</i>	<i>0,78 (0,44)</i>
grupo 2 (1)	1,0
grupo 3 (3)	0,67 (0,58)
<i>2013 (11)</i>	<i>0,89 (0,33)</i>
grupo 1 (1)	0
grupo 2 (8)	1,0 (0,0)
grupo 3 (2)	1,0 (0,0)

Tabla 4. Resultados de las comparaciones realizadas con la prueba de t pareada de los valores de isotopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ entre machos, hembras y pichones de pingüino penacho amarillo dentro del grupo familiar, durante el periodo de cuidado tardío (2012). Se resaltan en negrita las pruebas que resultaron significativas ($p < 0,05$)

<i>Comparación</i>	<i>t</i>	<i>p-valor</i>	<i>Promedio de la diferencia</i>
$\delta^{15}\text{N}$			
pichón. vs hembra	17,11	< 0,0001	2,89
pichón vs macho	15,97	< 0,0001	3,27
hembra vs macho	2,43	0,03	0,38
$\delta^{13}\text{C}$			
pichón vs hembra	1,73	0,11	0,93
pichón vs macho	0,91	0,38	0,75
hembra vs macho	-0,20	0,84	-0,18

Tabla 5. Valores promedio (DE: desvío estándar) de los isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ y sus rangos para los integrantes del grupo familiar de pingüino penacho amarillo, durante el periodo de cuidado tardío (2012).

	$\delta^{15}\text{N}$		$\delta^{13}\text{C}$	
	<i>promedio \pm DE</i>	<i>rango</i>	<i>promedio \pm DE</i>	<i>rango</i>
Machos	9,6 (0,5)	8,7 - 10,4	-20,5 (2,3)	-17,4 - -24,1
Hembras	10,0 (0,5)	9,4 - 10,9	-20,7 (1,5)	-18,2 - -22,2
Pichones	12,9 (0,8)	11,6 - 14,2	-19,8 (1,5)	-17,6 - -23,0

Tabla 6. Regresiones lineales entre los valores de isotopos estables de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de machos y hembras y pichones de pingüino penacho amarillo durante el periodo de cuidado tardío (2012), y también entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de pichones y su peso. Se describen los resultados para cada regresión, el valor del estadístico F , el valor de significancia p y el R^2 estimado.

	$F_{1,10}$	p -valor	R^2
$\delta^{15}\text{N}$			
hembras – pichones	10,77	0,008	0,52
machos – pichones	3,78	0,08	0,27
machos– hembras	2,3	0,16	0,19
pichones – peso pichones (gr)	3,38	0,10	0,25
$\delta^{13}\text{C}$			
hembras – pichones	0,68	0,43	0,06
machos – pichones	0,01	0,94	0,001
machos– hembras	0,70	0,42	0,07

CAPÍTULO 5

Segregación de nichos inter- e intra-específica durante la etapa de cuidado temprano de pichones en dos especies de pingüinos simpátricas

Rosciano NG, MJ Polito y A Raya Rey. Do penguins share? Evidence of foraging niche segregation between but not within two sympatric, central-place foragers (2016) Marine Ecology Progress Series 548: 249-262. DOI: 10.3354/meps11689.

INTRODUCCIÓN

El nicho ecológico se define como el rol funcional de un organismo en su comunidad, focalizando especialmente en las relaciones tróficas con otras especies (Elton 1927). Hutchinson (1957) agregó a este concepto la idea de la amplitud de nicho, definido como la totalidad de los recursos que puede explotar un organismo, que en la práctica es usualmente menos amplio que el potencial que tienen los organismos para explotarlo debido a la presencia de competidores. De esta manera, un aspecto central en los estudios sobre la teoría ecológica de nichos es evaluar la cantidad de recursos compartidos (ej. solapamiento de nichos) entre y dentro de especies. Esto es porque el principio de exclusión competitiva predice que las especies similares no pueden co-existir en el largo plazo en ausencia de diferencias ecológicas (Lewis et al. 2001). De este modo, las especies simpátricas generalmente desarrollan características morfológicas y/o de comportamiento que les permiten diferenciarse a través de uno o más ejes ecológicos (Hutchinson 1957). Dado que la competencia intra-específica puede ser mayor que la competencia entre congéneres, la segregación de nichos puede ocurrir también entre conspecíficos (Begon et al. 2006).

Las aves marinas son usualmente utilizadas como organismos modelos para estudiar segregación de nichos intra- e inter-específica (ej. Lewis et al. 2001; Polito et al. 2015). Durante la etapa reproductiva estas especies actúan como predadores de punto central dado que están confinados a explotar recursos en las proximidades de las colonias (Costa 1991; Grémillet et al. 2004). Como la mayoría de las aves marinas anidan en

grandes agregaciones, generalmente mixtas (más de una especie en el mismo sitio), y se alimentan en ambientes con recursos limitados temporal y espacialmente, la potencial competencia por el alimento entre y dentro de las especies es grande a menos que ocurra la segregación de nichos. La utilización de diferentes recursos alimenticios, explotación de distintos hábitats de alimentación, áreas o profundidades, permiten la segregación de nichos de alimentación y reducen la competencia inter- e intra-específica durante la etapa reproductiva (Croxall y Prince 1980; Lewis et al. 2001; Raya Rey et al. 2013; Quillfeldt et al. 2015). Aún más, mientras los modelos ecológicos predicen el potencial de partición absoluta (Cairns 1989), los estudios empíricos destacan que solo ocurre segregación parcial entre y dentro de las especies, posiblemente debido a la variabilidad en la abundancia de recursos alimenticios disponibles (Sapoznikow y Quintana 2003; Wilson 2010; Ratcliffe et al. 2014), como también segregación dentro de especies, ya sea ontogenética o por edades (Forero et al. 2002a; Pelletier et al. 2014).

Los análisis de isotopos estables son una herramienta ampliamente utilizada, que provee información sobre la ecología trófica y evalúa los patrones de uso de hábitat por los organismos (Hobson 2005; Newsome et al. 2012). En ecosistemas marinos, los isotopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) reflejan la fuente primaria de carbono dentro de una cadena trófica y permiten conocer los ambientes marinos utilizados por los consumidores (costero/bentónico vs. mar adentro/ pelágico; Cherel y Hobson 2007). Los isotopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) reflejan la posición trófica del consumidor debido a un enriquecimiento gradual o escalonado en ^{15}N entre niveles tróficos (Minagawa y Wada 1984). Cuando se presentan como un *bi-plot*, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ pueden definir el *nicho isotópico* de un animal (Newsome et al. 2007). La aproximación de nichos isotópicos provee de información cuantitativa del uso de los recursos y del hábitat, parámetros que pueden ser utilizados como representación para definir el nicho ecológico de individuos, poblaciones y/o especies (Hutchinson 1957). Se pueden obtener una amplia variedad de métricas de los nichos isotópicos de una población, como su área total, ancho, posición, que permiten comparar solapamiento y segregación de nichos dentro y entre especies en los miembros de una comunidad (Turner et al. 2010; Jackson et al. 2011; Layman et al. 2012).

Complementariamente a los análisis de isotopos estables, el seguimiento directo de los individuos permite conocer el movimiento de las aves a lo largo del tiempo y el espacio para identificar patrones de segregación de nichos temporal y espacial entre y dentro de especies (Ratcliffe et al. 2014). Adicionalmente, los dispositivos que pueden simultáneamente registrar localización y perfiles de buceo proveen el potencial de reconstruir los movimientos horizontales y verticales de las aves buceadoras (Masello et al.

2010; Raya Rey et al. 2012b). Combinar el seguimiento directo con análisis de isótopos estables permite simultáneamente examinar la utilización de los recursos y las áreas de alimentación para cuantificar la partición de nichos en aves marinas (Masello et al. 2010; Hinke et al. 2015). Por ejemplo, aunque algunas especies de aves marinas buceadoras pueden alimentarse en las mismas áreas, el uso preferencial de diferentes profundidades en la columna de agua permite reducir la competencia y explicar cómo las especies coexisten utilizando los mismos recursos (Wilson 2010).

En este contexto, el objetivo de este capítulo fue examinar los patrones de segregación de nichos de alimentación inter- e intra-específicos en dos especies de pingüinos que anidan en Isla de los Estados. Estas dos especies anidan en simpatria y son predadores de punto central durante toda la etapa reproductiva del ciclo anual. La etapa de cuidado temprano inicia a fines de noviembre, cuando los huevos comienzan a eclosionar y se vuelve crítico para los padres alimentarlos de manera frecuente (Warham 1975; Boersma et al. 1990). Mientras varios estudios han estudiado la ecología de alimentación de ambas especies por separado (Schiavini y Raya Rey 2004; Wilson et al. 2005; Ciancio et al. 2015), los pocos que han examinado sus respectivos nichos de alimentación en simpatria, están focalizados en una sola área geográfica (ej. Islas Malvinas; Pütz et al. 2001; Weiss et al. 2009; Masello et al. 2010).

De esta manera, se evaluó la partición del nicho de alimentación entre el pingüino penacho amarillo y el pingüino de Magallanes y entre sexos para este último, durante el periodo de cuidado temprano de pichones, a lo largo de tres temporadas, utilizando seguimiento directo y análisis de isótopos estables. Basados en estudios convencionales de dieta de estas especies, predecimos segregación inter-específica en el espacio del nicho isotópico ($\delta^{15}\text{N}$) entre especies debido a las diferencias en el nivel trófico de las presas preferidas (Raya Rey y Schiavini 2005; Scioscia et al. 2014). Además, es probable que estas dos especies presenten un grado de segregación horizontal (áreas de alimentación) o vertical (profundidad de buceo) en sus respectivos nichos de alimentación debido a las diferentes áreas o profundidades donde habitan las presas, los que se pone a prueba utilizando el seguimiento directo de los pingüinos y los isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$; Cherel y Hobson 2007; Masello et al. 2010). Adicionalmente los pingüinos de Magallanes presentan dimorfismo sexual en relación al tamaño corporal, siendo los machos 5 a 15% más grandes que las hembras (*Capítulo 3*), que han sido asociadas a diferencias en la dieta (Forero et al. 2002a) y algunos parámetros de buceo (ej. los machos bucean más profundo y por más tiempo; Walker y Boersma 2003; Raya Rey et al. 2012b) en otras colonias de la especie. Así, se espera encontrar diferencias en los nichos de forrajeo utilizados por los machos y las hembras de pingüinos de Magallanes en Isla de los Estados.

METODOLOGÍA

En este capítulo se utilizaron los datos obtenidos de hembras y machos de pingüino de Magallanes y hembras de pingüino de penacho amarillo equipados con dispositivos GPS-TDlog, y sus respectivas muestras de sangre, tal como se detalla en la *Metodología general (Capítulo 2)*.

En particular, en este estudio se utilizaron los análisis de estimación de la densidad de kernel (ver *Metodología general, Capítulo 2*, para más detalle) para cuantificar las áreas de alimentación utilizadas por cada grupo de pingüinos en cada año. Se estimaron las áreas kernel de 95%, interpretadas como *home range* o áreas de acción de los pingüinos y se realizó la intersección de esas áreas entre grupos especie/sexo para evaluar el porcentaje de solapamiento inter- e intra-específico en cada año de estudio.

Además, se utilizó la variable máxima distancia a la colonia (km) alcanzada para cada individuo equipado (ver *Metodología general, Capítulo 2* para más detalle), para determinar la existencia de diferencias entre los grupos especie/sexo (hembras de pingüino penacho amarillo, machos de pingüino de Magallanes y hembras de pingüino de Magallanes) en dicha variable respuesta dentro de cada año de estudio (2011, 2012 y 2013).

De los datos de buceo obtenidos a partir de la unidad de presión y temperatura del dispositivo GPS-TDlog, se utilizaron la máxima profundidad de buceo (m) y la profundidad promedio de buceo (m) obtenida para cada individuo a través de todos los buceos realizados en un viaje de alimentación. Además, se exploraron estas dos mismas métricas para cada individuo, pero esta vez filtrando los datos para obtener los buceos que contenían ondulaciones, que son comúnmente asociados con la captura e ingestión de presas (Simeone y Wilson 2003; Hanuise et al. 2010) (ver *Metodología general, Capítulo 2*, para mayor detalle de la obtención de parámetros de buceo). Las variables descriptas anteriormente, se utilizaron para comparar el comportamiento de buceo entre los grupos especie/sexo (hembras de pingüino penacho amarillo, machos de pingüino de Magallanes y hembras de pingüino de Magallanes) dentro de cada año (2011, 2012 y 2013).

Para evaluar tanto las diferencias en las métricas de buceo como en la máxima distancia a la colonia entre grupos, se utilizaron modelos lineales (ML) para cada año de estudio por separado. Si se obtenían diferencias significativas entre grupos (especie/sexo), se realizaron pruebas *post-hoc* mediante un análisis de estimación por cuadrados mínimos (*Least-Square means*) para comparaciones de a pares, con nivel de significancia $\alpha=0.05$, utilizando el paquete *lsmeans* (Lenth y Herve 2015) para el programa R.

Análisis de Nichos Isotópicos

Las muestras de sangre fueron obtenidas durante la etapa de cuidado temprano para ambas especies, cuando los pichones tenían de una a cuatro semanas de edad. Un estudio reciente de dieta controlada en pingüinos, indicó que los valores isotópicos en la sangre de adultos provee información de un período de aproximadamente 20 días (Barquete et al. 2013). De esta manera, los datos isotópicos analizados en este estudio integran la dieta de los adultos primariamente durante la etapa de cuidado temprano, aunque también pueden incluir una porción de la última parte de la etapa de incubación, igualmente para ambas especies de estudio.

Se utilizó la aproximación de nichos isotópicos (Newsome et al. 2007) para comparar la posición de los nichos, ancho y solapamiento entre grupos de pingüinos (especie/sexo). Siguiendo la metodología propuesta por Hammerschlag-Peyer et al. (2011) se utilizaron análisis multivariados ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) y univariados ($\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$) para identificar y evaluar el grado de partición inter- e intra-específico.

Primero se evaluaron las diferencias en la posición de los nichos entre grupos de pingüinos calculando la distancia Euclidiana (DE) entre centroides de grupos ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$), siguiendo los métodos de Turner et al. (2010). La posición del nicho isotópico fue considerada diferente si la DE entre grupos fue mayor que cero luego de la comparación con distribuciones nulas generadas por un procedimiento de permutación residual. Una diferencia en la tendencia central representa un cambio en la posición del nicho entre los grupos examinados. Si se obtenían diferencias significativas entre las posiciones de los nichos (DE) utilizando este método multivariado, entonces se realizaban pruebas de t para muestras independientes (datos distribuidos normalmente) o pruebas de Wilcoxon (para datos con distribución no normal) para detectar que eje del nicho ($\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$) contribuía a las diferencias observadas (Hammerschlag-Peyer et al. 2011).

Luego, se evaluaron las diferencias en el área del nicho y el solapamiento entre grupos de pingüinos utilizando las áreas estándares de las elipses corregidas por muestra pequeña (AEEc; Jackson et al. 2011). Las AEEc se interpretan como las áreas núcleo del nicho isotópico de alimentación de una población (Polito et al. 2015). Además, se calcularon las áreas totales de los nichos (AT) como el área del menor polígono convexo que contiene a todos los individuos de un grupo en un *bi-plot* de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Layman et al. 2007). Las AT se interpretan como la medida del ancho de nicho total de alimentación de una población, ya que no excluye los nichos individuales de la caracterización del nicho de la población (Layman y Allgeier 2012). También se calculó la distancia media al centroide (DMC; Turner et al. 2010) que es la medida de la distancia de cada individuo a la distancia

media de todos los individuos en el espacio isotópico, y se utiliza como una medida del ancho del nicho de alimentación de la población (Layman et al. 2007). Por medio de un análisis anidado de modelos lineales y procedimientos de permutación residual, el valor absoluto de las diferencias de DMC fue evaluado entre grupos, con los valores absolutos mayores a cero indicando diferencias significativas entre anchos de nichos (Turner et al. 2010). Si se encontraban diferencias significativas en DMC, se utilizó la prueba de Bartlett para determinar que eje ($\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$) contribuía a las diferencias observadas en el ancho de nicho (Hammerschlag-Peyer et al. 2011). Por último, se midió el solapamiento entre grupos de pingüinos dentro de años cuantificando el porcentaje de individuos de cada grupo que estaban incluidos dentro del área estándar de la elipse (AEEc) o dentro del polígono convexo (AT) para obtener una medida del solapamiento de las áreas núcleo y áreas totales del nicho isotópico.

Los análisis estadísticos se realizaron en R versión 3.1.2 (R Core Team 2015) y el paquete SIAR (ver. 4.2; Parnell y Jackson 2013). Previo a realizar los análisis estadísticos, los datos fueron examinados para determinar su normalidad utilizando la prueba de Shapiro-Wilk y se realizó la transformación con la raíz cuadrada de ser necesario, y para determinar heterogeneidad de varianza se utilizó la prueba de Levene (paquete CAR; Fox y Weisberg 2009). La significancia se asumió al nivel 0,05 y los resultados se presentan como valores promedio (DE: desvío estándar).

RESULTADOS

De los datos obtenidos durante las 3 temporadas de estudio, se utilizaron en este trabajo datos de posición (GPS), buceo y muestras de sangre para hembras de pingüino penacho amarillo y machos y hembras de pingüino de Magallanes según se describe en la tabla 1.

Datos de seguimiento

Ambas especies utilizaron áreas (de alimentación y tránsito) a lo largo del Estrecho de Le Maire, cerca de las costas de la Isla grande de Tierra del Fuego, así como también en áreas al sureste de Isla de los Estados (figura 1). No obstante, las hembras de pingüino penacho amarillo también se alimentaron en áreas hacia el sur y oceánicas fuera de la plataforma continental (fig. 1). De esta manera, las áreas de alimentación se solaparon poco entre especies de pingüinos, con rangos de 14,3 – 35,0% entre hembras de pingüino penacho amarillo y machos de pingüino de Magallanes y 13,3 – 32,8% entre hembras de

pingüino penacho amarillo y hembras de pingüino de Magallanes a través de los 3 años de estudio (tabla 2). Este pequeño solapamiento de las áreas utilizadas en el mar fue debido a 3 pingüinos de Magallanes que se alimentaron en áreas al sureste de Isla de los Estados en 2012 y 2013, así como también por 5 hembras de pingüino penacho amarillo que utilizaron como áreas de alimentación las costas de Tierra del Fuego tanto en 2011 como en 2013 (fig. 1). En contraste, el solapamiento intra-específico en las áreas de alimentación fue mayor, con un rango de 67,5 – 73,3% entre machos y hembras de pingüino de Magallanes, a través de los 3 años de estudio (tabla 2). La distancia máxima a la colonia no difirió entre o dentro de las especies en ninguno de los 3 años de estudio (ML, $F_{18}=0.69$ $p=0.51$ en 2011; $F_{24}=0.67$ $p=0.52$ en 2012; $F_{20}=0.19$ $p=0.19$ en 2013; tabla 3).

Datos de buceo

Al examinar todos los eventos de buceos, la profundidad máxima de buceo difirió significativamente entre los tres grupos especie/sexo en 2013 ($F_{22}=5,28$ $p=0,01$), siendo las hembras de pingüino penacho amarillo y los machos de pingüino de Magallanes los que realizaron buceos a profundidades máximas mayores que las hembras de pingüino de Magallanes (tabla 3). No hubieron diferencias significativas en las profundidades máximas exploradas por los pingüinos a través de todos los eventos de buceo en 2011 ($F_{24}=1,68$ $p=0,21$) o en 2012 ($F_6=0,46$ $p=0,65$). Cuando se examinó la profundidad promedio a lo largo de todos los eventos de buceo, las hembras de pingüino penacho amarillo bucearon más profundo que las hembras de pingüino de Magallanes en 2011 ($F_{24}=5,31$ $p=0,01$) y más profundo que machos y hembras de pingüino de Magallanes en 2013 ($F_{20}=10,17$ $p=0.0007$; tabla 3). No hubieron diferencias significativas en la profundidad promedio de todos los eventos de buceo entre los 3 grupos especie/sexo en 2012 ($F_6=0,53$ $p=0,61$), aunque el conjunto de datos para ese año fue más pequeño.

Cuando se examinaron solo los buceos que contenían ondulaciones, la máxima profundidad alcanzada por los individuos difirió significativamente entre los tres grupos especie/sexo tanto en 2011 ($F_{24}=4,00$ $p=0,03$) como en 2013 ($F_{20}=8,15$ $p=0,003$). En 2011 las hembras de pingüino penacho amarillo realizaron buceos con ondulaciones más profundos que las hembras de pingüino de Magallanes, mientras que en 2013 tanto las hembras de pingüino penacho amarillo como los machos de pingüino de Magallanes realizaron buceos con ondulaciones más profundos que las hembras de pingüino de Magallanes (tabla 3). La profundidad promedio alcanzada en buceos con ondulaciones difirió significativamente entre grupos especies/sexo en 2011 ($F_{24}=3,26$ $p=0,06$), pero no en 2012 ($F_6=0,22$ $p=0,81$) o 2013 ($F_{20}=3,16$ $p=0,06$). En 2011 las hembras de pingüino

penacho amarillo bucearon más profundo que las hembras de pingüino de Magallanes, pero a la misma profundidad que los machos de pingüino de Magallanes (tabla 3).

Isótopos estables y análisis de nichos isotópicos

Las hembras de pingüino penacho amarillo difirieron de los machos y las hembras de pingüino de Magallanes en la posición del nicho isotópico (ej. distancia euclidiana) a través de los 3 años de estudio (fig. 2; tabla 4). Estas diferencias fueron dadas en parte por el menor valor promedio de $\delta^{13}\text{C}$ en hembras de pingüino penacho amarillo en relación a machos (2011: Wilcoxon: $W=0$ $p<0,001$; 2012: $t=-5,88$ $p<0,0001$; 2013: $t=-27,1$ $p<0,0001$; tabla 5) y hembras de pingüino de Magallanes (2011: Wilcoxon: $W=1$ $p<0,0001$; 2012: $t=-6,36$ $p<0,0001$; 2013: $t=-27,29$ $p<0,0001$; tabla 5). Las hembras de pingüino penacho amarillo también presentaron valores promedio menores de $\delta^{15}\text{N}$ todos los años de estudio comparado con los machos (2011: $t=-40,92$ $p<0,001$; 2012: Wilcoxon: $W=0$ $p=0,0003$; 2013: $t=-26,42$ $p<0,0001$; tabla 5) y las hembras de pingüino de Magallanes (2011: $t=-42,01$ $p<0,0001$; 2012: Wilcoxon: $W=0$ $p<0,0001$; 2013: $t=-26,79$ $p<0,0001$; tabla 5). En 2011 y 2012 los tres grupos especie/sexo tuvieron ancho de nicho similar, medido como la distancia media al centroide (DMC; tabla 4). Sin embargo, en 2013 las hembras de pingüino penacho amarillo presentaron un ancho de nicho significativamente mayor (tabla 4) dado a una mayor variabilidad en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en relación a los machos (Bartlett's $k^2=9,2$, $df=1$, $p=0,002$) y las hembras (Bartlett's $k^2=10,04$, $df=1$, $p=0,002$) de pingüino de Magallanes. Las áreas núcleo del nicho isotópico (AEEc) y áreas totales (AT) de las hembras de pingüino de penacho amarillo no se solaparon con las áreas de los machos o las hembras de pingüino de Magallanes en ninguno de los 3 años de estudio (fig. 2). A nivel de individuo, ningún valor isotópico de hembras de pingüino penacho amarillo estuvo comprendido dentro del polígono convexo (AT) de machos o hembras de pingüino de Magallanes en ninguno de los años de estudio (fig. 2).

La posición de los nichos de machos y hembras de pingüino de Magallanes solo difirió en uno (2011) de los tres años de estudio (tabla 5, figura 2). Las diferencias en 2011 estuvieron dadas por valores promedio menores de $\delta^{13}\text{C}$ (Wilcoxon: $W=90,5$ $p=0,002$) en hembras en relación a los machos. Los valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ también difirieron significativamente entre sexos en 2011 ($t=-2,48$ $p=0,023$), pero esta diferencia se encontró dentro del nivel analítico de precisión (0.2‰) y por lo tanto no es biológicamente significativa. El ancho del nicho isotópico (DMC) no difirió entre sexos en el pingüino de Magallanes en ninguno de los tres años de estudio (fig. 2; tabla 5). Las áreas núcleo de los nichos isotópicos (AEEc) se solaparon ampliamente entre machos y hembras de pingüino de Magallanes en 2012 (80-92%) y en 2013 (62-86%), pero no se solaparon en 2011 (fig.

2). El solapamiento en el área total del nicho isotópico (AT) fue similar, con gran solapamiento en 2012 (63-84%) y 2013 (52-63%) pero no hubo solapamiento en 2011 (fig. 2). Sin embargo, los individuos de ambos sexos estuvieron incluidos dentro del polígono convexo (AT) del sexo opuesto en todos los años (fig. 2). El solapamiento de los nichos a nivel individual fue en el rango de 9-33% en 2011, 33-44% en 2012 y 25-86% en 2013.

DISCUSIÓN

Se encontró un patrón consistente de segregación de nichos de alimentación entre las especies simpátricas pingüino penacho amarillo y pingüino de Magallanes en Isla de los Estados a lo largo de 3 temporadas reproductivas estudiadas. Los datos de buceo y seguimiento para los individuos mostraron una segregación espacial de nichos entre especies tanto en las áreas de alimentación (eje horizontal) como en las profundidades de buceo (eje vertical). También se observaron diferencias claras en los nichos isotópicos de las especies, que indicaron la posición en un nivel trófico menor ($\delta^{15}\text{N}$) y un mayor uso aguas oceánicas ($\delta^{13}\text{C}$) por parte de las hembras de pingüino de penacho amarillo en comparación con los machos y las hembras de pingüino de Magallanes. En contraste, hubo muy poca evidencia de segregación en los nichos de alimentación entre sexos para el pingüino de Magallanes.

Segregación de nichos inter-específica

La teoría de nicho ecológico predice que las especies similares que habitan en simpatria deberían segregar sus nichos a lo largo de uno o varios de sus ejes de manera tal de reducir la competencia (Hutchinson 1957). De acuerdo con esto, se encontró un patrón consistente de segregación de nichos de alimentación tanto en la distribución espacial como en el nivel trófico entre el pingüino penacho amarillo y el pingüino de Magallanes en Isla de los Estados.

Los datos de seguimiento directo indicaron una fuerte segregación en el espacio de las áreas utilizadas para alimentarse y poco solapamiento entre especies ($\leq 35\%$), y solo las hembras de pingüino de penacho amarillo exploraron áreas más al sur y mar adentro, fuera de la plataforma continental. Estudios en las mismas especies en las Islas Malvinas (Masello et al. 2010) indicaron también muy poco solapamiento (5%) en las áreas de alimentación de los pingüino penacho amarillo y de Magallanes durante una temporada reproductiva.

Los resultados de este trabajo confirman estudios previos realizados utilizando dispositivos TDR (Temperature-Depth Recorders; registradores de temperatura y

profundidad) en Isla de los Estados, que sugieren que las hembras de pingüino penacho amarillo se alimentan en áreas dentro de la plataforma continental o más al sur fuera de la plataforma (Schiavini y Raya Rey 2004). Aunque no se han realizado otros estudios de seguimiento en Isla de los Estados para el pingüino de Magallanes, se conoce para otras colonias cercanas que se alimentan cerca de estos sitios durante la etapa reproductiva (Radl y Culik 1999; Raya Rey et al. 2012b). De esta manera, las distancias de alimentación obtenidas en este estudio para ambas especies son consistentes con las obtenidas en estudios previos. El hecho de que no haya diferencias en las distancias máximas de alimentación entre especies está también en línea con las restricciones de los predadores de punto central y el hecho de que durante la época de cuidado temprano distancias extensas pueden afectar el éxito reproductivo de los pingüinos (Boersma y Rebstock 2009).

La segregación espacial también fue evidente en el comportamiento de buceo, siendo las hembras de pingüino penacho amarillo las que bucearon consistentemente más profundo que las hembras de pingüino de Magallanes y usualmente bucearon a las mismas profundidades o mayores que los machos de pingüino de Magallanes. Las profundidades de buceo de las hembras de pingüino penacho amarillo en este estudio fueron consistentes con las observadas en otros estudios en la región (Schiavini y Raya Rey 2004). Sin embargo, las diferencias obtenidas en las profundidades de buceo utilizadas por ambas especies de pingüino en este estudio no estuvieron asociadas con diferencias en su tamaño corporal. Si bien, en general, las aves marinas más grandes (en tamaño corporal) pueden bucear más profundo que las aves marinas más pequeñas (Wilson 2010; Ratcliffe et al. 2014), los pingüinos de Magallanes son más grandes que los pingüinos penacho amarillo (Gandini et al. 1992; Hull 1996), las diferencias en las profundidades de buceo exploradas no mostraron esta relación. Las diferencias en la profundidad de la columna de agua explorada por los pingüinos en este estudio podrían estar relacionadas con la composición de la dieta, ya que diferentes tipos de presa o tamaños de presas pueden encontrarse en la columna de agua (ej. Wilson 2010).

La segregación de nichos isotópicos entre especies fue consistente en las tres temporadas de estudio, y se debieron a una posición en un nivel trófico menor (ej. valores de $\delta^{15}\text{N}$ menores) y un mayor uso de aguas pelágicas/mar abierto (ej. valores de $\delta^{13}\text{C}$ menores) por parte del pingüino penacho amarillo comparado con el pingüino de Magallanes. La segregación trófica resultó bastante grande ($\sim 5\text{‰}$ de diferencia en valores de $\delta^{15}\text{N}$) entre especies de pingüino y fue consistente a lo largo de los tres años estudiados. Como los valores de $\delta^{15}\text{N}$ usualmente incrementan entre un 3-5‰ por nivel trófico en las cadenas tróficas marinas (Post 2002), estos resultados indican una alta probabilidad de que haya una diferencia de al menos un nivel trófico entre las dietas de los

pingüinos penacho amarillo y de Magallanes durante la época reproductiva en Isla de los Estados. Estos resultados concuerdan con estudios de dieta convencionales que indican que durante la etapa de cuidado temprano la dieta del pingüino penacho amarillo está dominada por eufáusidos y anfípodos hipéridos (ej. *Themisto gaudichaudii*), y en menor medida por juveniles de cefalópodos y larvas y juveniles de peces (Raya Rey y Schiavini 2005). En comparación, la dieta del pingüino de Magallanes en otras colonias al sur de su distribución en la Patagonia Argentina y Chile indica que predan mayoritariamente sobre sardina fueguina (*Sprattus fueguensis*) y langostilla (*Munida gregaria*) y en menor medida sobre cefalópodos (ej. *Loligo gahi*) (Frere et al. 1996; Radl y Culik 1999; Scioscia et al. 2014). Los resultados del análisis de isotopos estables proveyeron información adicional sobre las diferencias en los hábitats de alimentación entre especies. En este estudio, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ fueron siempre menores para las hembras de pingüino penacho amarillo comparado con machos y hembras de pingüino de Magallanes. Combinando el seguimiento directo y los datos de buceo, los resultados de este estudio indican fuertemente un patrón general de segregación de nichos de hábitats, dado que las hembras de pingüino penacho amarillo siempre tendieron a bucear más profundo y viajar más lejos de la costa, fuera de la plataforma continental en aguas abiertas, durante sus viajes de alimentación. Esto concuerda con estudios previos que indican que las hembras de pingüino penacho amarillo generalmente se alimentan de presas meso pelágicas (Schiavini y Raya Rey 2004; Raya Rey y Schiavini 2005) asociadas con frentes marinos como es la corriente circumpolar y la corriente de Malvinas (Schiavini y Raya Rey 2004).

Estudios sobre el consumo de alimentos por parte de los pingüinos penacho amarillo y Magallánicos en otras colonias sugieren que el pingüino de Magallanes tiene un mayor impacto en el ecosistema que el pingüino penacho amarillo en términos de cantidad de presas consumidas por día (Brown 1989; Sala et al. 2012b). Aun así, debido a la gran cantidad de pingüinos penacho amarillo anidando en Isla de los Estados, la especie tiene un gran potencial de ejercer una presión competitiva sobre el menor número de pingüinos de Magallanes anidando en la misma área, que a la inversa. Los pocos estudios disponibles, indican que el área de estudio es productiva en términos de biodiversidad y abundancia de recursos de presas incluyendo zooplancton, peces y cefalópodos (Sánchez et al. 1995; Hansen 1999; Ivanovic 2010; Padovani et al. 2012) con una gran concentración de zooplancton al sur de los 45° (Sabatini y Álvarez Colombo 2001; Sabatini et al. 2004; Romero et al. 2006) en línea con el *frente estuarial frío de la Patagonia* (Acha et al. 2004). Sin embargo, no hay datos contemporáneos a este estudio que permitan conocer como la variabilidad en la abundancia de recursos de presas en el área de estudio influyen la ecología de forrajeo de dos especies de pingüinos o la potencial competencia por los recursos en el área.

Si bien este estudio se focaliza en la segregación de nichos de dos especies de pingüinos, existen otros potenciales competidores en el área de estudio. Especies de peces grandes, como la merluza de cola (*Macrurus magellanicus*), así como otras aves marinas, como cormoranes, albatros y petreles, y también mamíferos marinos, como delfines y lobos marinos, que han sido registrados en el área de estudio y algunos incluso reproducen en Isla de los Estados (Schiavini y Raya Rey 2001; Falabella et al. 2009; Copello et al. 2011; Padovani et al. 2012, y referencias allí). Estas especies actúan como posibles grandes consumidores de zooplancton pelágico, peces y cefalópodos, aunque poco se sabe acerca de sus dietas y sus áreas de alimentación en el área de estudio (ej. *Lagenorhynchus asutralis*, Schiavini et al. 1997).

Segregación de nichos intra-específica

La intensidad de competencia intra-específica en los predadores de punto central se considera directamente relacionada con la densidad de individuos y/o la disponibilidad de recursos presa disponibles dentro de un área (Cairns 1989). Los métodos para evitar la competencia intra-específica incluyen la segregación parcial o total en el eje horizontal o vertical en las áreas de alimentación ya sea entre sexos o entre individuos de colonias adyacentes (Masello et al. 2010; Raya Rey et al. 2013) como así también entre individuos de distintas edades (juveniles y adultos; Forero et al. 2002a; Michalik et al. 2013). Sin embargo, en nuestro estudio machos y hembras de pingüino de Magallanes exhibieron una gran superposición en las áreas de alimentación en los 3 años de estudio en Isla de los Estados. Asimismo, los pingüinos de Magallanes tampoco presentaron diferencias entre sexos en la distancia máxima de la colonia alcanzada durante los viajes de alimentación. La distancia máxima a la colonia obtenida en este estudio para el pingüino de Magallanes fue similar a la observada en otras colonias de esta especie (Radl y Culik 1999; Raya Rey et al. 2010).

Además, en este estudio se encontró poca evidencia de que machos y hembras de pingüino de Magallanes se segreguen en el plano vertical en las áreas de forrajeo durante la etapa de cuidado temprano de pichones. En 2011 y 2012 ambos sexos bucearon a profundidades similares, mientras que en 2013 los machos de pingüino de Magallanes bucearon a mayores profundidades en promedio que las hembras. Algunas diferencias entre sexos en el comportamiento de buceo eran de esperarse en función de la diferencia de tamaño, siendo los machos más grandes los que pueden bucear más profundo que las hembras, que son más pequeñas (Walker y Boersma 2003; Raya Rey et al. 2012b). Estudios realizados durante la etapa de incubación han detectado diferencias entre sexos

en las profundidades de buceo alcanzadas en pingüinos de Magallanes en otras colonias de la especie (Raya Rey et al. 2012b).

Los análisis de isótopos estables han sido utilizados exitosamente en estudios previos para identificar la segregación sexo-específica de nichos de hábitat trófico y/o de alimentación en aves marinas (juveniles y adultos; Raya Rey et al. 2012a). En concordancia con los datos de seguimiento y de buceo, este estudio registró poca evidencia de segregación de nichos isotópicos entre machos y hembras de pingüino de Magallanes en Isla de los Estados. La posición de los nichos de hembras y machos solo difirió en uno de los 3 años de estudio y fue debido a valores menores de $\delta^{13}\text{C}$ en hembras en relación a los machos. Aun así, el ancho del nicho isotópico no difirió entre sexos en ninguno de los años de estudio, y los individuos de ambos sexos estuvieron contenidos dentro del área del nicho isotópico del sexo opuesto en todos los años de estudio. Estos resultados indican pocas diferencias en el nivel trófico y en los hábitats de alimentación utilizados por ambos sexos. En una colonia cercana, Isla Martillo, no se encontraron diferencias en la dieta entre sexos (Scioscia et al. 2014). Otro estudio, sin embargo, mostró que los machos consumían una mayor proporción de peces (*Engraulis anchoita*) que las hembras, en una colonia de la especie en Patagonia Norte (Forero et al. 2002a). Si bien examinar la variación inter-anual en la ecología de alimentación dentro de la especie no fue un objetivo primario en este estudio, es interesante notar las diferencias en el área del nicho isotópico de los pingüinos de Magallanes en 2013 en comparación con 2011 y 2012. En el año 2013, tanto machos como hembras de pingüino de Magallanes presentaron un área total y un área núcleo muy pequeña debido a los valores $\delta^{13}\text{C}$ que fueron mucho menos variables comparado con los otros dos años. Sin embargo, en el año 2013 el nicho isotópico más angosto observado no parece estar correlacionado con alguna variación inter-anual en los ejes horizontal o vertical de alimentación obtenidos de los datos de seguimiento y buceo. Resulta difícil estimar la causa de este angostamiento del nicho isotópico de los pingüinos en 2013. Una posible explicación podría ser la especialización en un tipo particular de presa y/o micro-hábitat. De manera interesante, este angostamiento de nicho isotópico no parece haber afectado negativamente el éxito reproductivo de los pingüinos de Magallanes en 2013 (1,85 pichones por nido) comparado con 2011 (1,88 pichones por nido) y 2012 (2 pichones por nido), medido en los nidos de los pingüinos equipados con dispositivos (N. Rosciano, datos sin publicar, *Capítulo 3*).

Figura 1. Distribución espacial de las hembras de pingüino de penacho amarillo y machos y hembras de pingüino de Magallanes en los 3 años de estudio. Las áreas de distribución de la densidad de Kernel de 95% reflejan los rangos de las áreas de alimentación utilizadas por las dos especies de pingüinos, como así también el solapamiento entre los grupos especie/sexo.

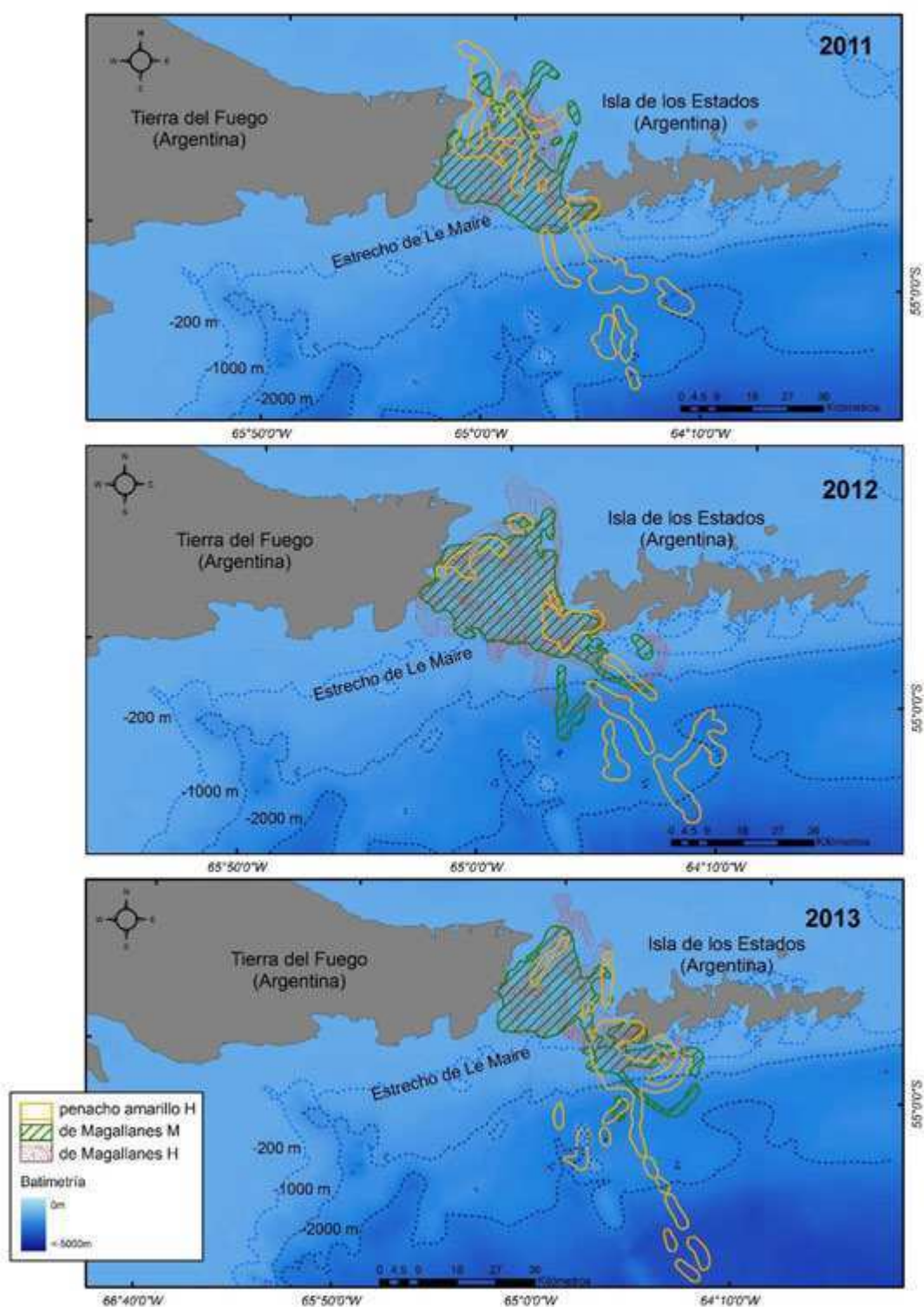


Figura 2. Valores de isótopos estables en sangre ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) y áreas totales y núcleo de los nichos isotópicos para hembras de pingüino penacho amarillo y machos y hembras de pingüino de Magallanes en Isla de los Estados.

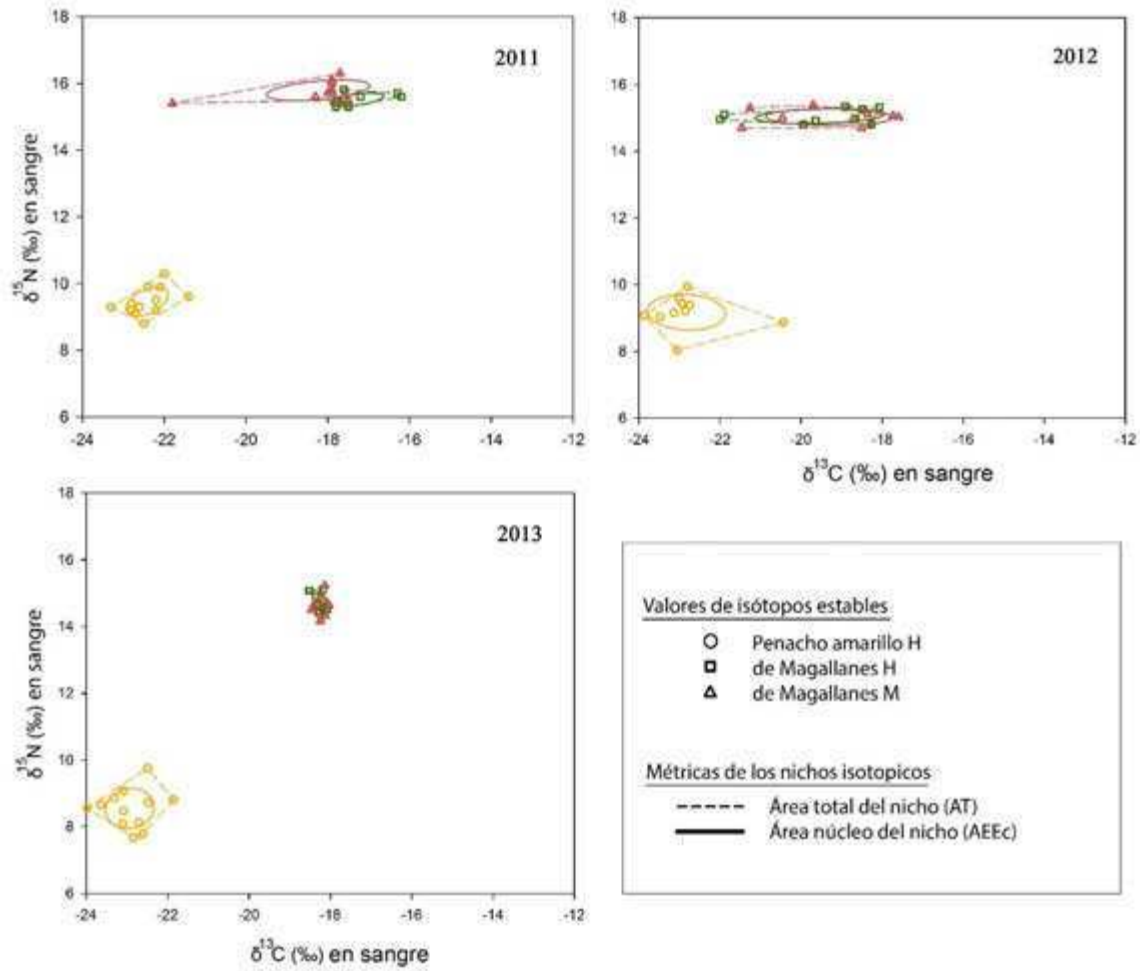


Tabla 1. Resumen del número de pingüinos equipados en los 3 años de estudio, datos de buceo y de seguimiento de los pingüinos que fueron recuperados para cada año y muestras de sangre tomadas para hembras de pingüino penacho amarillo y machos y hembras de pingüino de Magallanes.

<i>Especies y sexo</i>	<i>Equipados</i>	<i>Datos de GPS-TDlog recuperados</i>		<i>Muestras de sangre</i>
		<i>buceo</i>	<i>seguimiento</i>	
2011				
<i>penacho amarillo H</i>	13	12	9	12
<i>de Magallanes M</i>	10	8	8	9
<i>de Magallanes H</i>	11	8	8	11
2012				
<i>penacho amarillo H</i>	10	4	9	10
<i>de Magallanes M</i>	9	2	9	9
<i>de Magallanes H</i>	9	3	9	9
2013				
<i>penacho amarillo H</i>	13	11	11	12
<i>de Magallanes M</i>	7	6	6	7
<i>de Magallanes H</i>	8	8	8	8

Tabla 2. Solapamiento de áreas de forrajeo en el mar entre grupos especie/sexo, en los tres años de estudio. Las áreas kernel de 95% (área de acción de los pingüinos) fueron calculadas para cada grupo especie/sexo en cada año. Los valores representan el porcentaje de las áreas kernel de 95% que se solaparon entre cada grupo especie/sexo en cada año de estudio.

Especie y sexo	Solapamiento de áreas kernel 95% (%)		
	penacho amarillo H	de Magallanes M	de Magallanes H
2011			
<i>penacho amarillo H</i>	-	25,5	25,8
<i>de Magallanes M</i>	14,3	-	73,3
<i>de Magallanes H</i>	13,3	67,5	-
2012			
<i>penacho amarillo H</i>	-	16,5	13,8
<i>de Magallanes M</i>	35,0	-	8,2
<i>de Magallanes H</i>	32,8	72,9	-
2013			
<i>penacho amarillo H</i>	-	24,1	22,8
<i>de Magallanes M</i>	32,1	-	50,2
<i>de Magallanes H</i>	23,6	64,4	-

Tabla 3. Resumen de la estadística de los datos de seguimiento y de buceo utilizados, comparados entre los grupos especie/sexo para cada año de estudio. Se presentan los valores como promedio (\pm DE). Las diferencias entre grupos especie/sexo fueron analizadas con ML. Diferentes letras representan diferencias significativas luego de la comparación *post-hoc* con la prueba de *Tukey HSD* ($\alpha=0,05$).

Especie y sexo	Datos de seguimiento	Todos los buceos		Buceos con ondulaciones	
	Máxima distancia a la colonia (km)	Máx. profundidad (m)	Profundidad promedio (m)	Max. profundidad (m)	Profundidad promedio (m)
2011					
<i>penacho amarillo H</i>	39,87 (11,55)	65,39 (11,09)	19,79 (8,22) ^b	59,80 (14,90) ^b	33,15 (11,07) ^b
<i>de Magallanes M</i>	34,48 (8,95)	68,85 (11,52)	15,91 (6,32) ^{a, b}	56,84 (19,19) ^{a, b}	29,70 (11,89) ^{a, b}
<i>de Magallanes H</i>	32,50 (12,66)	54,94 (13,41)	9,90 (3,42) ^a	37,41 (18,70) ^a	20,00 (9,32) ^a
2012					
<i>penacho amarillo H</i>	29,43 (15,11)	61,92 (14,97)	15,12 (4,77)	53,80 (22,68)	24,50 (14,74)
<i>de Magallanes M</i>	32,95 (7,12)	76,29 (9,12)	14,26 (7,13)	42,66 (28,29)	17,63 (11,50)
<i>de Magallanes H</i>	35,18 (7,62)	67,95 (23,12)	10,94 (5,41)	46,69 (7,91)	24,03 (8,52)
2013					
<i>penacho amarillo H</i>	21,31 (19,14)	69,05 (9,62) ^b	12,98 (4,99) ^b	47,49 (21,11) ^b	20,80 (12,33)
<i>de Magallanes M</i>	21,60 (14,39)	72,66 (11,91) ^b	6,58 (1,71) ^a	51,34 (14,80) ^b	23,28 (3,98)
<i>de Magallanes H</i>	26,97 (13,16)	50,22 (20,89) ^a	6,19 (2,05) ^a	16,45 (12,48) ^a	10,68 (7,25)

Tabla 4. Índices de nichos isotópicos para hembras de pingüino penacho amarillo y machos y hembras de pingüino de Magallanes durante la temporada reproductiva, en los 3 años de estudio. Los valores representan diferencias en las comparaciones de a pares (‰) en la posición del nicho isotópico (distancia Euclidiana; diagonal inferior) y ancho (distancia media al centroide; diagonal superior) entre grupos especies/sexo.

<i>Especies y sexos</i>	penacho amarillo H	de Magallanes M	de Magallanes H
2011			
<i>penacho amarillo H</i>	-	0,032 (p=0,9)	0,18 (p=0,6)
<i>de Magallanes M</i>	7,9 (p<0,001)	-	0,22 (p=0,6)
<i>de Magallanes H</i>	7,6 (p<0,001)	0,99 (p<0,001)	-
2012			
<i>penacho amarillo H</i>	-	0,47 (p=0,2)	0,55 (p=0,1)
<i>de Magallanes M</i>	6,73 (p<0,001)	-	0,076 (p=0,8)
<i>de Magallanes H</i>	6,83 (p<0,001)	0,24 (p=0,8)	-
2013			
<i>penacho amarillo H</i>	-	0,47 (p<0,001)	0,43 (p<0,001)
<i>de Magallanes M</i>	7,73 (p<0,001)	-	0,043 (p=0,8)
<i>de Magallanes M</i>	7,66 (p<0,001)	0,12 (p=0,9)	-

Tabla 5. Valores correspondientes a los isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) para hembras de pingüino penacho amarillo y para machos y hembras de pingüino de Magallanes durante las tres temporadas reproductivas estudiadas. Los valores de isótopos estables se presentan como promedio (\pm DE) y sus rangos.

Especie y sexo	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	
	Promedio (DE)	Rango	Promedio (DE)	Rango
2011				
penacho amarillo H	-22,4 (0,5)	-23,3 a -21,4	9,5 (0,4)	8,8 a 10,3
de Magallanes M	-17,3 (0,6)	-17,8 a -16,2	15,5 (0,2)	15,3 a 15,8
de Magallanes H	-18,2 (1,2)	-21,8 a -17,5	15,8 (0,3)	15,4 a 16,3
2012				
<i>penacho amarillo H</i>	-22,8 (0,9)	-23,9 a -20,4	9,2 (0,5)	8,0 a 9,9
<i>de Magallanes M</i>	-19,5 (1,5)	-22,0 a -18,1	15,1 (0,2)	14,8 a 15,3
<i>de Magallanes H</i>	-19,3 (1,5)	-21,5 a -17,6	15,0 (0,2)	14,7 a 15,4
2013				
<i>penacho amarillo H</i>	-22,9 (0,6)	-24,0 a -21,9	8,6 (0,6)	7,7 a 9,8
<i>de Magallanes M</i>	-18,3 (0,1)	-18,5 a -18,1	14,7 (0,3)	14,5 a 15,1
<i>de Magallanes H</i>	-18,3 (0,2)	-18,5 a -18,0	14,6 \pm (0,3)	14,2 a 15,2

CAPÍTULO 6

Segregación inter- e intra-específica y consistencia individual de nichos en dos etapas del ciclo anual de dos especies de pingüino simpátricas

INTRODUCCION

La variación en las estrategias de alimentación utilizadas dentro y entre especies determina la estructura trófica de una comunidad (Begon et al. 2006), y los nichos de las especies que la integran varían también en relación a las etapas del ciclo anual, la edad, el sexo o las preferencias individuales (Bolnick et al. 2003). Esto, amplía el nicho de las poblaciones y permite diversas formas de reducir la competencia inter- e intra-específica.

En general, la segregación de nichos en las aves marinas ha sido mayormente estudiada durante la temporada de cría, dado que es una etapa crítica de su ciclo anual y se espera que haya una partición inter- e intra-específica en el uso de los recursos disponibles, de acuerdo con el principio de exclusión competitiva (Hutchinson 1957; Lewis et al. 2001), tal como se observó en el *capítulo 5*. Una vez finalizada la temporada de cría, cuando los pichones se han independizado, los adultos dejan de estar restringidos en tiempo y espacio para alimentarse, de manera tal que la competencia disminuye (Cherel et al. 2006).

La segregación sexual en las estrategias de alimentación está generalmente relacionada con el grado de dimorfismo sexual que presentan algunas especies, y suele ser más intensa durante el periodo reproductivo (en las etapas de incubación o cría de pichones, ej. Forero et al. 2005, Raya Rey et al. 2012, Ludynia et al. 2013). El motivo es que durante este periodo, los rangos de alimentación están restringidos y por lo tanto, la competencia es mayor (Phillips et al. 2011). Sin bien existen numerosos estudios sobre la segregación sexual en aves marinas, poco se sabe sobre la especialización relacionada a la pareja (ej. Phillips et al. 2005).

Por su parte, la especialización individual se refiere al uso, por parte de un individuo, de una fracción limitada de un rango de recursos disponibles, resultando en una variación inter-individual del nicho, que puede ser consistente a lo largo de cortos y/o largos

periodos de tiempo (Bolnick et al. 2003). Así, los individuos pueden retener diferentes estrategias para obtener alimento, generando variabilidad no sólo entre especies, sino también dentro de especies y poblaciones (Ceia et al. 2014). De esta manera, la especialización de los individuos en una población es importante dado que permite reducir la competencia intra-específica.

El uso de los isotopos estables es una herramienta eficaz para inferir dieta y hábitat de los individuos en una población ya que, por ejemplo, los isótopos de carbono reflejan el hábitat de alimentación de los consumidores (France 1995) y los isótopos de nitrógeno definen la posición trófica de un consumidor (Post 2002). Además, el estudio de los isotopos estables permite examinar variaciones en un mismo individuo y/o población a lo largo del tiempo, ya que diferentes tejidos integran diferentes escalas temporales (e.j. Ceia et al. 2012). Por ejemplo, en las aves, las plumas reflejan la dieta previa a la muda, dado que la queratina es metabólicamente inerte después de su síntesis (Mizutani et al. 1991; Cherel et al. 2000; Bearhop et al. 2002), y la sangre provee información de la dieta consumida entre 2 y 4 semanas (Bearhop et al. 2002; Barquete et al. 2013). Así, la comparación de los valores isotópicos de diferentes tejidos obtenidos de un mismo individuo proveen información sobre la consistencia a corto y largo plazo en los nichos isotópicos utilizados por los individuos de una población (Ceia et al. 2012; Ceia et al. 2014).

De esta manera, el primer objetivo de este estudio fue conocer si los patrones de segregación de nichos de alimentación inter- e intra-específica de las dos especies de pingüino que anidan en simpatria en Isla de los Estados, persiste dentro y fuera de la temporada reproductiva. Utilizando la aproximación de nichos isotópicos, se buscaron variaciones en los hábitat de alimentación y el nivel trófico de las hembras de pingüino penacho amarillo (*Eudyptes chrysocome*) y de machos y hembras de pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) dentro y fuera de la temporada de cría, utilizando tejidos con diferente tasa de recambio (sangre y plumas respectivamente). Se espera que la segregación sea mayor durante la temporada de cría que fuera de ella, dada la mayor competencia por los recursos que genera la restricción experimentada como predadores de punto-central mientras están criando los pichones, contrario a cuando los pichones se independizan, y los adultos no están más restringidos en las áreas utilizadas para alimentarse o el tiempo que pasan en el mar.

El segundo objetivo fue determinar si las hembras de pingüino penacho amarillo y los machos y las hembras de pingüino de Magallanes presentan consistencia individual entre etapas del ciclo anual en el nivel trófico y los hábitat de forrajeo utilizados.

Por último, el tercer objetivo fue estudiar la especialización en el nivel trófico y áreas de forrajeo entre y dentro de las parejas de pingüino de Magallanes.

METODOLOGIA

En este trabajo se utilizaron muestras de sangre y plumas colectadas durante dos temporadas de estudio (2012 y 2013). La toma de muestras y posterior procesamiento en laboratorio se detalla en *Metodología general*. En el caso del pingüino de Magallanes se utilizaron las muestras tomadas de ambos adultos asistiendo al nido (parejas). En el caso del pingüino penacho amarillo sólo se utilizaron las muestras tomadas de las hembras, ya que este estudio comprende el cuidado temprano (sangre) y viaje pre-muda al final de la temporada anterior (plumas).

Análisis de nichos isotópicos

Utilizando la aproximación de nichos isotópicos (Newsome et al. 2007) se compararon las posiciones de los nichos y el solapamiento entre grupos de pingüinos (especie/sexo) en dos tejidos diferentes (sangre y plumas) durante dos temporadas de estudio (2012 y 2013). Siguiendo los métodos de Hammershlag-Peyer et al. (2011) se utilizaron análisis multivariados ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) y univariados ($\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$) para identificar el grado de partición inter- e intra-específica del nicho isotópico.

En primer lugar, se analizaron las diferencias en la posición de los nichos isotópicos entre los 3 grupos especie/sexo de pingüinos, en cada tejido por separado, calculando la distancia Euclidiana (DE) entre centroides de los grupos ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$), siguiendo los métodos de Turner et al. (2010). La posición de los nichos fue considerada diferente si la distancia euclidiana entre grupos era más grande que cero luego de la comparación con la distribución nula generada por un procedimiento de permutación residual. Una diferencia en la tendencia central representa un cambio en la posición del nicho isotópico entre los grupos examinados. Si las diferencias entre las posiciones de los nichos fueron significativas utilizando este análisis multivariado, entonces se realizaron pruebas de t para muestras independientes (para datos distribuidos normalmente) o pruebas de Wilcoxon (para datos no normales) para detectar que eje del nicho isotópico ($\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$) contribuía a las diferencias observadas (Hammershlag-Peyer et al. 2011).

Luego, utilizando las áreas estándar de las elipses corregidas por muestras chicas (AEEc; Jackson et al. 2011), se analizaron las diferencias y el solapamiento entre las áreas de los nichos de los 3 grupos especie/sexo para cada año y tejido por separado. Las AEEc pueden ser interpretadas como las áreas núcleo del nicho de alimentación de una

población (Polito et al. 2015). Además, se calculó la aproximación bayesiana de las áreas estándar de las elipses (AEEb), con sus correspondientes intervalos de confianza del 95% (Jackson et al. 2011), para cuantificar la incertidumbre en las áreas núcleo del nicho isotópico. Finalmente, se calcularon las áreas totales (AT) como las áreas del polígono convexo más pequeño que contiene todos los individuos de un grupo en un *bi-plot* de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Layman et al. 2007). Las AT pueden ser interpretadas como una medida del ancho total del nicho de una población (Layman y Allgeier 2012).

Análisis de consistencia y especialización individual

Se realizaron análisis de regresión lineal entre los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de sangre completa y de plumas para hembras de pingüino penacho amarillo y machos y hembras de pingüino de Magallanes separadamente, utilizando año (2012 y 2013) como factor aleatorio para dar cuenta de la variabilidad inter-anual.

Análisis de segregación intra-específica a nivel de pareja (pingüino de Magallanes)

Para estudiar la segregación intra-específica dentro de parejas de pingüino de Magallanes se realizaron pruebas de t pareado para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, entre machos y hembras en una pareja para cada año (2012 y 2013) y tejido (sangre y plumas) separadamente.

Para estudiar la segregación intra-específica entre parejas, se realizaron regresiones lineales entre machos y hembras para los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, utilizando año (2012 y 2013) como factor aleatorio para tener en cuenta la variabilidad inter-anual, para cada tejido (sangre y plumas) por separado.

Los análisis estadísticos fueron realizados en R (R Core Team 2015; versión 3.2.2) y el paquete SIAR (ver 4.2.2; Parnell y Jackson 2013) para los análisis de nichos isotópicos. Antes de los análisis, todos los datos fueron examinados para normalidad utilizando Shapiro-Wilk y homogeneidad de varianza utilizando la prueba de Levene (paquete CAR; Fox y Weisberg 2009). Si era necesario, se aplicó la transformación por raíz cuadrada. El nivel de significancia asumido fue 0.05 y se presentan todos los promedios (DE: desvío estándar).

RESULTADOS

Nichos isotópicos

Las hembras de pingüino penacho amarillo difirieron consistentemente en la posición del nicho isotópico (ej. distancia euclidiana) respecto de machos y hembras de pingüino de Magallanes dentro y fuera de la temporada de cría en ambos años de estudio (2012 y 2013) (fig. 1; tabla 1).

Las diferencias en la posición del nicho entre grupos especie/sexo durante la temporada de cría (sangre) fueron debidas principalmente a valores menores de carbono para hembras de pingüino penacho amarillo en relación a machos de pingüino de Magallanes (Wilcoxon: $W=10$ $p<0.001$ 2012; $t=-28.51$ $p<0.001$ 2013) y hembras de pingüino de Magallanes (Wilcoxon: $W=4.5$ $p<0.001$ 2012; $t=-28.057$ $p<0.001$ 2013). También, las diferencias en la posición del nicho estuvieron relacionadas a los valores menores de nitrógeno que presentaron las hembras de pingüino penacho amarillo en comparación con los machos de pingüino de Magallanes (Wilcoxon: $W=0$ $p<0.001$ 2012; $t=-33.77$ $p<0.001$ 2013) y a las hembras de pingüino de Magallanes (Wilcoxon: $W=0$ $p<0.001$ 2012; $t=-33.77$ $p<0.001$ 2013).

Las diferencias en la posición de nichos entre grupos especie/sexo fuera de la temporada de cría (plumas) también se debieron a valores más bajos de carbono para hembras de pingüino penacho amarillo en comparación con machos de pingüino de Magallanes ($t=-18.25$ $p<0.001$ 2012; $t=-24.43$ $p<0.001$ 2013) y hembras de pingüino de Magallanes ($t=-17.9$ $p<0.001$ 2012; $t=-28.11$ $p<0.001$ 2013). Además, las hembras de pingüino penacho amarillo presentaron valores más bajos de nitrógeno fuera de la temporada de cría en relación a machos de pingüino de Magallanes ($t=-18.72$ $p<0.001$ 2012; $t=-31.61$ $p<0.001$ 2013) y hembras de pingüino de Magallanes ($t=-17.53$ $p<0.001$ 2012; $t=-35.2$ $p<0.001$ 2013).

Por su parte, las hembras de pingüino de Magallanes no difirieron en la posición del nicho isotópico respecto a los machos de pingüino de Magallanes ni dentro ni fuera de la temporada de cría, en ninguno de los años de estudio (fig. 1; tabla 1).

Las áreas núcleo de los nichos isotópicos (AEEc) no se solaparon nunca entre hembras de pingüino penacho amarillo y machos y hembras de pingüino de Magallanes en ningún estadio del ciclo anual o años estudiados (tabla 1). Por el contrario, hubo un gran solapamiento de las áreas núcleo de machos y hembras de pingüino de Magallanes durante la temporada de cría (sangre completa; 65–75%) y fuera de la misma (plumas; 34–61%) (fig. 1; tabla 1). El mismo patrón se observó para las áreas totales (fig. 1; tabla 1).

Las áreas núcleo (AEEb) y áreas totales (AT) de los nichos isotópicos fueron en general más grandes para las hembras de pingüino penacho amarillo en comparación con machos y hembras de pingüino de Magallanes (tabla 2) tanto durante la temporada de cría como fuera de la temporada de cría. Por otra parte, los machos y hembras de pingüino de Magallanes presentaron tamaños de AEEb y AT similares para ambos periodos del ciclo anual examinados (tabla 2).

Consistencia y especialización individual

Cuando se compararon las regresiones con y sin el factor aleatorio año, no se obtuvieron diferencias significativas. Por esta razón y para simplificar el modelo, se descartó la variable aleatoria año en todas las regresiones realizadas.

Se encontraron relaciones significativas y positivas sólo cuando se compararon los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de sangre y de plumas para hembras de pingüino de Magallanes ($F_{31}=6.66$ $p=0.02$; $R^2=0.2$), sugiriendo consistencia de los individuos entre estadios del ciclo anual en relación al nivel trófico. No se encontró consistencia individual en el nivel trófico en los machos de pingüino de Magallanes ($F_{31}=4.06$ $p=0.06$, $R^2=0.11$) ni en las hembras de pingüino penacho amarillo ($F_{20}=0.81$ $p=0.38$ $R^2=0.04$).

No se obtuvo una relación significativa entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de sangre y plumas para hembras de pingüino de Magallanes ($F_{31}=3.05$ $p=0.09$, $R^2=0.09$), machos de pingüino de Magallanes ($F_{31}=0.58$ $p=0.45$ $R^2=0.02$) y hembras de pingüino penacho amarillo ($F_{20}=0.001$ $p=0.98$ $R^2=0$).

Segregación intra-específica en parejas

Los miembros de una pareja (machos y hembras) de pingüino de Magallanes no difirieron en las áreas utilizadas para alimentarse dentro de la temporada de cría ($\delta^{13}\text{C}$ sangre completa; $t=0.66$ $p=0.52$ 2012; $t=0.52$ $p=0.61$ 2013) ni fuera de la misma ($\delta^{13}\text{C}$ plumas; $t=-0.74$ $p=0.13$ 2012; $t=0.28$ $p=0.79$ 2013). El nivel trófico tampoco difirió entre machos y hembras de pingüino de Magallanes en una pareja durante la temporada de cría ($\delta^{15}\text{N}$ sangre; $t=0.46$ $p=0.65$ 2012; $t=0.27$ $p=0.79$ 2013). Fuera de la temporada de cría, machos y hembras de pingüino de Magallanes dentro de una pareja presentaron diferencias significativas en el nivel trófico en el año 2012 ($\delta^{15}\text{N}$ plumas; $t=-2.9$ $p=0.008$ 2012, diferencia promedio=-0.24; $t=-2.03$ $p=0.06$ 2013), aunque las diferencias entre los valores pareados fueron de la misma magnitud que el error isotópico, de manera tal que no se considera biológicamente significativa.

Cuando se evaluó la relación entre parejas de pingüino de Magallanes en el nivel trófico, no se obtuvo una relación significativa ni durante la temporada de cría ($\delta^{15}\text{N}$ sangre; $F_{31}=2.85$ $p=0.10$) ni fuera de la temporada de cría ($\delta^{15}\text{N}$ plumas; $F_{30}=0.25$ $p=0.62$; pendiente diferente para cada año). Los mismos resultados fueron obtenidos respecto de las áreas exploradas durante la temporada de cría ($\delta^{13}\text{C}$ sangre completa; $F_{31}=1.19$ $p=0.28$) y fuera de la misma ($\delta^{13}\text{C}$ plumas; $F_{30}=1.56$ $p=0.22$; pendientes diferentes para cada año).

DISCUSION

Nichos isotópicos

Los resultados de este trabajo muestran que la segregación inter-especifica es consistente entre hembras de pingüino penacho amarillo y machos y hembras de pingüino de Magallanes, tanto durante la temporada de cría (*Capítulo 5*) como fuera de ella. Esto demuestra que los adultos de ambas especies se diferencian tanto en las áreas utilizadas para alimentarse como en el tipo de presa que consumen aún cuando no están restringidos en tiempo y espacio debido a las actividades parentales. Las hembras de pingüino penacho amarillo se alimentaron consistentemente en aguas más oceánicas/pelágicas (valores empobrecidos de ^{13}C) tanto durante la temporada de cría como fuera de la temporada de cría. Por su parte, los machos y las hembras de pingüino de Magallanes se alimentaron en áreas más bien costeras/bentónicas tanto durante la temporada de cría como fuera de ella, y solo en 2012 algunas hembras de pingüino de Magallanes exploraron aguas más oceánicas/pelágicas durante la temporada de cría. Además, las hembras de pingüino penacho amarillo se segregaron de machos y hembras de pingüino de Magallanes por su menor nivel trófico (menores valores de ^{15}N), tanto durante la temporada de cría como fuera de ella (etapa de pre-muda).

En el *Capítulo 5* se observó que durante la temporada de cría ambas especies se encontraron altamente segregadas en las áreas que utilizan para alimentarse (ej. profundidad de la columna de agua y áreas en el mar) y en los niveles tróficos. Se espera que la segregación disminuya y los nichos se amplíen una vez que la temporada de cría finaliza, si es que estas diferencias están dadas por el alto grado de competencia. No obstante, los resultados encontrados indicarían que entre ambas especies en esta localidad, prevalecen las diferentes características que presentan en cuanto a su comportamiento de alimentación. En concordancia con estos resultados, otros estudios que evaluaron las firmas isotópicas de pingüinos anidando en simpatria en las Islas Malvinas durante la etapa de pre-muda, mostraron que los pingüinos penacho amarillo presentaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ menores que los pingüinos de Magallanes (Weiss et al. 2009). Sin

embargo, y opuesto a lo hallado en este estudio, los pingüinos penacho amarillo anidando en Islas Malvinas presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ similares a los de los pingüinos de Magallanes anidando en el mismo sitio, sugiriendo un gran solapamiento en las áreas de alimentación entre especies fuera de la temporada de cría, durante la etapa de pre-muda (Weiss et al. 2009).

Resulta interesante notar que al comparar los nichos isotópicos de las hembras de pingüino penacho amarillo dentro y fuera de la temporada de cría, se observa un pequeño desplazamiento de los nichos de la etapa de pre-muda (fuera de la temporada de cría) hacia valores mayores en el eje del nitrógeno en comparación con los nichos isotópicos dentro la temporada de cría. Esto parecería indicar que las hembras de pingüino penacho amarillo se alimentan en niveles tróficos más altos fuera de la temporada de cría. Si bien los valores de isótopos estables de plumas no se corrigieron por discriminación trófica para realizar comparaciones directas entre tejidos (Cherel et al. 2005a), las diferencias en las firmas de $\delta^{15}\text{N}$ de sangre y plumas podrían detectarse en la misma magnitud tanto antes como luego de la corrección con el factor de discriminación (ej. Dehnhard et al. 2011). Las áreas utilizadas para alimentarse no revelaron diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ dentro y fuera de la temporada de cría.

Por otra parte, comparando los nichos isotópicos de machos y hembras de pingüino de Magallanes dentro y fuera de la temporada de cría parecerían estar alimentándose en el mismo nivel trófico, dado que se posicionaron siempre dentro de los mismos rangos. Tal como se había observado anteriormente (*Capítulo 5*), los valores de $\delta^{13}\text{C}$ fueron altamente variables entre años, mostrando un amplio rango de valores en 2012 y un rango muy acotado en 2013, mayormente durante la temporada de cría.

Las hembras de pingüino penacho amarillo presentaron áreas núcleo (AEEb) y áreas totales (AT) de los nichos más amplias que los machos y las hembras de pingüinos de Magallanes, exceptuando los nichos de la temporada de cría del año 2012 de pingüino de Magallanes. Este resultado da cuenta de una mayor variabilidad por parte de las hembras de pingüino penacho amarillo en relación a machos y hembras de pingüino de Magallanes en Isla de los Estados. Esta característica resulta de importancia para dicha especie, dado su estatus de conservación “vulnerable” (IUCN; Birdlife International 2012). Un nicho amplio implica una gran variabilidad entre individuos y el uso de un amplio espectro de niveles tróficos y áreas en el mar (Ceia et al. 2014; Polito et al. 2015). Las poblaciones que presentan comportamiento de alimentación de tipo especialista son más susceptibles a los cambios que pueden producirse en el ambiente. Por el contrario, aquellas especies generalistas, con gran variabilidad entre individuos, poseen una mayor capacidad de adaptarse a dichos cambios (Bolnick et al. 2003).

Los nichos de alimentación de machos y hembras de pingüino de Magallanes se superpusieron consistentemente dentro y fuera de la temporada de cría, tanto en las áreas utilizadas como en el nivel trófico. Es interesante notar que las áreas núcleo de los pingüinos de Magallanes se solaparon siempre en altos porcentajes dentro (65-75%) y moderados fuera (34-61%) de la temporada de cría y sus tamaños fueron siempre similares también. Al norte del área de estudio, los nichos de las hembras de pingüino de Magallanes se encontraron incluidos dentro de las áreas de los nichos de los machos (Silva et al. 2014). Dichos resultados sugieren que los machos en otras localidades de la Patagonia tienen un nicho más amplio que las hembras durante el periodo de pre-muda, indicando un mayor rango de presas consumidas y áreas exploradas (Silva et al. 2014). En ese mismo trabajo sugieren que el nicho más amplio obtenido para los machos podría estar relacionado con una capacidad diferencial de buceo por parte de los machos, en concordancia con estudios que mostraron diferencias en las profundidades de buceo exploradas por parte de los machos en diferentes estadios de la temporada de cría (ej. cuidado temprano, Walker y Boersma 2003; Raya Rey et al. 2012b). Sin embargo, los pingüinos de Magallanes que anidan en Isla de los Estados no presentaron diferencias entre sexos en las profundidades de buceo exploradas, en el esfuerzo de alimentación realizado, ni en las áreas utilizadas para alimentarse durante la temporada de cría (*Capítulo 3*). Los resultados de este capítulo refuerzan la hipótesis sobre la existencia de una alta disponibilidad de presas en el área de estudio tal que no se expresaría una diferencia entre sexos en el nicho trófico para la especie.

Consistencia y especialización individual

Las correlaciones en las proporciones de los isótopos estables entre diferentes tejidos permiten resaltar ciertos aspectos de la ecología de las aves marinas; como por ejemplo el grado de especialización en el comportamiento de alimentación (Ceia et al. 2012). El uso de un rango acotado de recursos por parte de un individuo (especialización) permitiría minimizar la competencia intra-específica (Bolnick et al. 2003). Este concepto ha sido estudiado más ampliamente en aves marinas voladoras y en menor medida en aves marinas buceadoras (Ceia y Ramos 2015). En este estudio se observó la consistencia en el nivel trófico entre distintos estadios del ciclo anual sólo para individuos hembras de pingüino de Magallanes, resaltando el hecho que dentro de la población de esta especie en Isla de los Estados hay individuos hembra que consistentemente se alimentan en niveles tróficos altos dentro y fuera de la temporada de cría y viceversa. Las poblaciones que presentan comportamientos de tipo generalistas pueden incluir individuos que se alimenten de un rango amplio de presas (generalistas tipo A) o una combinación de

individuos especializados en diferentes rangos de tipos de alimentos que conforman un nicho poblacional amplio (generalistas tipo B; Bearhop et al. 2004). Así, esta primer aproximación muestra que la población de pingüino penacho amarillo de Isla de los Estados parecería presentar una estrategia generalista tipo A, manteniendo un amplio espectro de presas en su dieta, mientras que la población del pingüino de Magallanes de Isla de los Estados mostraría un comportamiento generalista tipo B, con cierto grado de especialización individual en la dieta.

Además, no se observó consistencia entre los estadios del ciclo anual estudiados en los valores isotópicos de ^{13}C en ninguno de los 3 grupos especie/sexo estudiados. Estos resultados muestran que todos los individuos utilizan indistintamente diferentes masas de agua dentro y fuera de la temporada de cría, por ejemplo áreas más oceánicas durante la temporada de cría y áreas más costeras durante la pre-muda. Estos resultados resultan relevantes dado que son pocos los estudios de especialización individual realizados en pingüinos (Ceia y Ramos 2015).

Segregación intra-específica

Diferentes formas de evitar la competencia entre congéneres puede incluir la especialización de los individuos en una pareja. En este estudio los individuos dentro y entre parejas no mostraron consistencia ni en el nivel trófico ni en las áreas utilizadas para alimentarse. Este resultado agrega evidencia a la no existencia de segregación intra-específica entre sexos para los pingüinos de Magallanes que anidan en Isla de los Estados (*Capítulo 3*).

Figura 1. Bi-plot de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de sangre y de plumas de hembras de penacho amarillo (círculos amarillos), machos de pingüino de Magallanes (cuadrados verdes) y hembras de pingüino de Magallanes (triángulos rosa), para los dos años (2012 y 2013) de estudio. Las áreas totales de los nichos isotópicos están representadas por líneas de puntos y las áreas núcleo por líneas completas.

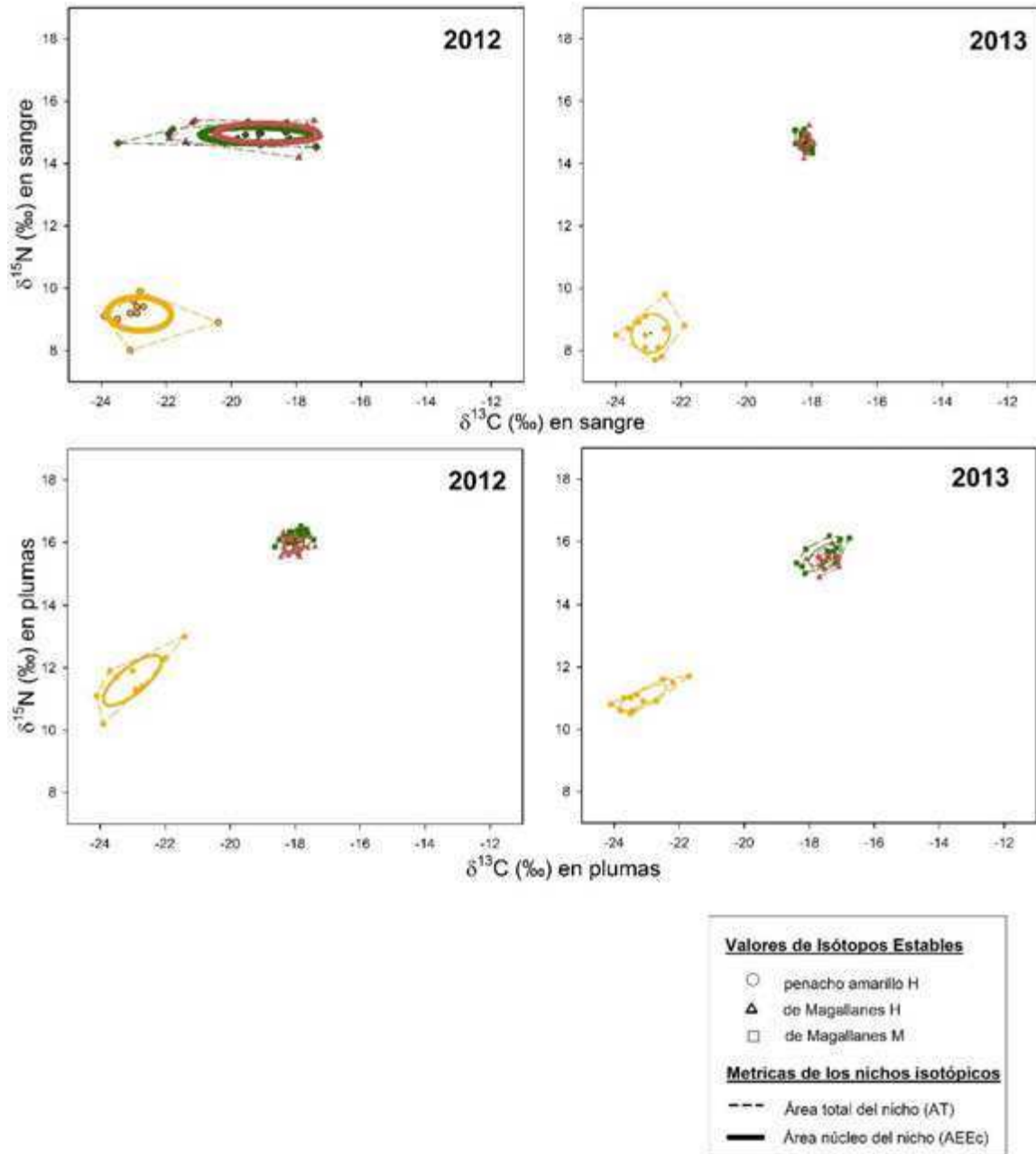


Figura 2. Consistencia individual en el nivel trófico ($\delta^{15}\text{N}$) dentro y fuera de la temporada de cría (sangre y plumas, respectivamente) para los tres grupos especie/sexo. Se presentan en el grafico los valores de R^2 para las regresiones. Sólo las hembras de pingüino de Magallanes presentaron una relación significativa (positiva).

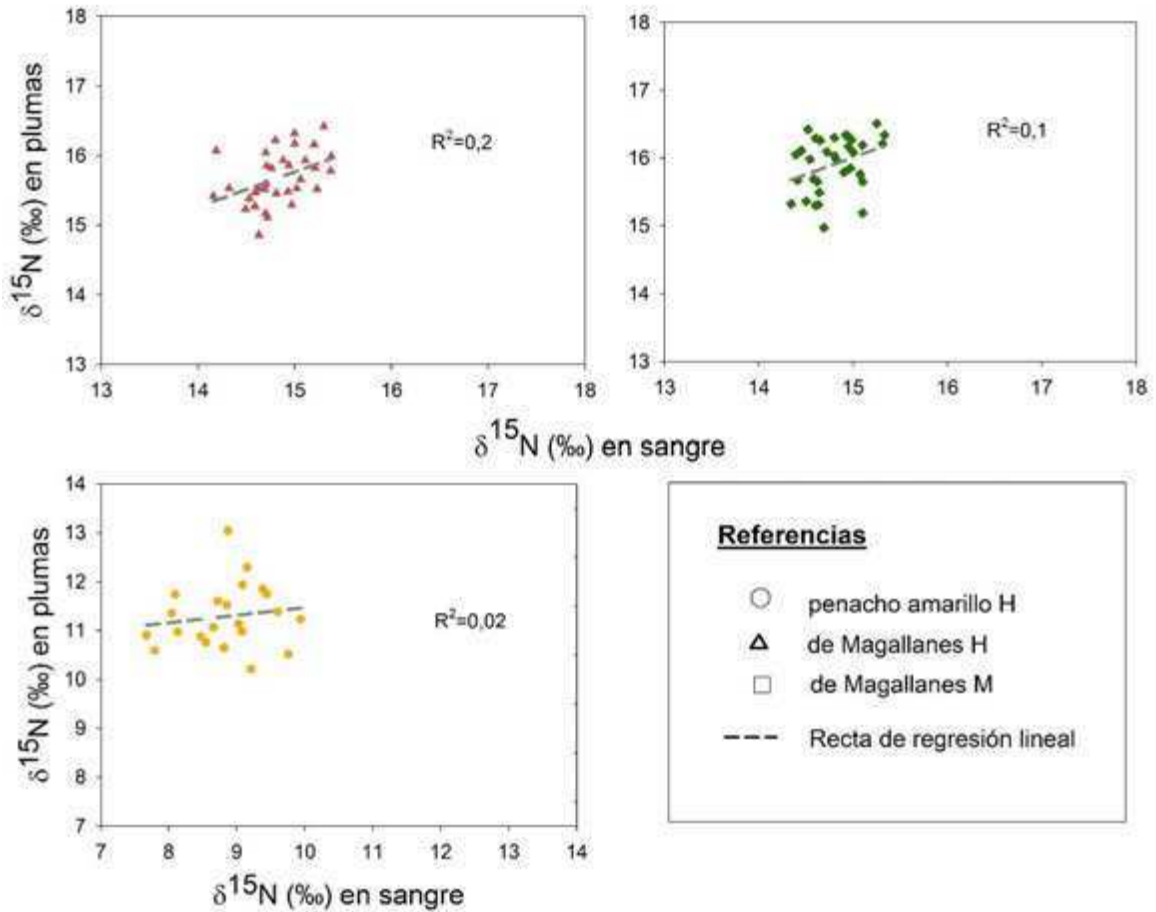


Tabla 1. Índice de nicho isotópico para hembras de pingüino penacho amarillo y machos y hembras de pingüino de Magallanes dentro (sangre) y fuera (plumas) de la temporada de cría, para los dos años de estudio. Se presentan los valores de las diferencias de a pares (‰) en las posiciones del nicho isotópico (distancia euclidiana; diagonal inferior) y el solapamiento de las áreas núcleo (AEEc; diagonal superior) entre grupos especie/sexo.

Especies de pingüino y sexo	penacho amarillo H	de Magallanes M	de Magallanes H
Sangre			
2012			
<i>penacho amarillo H</i>	-	0	0
<i>de Magallanes M</i>	6.77 (< 0.001)	-	1.19 (75.4%)
<i>de Magallanes H</i>	7.00 (< 0.001)	0.37 (0.46)	-
2013			
<i>penacho amarillo H</i>	-	0	0
<i>de Magallanes M</i>	7.72 (< 0.001)	-	0.08 (64.6%)
<i>de Magallanes H</i>	7.74 (< 0.001)	0.02 (0.99)	-
Plumas			
2012			
<i>penacho amarillo H</i>	-	0	0
<i>de Magallanes M</i>	6.80 (< 0.001)	-	0.09 (34.0%)
<i>de Magallanes H</i>	6.59 (< 0.001)	0.25 (0.23)	-
2013			
<i>penacho amarillo H</i>	-	0	0
<i>de Magallanes M</i>	7.24 (< 0.001)	-	0.14 (60.8%)
<i>de Magallanes H</i>	7.15 (< 0.001)	0.22 (0.33)	-

Tabla 2. Valores de isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en sangre y plumas, áreas núcleo (AEEb) y total (AT) y para los tres grupos especie/sexo, en los dos años (2012 y 2013) de estudio. Los valores entre paréntesis de las AEEb representan los intervalos de confianza del 95%. N=tamaño muestral.

Especie de pingüino y sexo	N	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)	$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	AEEb (‰)	AT (‰)
Sangre					
2012					
<i>penacho amarillo H</i>	10	-22.8 ± 0.9	9.2 ± 0.5	2.1 (1.3 - 3.4)	3.4
<i>de Magallanes M</i>	18	-19.2 ± 1.7	14.9 ± 0.3	2.2 (1.5 - 3.2)	3.2
<i>de Magallanes H</i>	18	-18.8 ± 1.5	15.0 ± 0.3	2.3 (1.5 - 3.3)	3.7
2013					
<i>penacho amarillo H</i>	12	-22.9 ± 0.6	8.5 ± 0.6	1.6 (1.0 - 2.4)	2.2
<i>de Magallanes M</i>	15	-18.3 ± 0.1	14.7 ± 0.2	0.6 (0.4 - 0.9)	0.3
<i>de Magallanes H</i>	15	-18.3 ± 0.1	14.7 ± 0.3	0.6 (0.4 - 0.9)	0.3
Plumas					
2012					
<i>penacho amarillo H</i>	10	-23.0 ± 0.9	11.6 ± 0.8	2.2 (1.3 - 3.5)	2.3
<i>de Magallanes M</i>	18	-18.0 ± 0.3	16.2 ± 0.2	0.6 (0.4 - 0.9)	0.6
<i>de Magallanes H</i>	18	-18.0 ± 0.3	15.9 ± 0.3	0.6 (0.4 - 0.9)	0.7
2013					
<i>penacho amarillo H</i>	12	-23.1 ± 0.7	11.0 ± 0.4	1.3 (0.8 - 2.1)	1.0
<i>de Magallanes M</i>	15	-17.5 ± 0.5	15.6 ± 0.4	1.0 (0.6 - 1.4)	1.1
<i>de Magallanes H</i>	15	-17.5 ± 0.3	15.4 ± 0.2	0.7 (0.4 - 1.0)	0.6

CAPITULO 7

Consideraciones finales

A lo largo de este trabajo se han estudiado aspectos de la ecología trófica y espacial de dos especies de pingüino que habitan en Isla de los Estados, abordados desde diferentes enfoques. Se estudiaron las poblaciones de ambas especies de pingüinos por separado, contemplando las relaciones a nivel intra-específico y la consistencia individual, y también su relación inter-específica. La utilización de dispositivos registradores de posición (latitud y longitud) aportó información novedosa y valiosa acerca de las áreas utilizadas por los pingüinos durante la etapa de cuidado temprano de pichones. Los análisis de isótopos estables fueron complementarios en este sentido, y además aportaron información muy importante para comprender la posición trófica de ambas especies. El estudio del comportamiento de buceo contribuyó a la comprensión del uso de la columna de agua por parte de ambas especies en las áreas de alimentación.

Los resultados obtenidos a lo largo de este trabajo, en respuesta a los objetivos planteados al comienzo, han permitido conocer y describir por primera vez a la población de pingüino de Magallanes que anida en Bahía Franklin en Isla de los Estados. Si bien esta población es pequeña en comparación con el resto de las colonias en su distribución, es importante destacar su amplio crecimiento en los últimos años. Este crecimiento posiblemente refleje condiciones ambientales favorables en el área en general, dado que la variabilidad inter-anual en el comportamiento de alimentación observado en este trabajo, no pareció afectar la habilidad de las parejas estudiadas para criar ambos pichones a lo largo de la primera etapa del ciclo reproductivo. Como ya se había indicado para otras colonias de la especie, las variaciones inter-anales observadas en los parámetros de buceo y en los valores de isótopos estables en este estudio, estarían remarcando la plasticidad que presenta esta especie acorde con los cambios que ocurren en el ambiente. El comportamiento de los pingüinos de Magallanes anidando en Isla de los Estados fue similar al de los pingüinos que anidan en otras colonias en zonas al sur de su distribución (ej. Canal Beagle, Estrecho de Magallanes), en varios de los aspectos estudiados (ej. tipo de alimentación, distancias recorridas en busca del alimento, horarios de salidas y llegadas, entre otras) (Radl y Culik 1999; Raya Rey et al. 2012b; Scioscia et al. 2014; Scioscia et al. 2016, entre otros).

Por su parte, los pingüinos penacho amarillo han sido estudiados con anterioridad en las colonias de Isla de los Estados (Schiavini y Raya Rey 2004; Raya Rey y Schiavini 2005; Raya Rey et al. 2007a). En este estudio, adicionalmente a lo ya conocido, se encontró un patrón de segregación espacial de las hembras durante la etapa de cuidado temprano de pichones, consistente a lo largo de los años. Se diferenciaron en el uso del espacio, en cuanto a las áreas de alimentación y el uso diferencial de la columna de agua, y muy levemente respecto del nivel trófico en que se alimentaron. La persistencia en el tiempo de una combinación de diferentes estrategias durante la etapa de cuidado temprano de pichones resultaría ventajosa para reducir la competencia intra-específica durante un periodo crítico del ciclo reproductivo, en la numerosa población de esta especie en Isla de los Estados.

Asimismo, se aportaron nuevas evidencias que apoyan la teoría de aprovisionamiento parental selectivo, por el cual los pichones de pingüino penacho amarillo de Isla de los Estados estarían recibiendo presas de mayor calidad que las que ingieren sus padres, apostando estos a la supervivencia de su progenie y consiguiente emancipación de los pichones criados al finalizar la etapa reproductiva. Sin embargo, no se observó segregación espacial en las áreas escogidas por los adultos para auto-aprovisionamiento y aprovisionamiento de los pichones.

Cuando se estudió la segregación de nichos entre las especies de pingüino simpátricas durante la etapa de cuidado temprano, presentaron diferencias tanto a nivel trófico como de hábitat de alimentación. Los datos de seguimiento directo, buceo e isótopos estables indicaron la posición en un nivel trófico menor y un mayor uso de hábitat de alimentación en aguas abiertas por parte de las hembras de pingüino penacho amarillo comparado con los pingüinos de Magallanes, que preferentemente utilizaron aguas costeras y se alimentaron en un nivel trófico mayor. Estas diferencias posiblemente actúan reduciendo la competencia entre estas dos especies durante la etapa de cría cuando están restringidos a explotar recursos dentro de un área limitada, alrededor de las colonias.

Posteriormente, al comparar los nichos de ambas especies de pingüinos fuera de la temporada de cría, durante el viaje de pre-muda, se observó consistencia en la segregación antes mencionada, indicando que entre ambas especies, en esta localidad, prevalecen las diferentes características en cuanto a su comportamiento de alimentación.

En contraste, se encontró muy poca evidencia de segregación intra-específica entre los nichos de alimentación de machos y hembras de pingüino de Magallanes anidando en Isla de los Estados. Este resultado fue inesperado considerando el dimorfismo sexual de la especie y las evidencias de otros estudios en otras colonias. Posibles explicaciones de

la no segregación de nichos sexo-específicas podrían relacionarse con el tamaño de la colonia (ej. denso-dependencia) y/o a la disponibilidad de presas en el área. No obstante, en otras colonias de la especie, se ha observado una segregación de nichos de alimentación entre poblaciones vecinas de la especie, indicando la posibilidad que la competencia intra-específica entre poblaciones sea mayor que dentro de las poblaciones. El patrón de solapamiento de los nichos entre machos y hembras de pingüino de Magallanes fue consistente fuera de la temporada de cría de pichones, durante la pre-muda. Y tampoco se observó especialización entre y dentro de las parejas, agregando evidencia a la no segregación entre sexos observada para la especie en la localidad de estudio.

Como se mencionaba al comienzo del trabajo, la importancia de estudiar la ecología espacial de las aves marinas radica en su potencial utilización como herramienta para la identificación de áreas importantes para las aves. De esta manera, el aporte de este trabajo contribuye como una herramienta para la planificación de la protección costero-marina en Isla de los Estados, que complemente su estatus de reserva natural existente, y permita extender la protección hacia las aguas adyacentes, abarcando los sitios de tránsito y alimentación que las aves marinas utilizan en el mar. Se destaca la necesidad de continuar estos estudios para profundizar el conocimiento adquirido, como así también generar nuevas herramientas para la designación de áreas marinas protegidas en la zona de estudio. Además, a través del estudio del comportamiento de alimentación de las aves marinas se puede establecer su rol en la cadena trófica, y extendido en el tiempo, poder establecer como los cambios en el ambiente afectan esos parámetros.

De esta manera, queda establecida la importancia de haber realizado este estudio, las sugerencias y nuevas preguntas que darán lugar a futuras investigaciones con el objetivo de ampliar los conocimientos sobre el ecosistema del Atlántico Sud-occidental.

REFERENCIAS

- Acha EM, Mianzan HW, Guerrero RA, et al (2004) Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *J Mar Syst* 44:83-105. doi: 10.1016/j.jmarsys.2003.09.005
- Agnew D, Kerry K (1995) Sexual dimorphism in penguins, Surrey Bea. Chipping Norton, NSW, Australia
- Ballard G, Dugger KM, Nur N, Ainley DG (2010) Foraging strategies of Adélie penguins: adjusting body condition to cope with environmental variability. *Mar Ecol Prog Ser* 405:287-302. doi: 10.3354/meps08514
- Barlow KE, Croxall JP (2002) Provisioning behaviour of macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus*. *Ibis (Lond 1859)* 144:248-258. doi: 10.1046/j.1474-919X.2002.00046.x
- Barquete V, Strauss V, Ryan PG (2013) Stable isotope turnover in blood and claws: A case study in captive African Penguins. *J Exp Mar Bio Ecol* 448:121-127. doi: 10.1016/j.jembe.2013.06.021
- Bearhop S, Adams CE, Waldron S, et al (2004) Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis. *J Anim Ecol* 73:1007-1012. doi: 10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x
- Bearhop S, Waldron S, Votier SC, Furness RW (2002) Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiol Biochem Zool* 75:451-458. doi: 10.1086/342800
- Begon M, Townsend C, Harper J (2006) *Ecology: from individuals to ecosystems*. Blackwell Publishers
- Birdlife International (2012) *Eudyptes chrysocome*. IUCN Red List Threat Species. doi: 10.2305/IUCN.UK.2012-1.RLTS.T22735250A37849176
- Boersma P, Frere E, Kane O, et al (2013) Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*). En: García-Borboroglu P, Boersma PD (eds) *Penguins: Natural history and Conservation*. University of Washington Press, Seattle, pp 232-263
- Boersma PD (2008) Penguins as Marine Sentinels. *Bioscience* 58:597-607.
- Boersma PD, Rebstock GA (2009) Foraging distance affects reproductive success in Magellanic penguins. *Mar Ecol Prog Ser* 375:263-275. doi: 10.3354/meps07753
- Boersma PD, Rebstock GA, Frere E, Moore SE (2009) Following the fish: penguins and

- productivity in the South Atlantic. *Ecol Monogr* 79:59-76.
- Boersma PD, Stokes DL, Yorio P (1990) Reproductive variability and historical change of Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina. En: Davis LS, Darby JT (eds) *Penguin Biology*. Academy Press, San Diego, pp 15-43
- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, et al (2003) The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *Am Nat* 161:1-28. doi: 10.1086/343878
- Booth J, McQuaid C (2013) Northern rockhopper penguins prioritise future reproduction over chick provisioning. *Mar Ecol Prog Ser* 486:289-304. doi: 10.3354/meps10371
- Bost CA, Jaeger A, Huin W, et al (2008) Monitoring prey availability via data loggers deployed on seabirds: advances and present limitations. En: Tsukamoto K, Kawamura T, Takeuchi T, et al. (eds) *Fisheries for Global Welfare and Environment, 5th World Fisheries Congress 2008*. TERRAPUB, pp 121-137
- Brown CR (1989) Energy requirements and food consumption of Eudyptes penguins at the Prince Edward Islands. *Antarct Sci* 1:15-21. doi: 10.1017/S0954102089000040
- Browne T, Lalas C, Mattern T, Van Heezik Y (2011) Chick starvation in yellow-eyed penguins: evidence for poor diet quality and selective provisioning of chicks from conventional diet analysis and stable isotopes. *Austral Ecol* 36:99-108. doi: 10.1111/j.1442-9993.2010.02125.x
- Cairns DK (1989) The regulation of seabird colony size: A hinterland model. *Am Nat* 134:141-146.
- Campagna C, Sanderson EW, Coppolillo PB, et al (2008) A species approach to marine ecosystem conservation. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 17:122-147. doi: 10.1002/aqc
- Casarsa L (2005) Morfología y comportamiento de los cardúmenes de sardina fueguina (*Sprattus fueguensis*) en dos sectores característicos del Atlántico Sudoccidental. Universidad Nacional de Mar del Plata
- Ceia FR, Paiva VH, Fidalgo V, et al (2014) Annual and seasonal consistency in the feeding ecology of an opportunistic species, the yellow-legged gull *Larus michahellis*. *Mar Ecol Prog Ser* 497:273-284. doi: 10.3354/meps10586
- Ceia FR, Phillips R a., Ramos J a., et al (2012) Short- and long-term consistency in the foraging niche of wandering albatrosses. *Mar Biol* 159:1581-1591. doi: 10.1007/s00227-012-1946-1

- Ceia FR, Ramos J a. (2015) Individual specialization in the foraging and feeding strategies of seabirds: a review. *Mar Biol.* doi: 10.1007/s00227-015-2735-4
- Chaurand T, Weimerskirch H (1994) The regular alternation of short and long foraging trips in the blue petrel *Halobaena caerulea*: a previously undescribed strategy of food provisioning in a pelagic seabird. *J Anim Ecol* 63:275-282. doi: 10.2307/5546
- Cherel Y, Hobson K (2007) Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 329:281-287. doi: 10.3354/meps329281
- Cherel Y, Hobson K a, Hassani S (2005a) Isotopic discrimination between food and blood and feathers of captive penguins: implications for dietary studies in the wild. *Physiol Biochem Zool* 78:106-115. doi: 10.1086/425202
- Cherel Y, Hobson KA, Bailleul F, Groscolas R (2005b) Nutrition, physiology, and stable isotopes: New information from fasting and molting penguins. *Ecology* 86:2881-2888.
- Cherel Y, Hobson KA, Weimerskirch H (2000) Using stable-isotope analysis of feathers to distinguish moulting and breeding origins of seabirds. *Oecologia* 122:155-162. doi: 10.1007/PL00008843
- Cherel Y, Phillips RA, Hobson KA, McGill R (2006) Stable isotope evidence of diverse species-specific and individual wintering strategies in seabirds. *Biol Lett* 2:301-3. doi: 10.1098/rsbl.2006.0445
- Ciancio J, Florencia B, Frere E (2015) Combining a geographic information system, known dietary, foraging and habitat preferences, and stable isotope analysis to infer the diet of Magellanic Penguins in their austral distribution. *Emu* 115:237-246. doi: <http://dx.doi.org/10.1071/MU14032>
- Ciancio JE, Pascual MA, Botto F, et al (2008) Trophic relationships of exotic anadromous salmonids in the southern Patagonian Shelf as inferred from stable isotopes. *Limnol Oceanogr* 53:788-798. doi: 10.4319/llo.2008.53.2.0788
- Clarke J, Manly B, Knowles K, et al (1998) Sex differences in Adélie penguin foraging strategies. *Polar Biol* 20:248-258.
- Copello S, Dogliotti AI, Gagliardini DA, Quintana F (2011) Oceanographic and biological landscapes used by the Southern Giant Petrel during the breeding season at the Patagonian Shelf. *Mar Biol* 158:1247-1257. doi: 10.1007/s00227-011-1645-3
- Costa DP (1991) Reproductive and foraging energetics of high latitude penguins,

- albatrosses and pinnipeds: implications for life history patterns. *Am Zool* 31:111-130.
- Coulson J (2002) Colonial breeding in seabirds. En: Shreiber E, Burger J (eds) *Biology of Marine Birds*. CRC Press, Florida, pp 87-113
- Croxall J (1984) Seabirds. En: Laws R (ed) *Antarctic ecology*, Vol. 2. Academic Press, London & New York, pp 533-619
- Croxall JP (1987) *Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge
- Croxall JP, Prince PA (1980) Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia. *Biol J Linn Soc* 14:103-131. doi: doi:10.1111/j.1095-8312.1980.tb00101.x
- Dehnhard N, Ludynia K, Masello JF, et al (2016) Plasticity in foraging behaviour and diet buffers effects of inter-annual environmental differences on chick growth and survival in southern rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome*. *Polar Biol* 1-15. doi: 10.1007/s00300-015-1887-5
- Dehnhard N, Voigt CC, Poisbleau M, et al (2011) Stable isotopes in southern rockhopper penguins: Foraging areas and sexual differences in the non-breeding period. *Polar Biol* 34:1763-1773. doi: 10.1007/s00300-011-1026-x
- Diez MJ, Cabreira AG, Madirolas A, Lovrich GA (2016) Hydroacoustical evidence of the expansion of pelagic swarms of *Munida gregaria* (Decapoda, Munididae) in the Beagle Channel and the Argentine Patagonian Shelf, and its relationship with habitat features. *J Sea Res* 114:1-12. doi: 10.1007/s13398-014-0173-7.2
- Dingemanse NJ, Dochtermann N a. (2013) Quantifying individual variation in behaviour: Mixed-effect modelling approaches. *J Anim Ecol* 82:39-54. doi: 10.1111/1365-2656.12013
- Elton C (1927) *Animal ecology*. Sidgwick & Jackson, LTD, London
- Everitt B, Hothorn T (2010) *A Handbook of Statistical Analyses Using R*, 2nd edn. Chapman & Hall/ CRC, Boca Raton, Florida
- Falabella V, Campagna C, Croxall J (Eds) (2009) *Atlas del mar Patagónico, especies y espacios /Atlas of the Patagonian Sea, species and spaces*. Wildlife Conservation Society and Birdlife International, Ciudad Autónoma de Buenos Aires
- Forero M, González-Solís J, Hobson K, et al (2005) Stable isotopes reveal trophic segregation by sex and age in the southern giant petrel in two different food webs. *Mar*

Ecol Prog Ser 296:107-113. doi: 10.3354/meps296107

- Forero MG, Hobson KA, Bortolotti GR, et al (2002a) Food resource utilisation by the Magellanic penguin evaluated through stable-isotope analysis: segregation by sex and age and influence on offspring quality. *Mar Ecol Prog Ser* 234:289-299. doi: 10.3354/meps234289
- Forero MG, Tella JL, Donázar JA, et al (2001) Phenotypic assortative mating and within-pair sexual dimorphism and its influence on breeding success and offspring quality in Magellanic penguins. *Can J Zool* 79:1414-1422. doi: 10.1139/z01-088
- Forero MG, Tella JL, Hobson KA., et al (2002b) Conspecific food competition explains variability in colony size: a test in Magellanic penguins. *Ecology* 83:3466-3475.
- Fox J, Weisberg S (2009) CAR: Companion to applied regression, R Package version 1.2-16.
- France RL (1995) Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Mar Ecol Prog Ser* 124:307-312. doi: 10.3354/meps124307
- Frere E, Gandini P, Lichtschein V (1996) Variación latitudinal en la dieta del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la costa Patagónica, Argentina. *Ornitología Neotrop* 7:35-41.
- Gales RC, Williams C, Ritz D (1990) Foraging behaviour of the little penguin, *Eudyptula minor*: initial results and assessment of instrument effect. *J Zool London* 220:61-85. doi: 10.1111/j.1469-7998.1990.tb04294.x
- Gandini PA, Frere E, Holik TM (1992) Implicancias de las diferencias en el tamaño corporal entre colonias para el uso de medidas morfométricas como método de sexado en *Spheniscus magellanicus*. *El Hornero* 13:211-213.
- Green K, Williams R, Green MG (1998) Foraging ecology and diving behaviour of Macaroni Penguins *Eudyptes chrysolophus* at Heard Island. *Mar Ornithol* 26:27-34.
- Grémillet D, Dell'Omo G, Ryan P, et al (2004) Offshore diplomacy or how seabirds mitigate intra-specific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies. *Mar Ecol Prog Ser* 268:265-279. doi: 10.3354/meps268265
- Griffin JN, Silliman BR (2012) Resource Partitioning and Why It Matters. *Nat Educ Knowl* 3:49.
- Hammerschlag-Peyer CM, Yeager LA, Araújo MS, Layman CA (2011) A hypothesis-testing framework for studies investigating ontogenetic niche shifts using stable isotope ratios.

- Hansen JE (1999) Estimación de parámetros poblacionales del efectivo de Sardina Fueguina (*Sprattus fueguensis*) de la costa continental Argentina. INIDEP Inf Técnico 27:1-18.
- Hanuis N, Bost C-A, Huin W, et al (2010) Measuring foraging activity in a deep-diving bird: comparing wiggles, oesophageal temperatures and beak-opening angles as proxies of feeding. J Exp Biol 213:3874-80. doi: 10.1242/jeb.044057
- Harris S, Quintana F, Raya Rey A (2012) Prey search behavior of the imperial cormorant (*Phalacrocorax atriceps*) during the breeding season at Punta León, Argentina. Waterbirds 35:312-323. doi: 10.1675/063.035.0212
- Hinke JT, Polito MJ, Goebel ME, et al (2015) Spatial and isotopic niche partitioning during winter in chinstrap and Adélie penguins from the South Shetland Islands. Ecosphere 6:Art. 125.
- Hlopec R, Loekemeyer N (2009) Reserva Provincial Isla De Los Estados: su patrimonio natural y cultural, 1a ed. Secretaría de Desarrollo Sustentable y Ambiente. Dirección de Areas Protegidas y Biodiversidad., Ushuaia
- Hobson K a. (2005) Using stable isotopes to trace long-distance dispersal in birds and other taxa. Divers Distrib 11:157-164. doi: 10.1111/j.1366-9516.2005.00149.x
- Hobson KA, Gloutney ML, Gibbs HL (1997) Preservation of blood and tissue samples for stable-carbon and stable-nitrogen isotope analysis. Can J Zool 75:1720-1723. doi: 10.1139/z97-799
- Hobson KA, Piatt JFJ, Pitocchelli J (1994) Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. J Anim Ecol 63:786-798. doi: 10.2307/5256
- Hull CL (1996) Morphometric indices for sexing adult Royal *Eudyptes schlegeli* and Rockhopper *E. chrysocome* penguins at MacQuarie Island. Mar Ornithol 24:23-27.
- Hutchinson G (1957) Concluding remarks. Cold Spring Harbor Symposium on Quantitative Biology. 22:415-427.
- Hyrenbach KD, Fernández P, Anderson DJ (2002) Oceanographic habitats of two sympatric North Pacific albatrosses during the breeding season. Mar Ecol Prog Ser 233:283-301.
- Ivanovic ML (2010) Alimentación del calamar *Illex argentinus* en la región patagónica durante el verano de los años 2006, 2007 y 2008. Rev Investig y Desarro Pesq 20:51-63.

- Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J Anim Ecol* 80:595-602. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x
- Jansen JJK, Boveng PLP, Bengtson JKL (1998) Foraging modes of chinstrap penguins: contrasts between day and night. *Mar Ecol Prog Ser* 165:161-172. doi: 10.3354/meps165161
- Kokubun N, Takahashi A, Mori Y, et al (2009) Comparison of diving behavior and foraging habitat use between chinstrap and gentoo penguins breeding in the South Shetland Islands, Antarctica. *Mar Biol* 157:811-825. doi: 10.1007/s00227-009-1364-1
- Layman CA, Allgeier JE (2012) Characterizing trophic ecology of generalist consumers: A case study of the invasive lionfish in the Bahamas. *Mar Ecol Prog Ser* 448:131-141. doi: 10.3354/meps09511
- Layman CA, Araujo MS, Boucek R, et al (2012) Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biol Rev Camb Philos Soc* 87:545-62. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x
- Layman CA, Quattrochi JP, Peyer CM, Allgeier JE (2007) Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecol Lett* 10:937-44. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01087.x
- Lenth R V., Herve M (2015) lsmeans: Least-Squares Means. R package version 2.19. <http://CRAN.R-project.org/package=lsmeans>.
- Lewis S, Sherratt TN, Hamer KC, Wanless S (2001) Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* 412:816-819. doi: 10.1038/35090566
- Liljeström M, Emslie SD, Frierson D, Schiavini A (2007) Avian predation at a Southern Rockhopper Penguin colony on Staten Island, Argentina. *Polar Biol* 31:465-474. doi: 10.1007/s00300-007-0372-1
- Ludynia K, Dehnhard N, Poisbleau M, et al (2013) Sexual segregation in rockhopper penguins during incubation. *Anim Behav* 85:255-267. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.11.001
- Masello JF, Mundry R, Poisbleau M, et al (2010) Diving seabirds share foraging space and time within and among species. *Ecosphere* 1:Art 19. doi: 10.1890/ES10-00103.1
- Mattern T, Ellenberg U, Houston DM, Davis LS (2007) Consistent foraging routes and benthic foraging behaviour in yellow-eyed penguins. *Mar Ecol Prog Ser* 343:295-306.

doi: 10.3354/meps06954

- Michalik A, McGill RRA, van Noordwijk HJ, et al (2013) Stable isotopes reveal variable foraging behaviour in a colony of the Imperial Shag *Phalacrocorax atriceps*: differences between ages, sexes and years. *J Ornithol* 154:239-249. doi: 10.1007/s10336-012-0890-7
- Minagawa M, Wada E (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim Cosmochim Acta* 48:1135-1140. doi: 10.1016/0016-7037(84)90204-7
- Mizutani H, Kabaya Y, Moors P, et al (1991) Nitrogen isotope ratios identify deserted seabird colonies. *Auk* 108:960-964.
- Newsome SD, Martinez del Rio C, Bearshop S, Phillips DL (2007) A niche for isotopic ecology. *Front Ecol Environ* 5:429-436. doi: 10.1890/060150.01
- Newsome SD, Yeakel JD, Wheatley P V, Tinker MT (2012) Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. *J Mammal* 93:329-341. doi: 10.1644/11-MAMM-S-187.1
- Orsi H, Whitworth III T, Nowlin WDJ (1995) On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current. *Deep Sea Res* 42:641-673.
- Padovani LN, Viñas MD, Sabatini ME, et al (2015) Aspectos poblacionales de *Themisto gaudichaudii*, una especie clave en la trama trófica de la plataforma Patagónica Austral. *Rev Investig y Desarro Pequero* 26:69-88.
- Padovani LN, Viñas MD, Sánchez F, Mianzan H (2012) Amphipod-supported food web: *Themisto gaudichaudii*, a key food resource for fishes in the southern Patagonian Shelf. *J Sea Res* 67:85-90. doi: 10.1016/j.seares.2011.10.007
- Parnell A, Jackson A (2013) SIAR: Stable Isotope Analysis in R.
- Pelletier L, Chiaradia A, Kato A, Ropert-Coudert Y (2014) Fine-scale spatial age segregation in the limited foraging area of an inshore seabird species, the little penguin. *Oecologia* 176:399-408. doi: 10.1007/s00442-014-3018-3
- Pérez-Barros P, Romero C, Calcagno JA, Lovrich GA (2010) Similar feeding habits of two morphs of *Munida gregaria* (Decapoda) evidence the lack of trophic polymorphism. *Rev Biol Mar Oceanogr* 45:461-470. doi: 10.4067/S0718-19572010000300011
- Phillips RA, McGill R a R, Dawson DA, Bearhop S (2011) Sexual segregation in distribution, diet and trophic level of seabirds: Insights from stable isotope analysis. *Mar Biol*

158:2199-2208. doi: 10.1007/s00227-011-1725-4

- Phillips RA, Silk JRD, Croxall JP, et al (2005) Summer distribution and migration of nonbreeding albatrosses: individual consistencies and implications for conservation. *Ecology* 86:2386-2396.
- Pinheiro J, Bates D (2000) *Mixed-effects models in S and S-PLUS*. Springer. Statistics and Computing, Verlag, New York
- Pinheiro J, Bates DM, Saikat D, et al (2015) *Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. 325.
- Polito M, Trivelpiece W, Patterson W, et al (2015) Contrasting specialist and generalist patterns facilitate foraging niche partitioning in sympatric populations of *Pygoscelis* penguins. *Mar Ecol Prog Ser* 519:221-237. doi: 10.3354/meps11095
- Ponce JF, Fernández M (2014) *Climatic and environmental history of Isla de los Estados, Argentina*, SpringerBr. Springer, Springer Dordrecht Heidelberg New York London
- Post DM (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83:703-718. doi: Doi 10.2307/3071875
- Post DM, Layman CA, Arrington DA, et al (2007) Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* 152:179-89. doi: 10.1007/s00442-006-0630-x
- Pozzi LM, Borboroglu PG, Boersma PD, Pascual M a. (2015) Population regulation in Magellanic penguins: what determines changes in colony size? *PLoS One* 10:e0119002. doi: 10.1371/journal.pone.0119002
- Pütz K, Ingham RJ, Smith JG, Croxall JP (2001) Population trends, breeding success and diet composition of gentoo *Pygoscelis papua*, magellanic *Spheniscus magellanicus* and rockhopper *Eudyptes chrysocome* penguins in the Falkland Islands. *Polar Biol* 24:793-807. doi: 10.1007/s003000100293
- Pütz K, Raya Rey A, Huin N, et al (2006a) Diving characteristics of southern rockhopper penguins (*Eudyptes c. chrysocome*) in the southwest Atlantic. *Mar Biol* 149:125-137. doi: 10.1007/s00227-005-0179-y
- Pütz K, Raya Rey A, Otley H (2013) Southern rockhopper penguin (*Eudyptes chrysocome*). En: García-Borboroglu P, Boersma PD (eds) *Penguins: Natural history and Conservation*. University of Washington Press, Seattle, pp 113-130
- Pütz K, Raya Rey A, Schiavini A, et al (2006b) Winter migration of rockhopper penguins

- (*Eudyptes c. chrysocome*) breeding in the Southwest Atlantic: is utilisation of different foraging areas reflected in opposing population trends? *Polar Biol* 29:735-744. doi: 10.1007/s00300-006-0110-0
- Quillfeldt P, Cherel Y, Delord K, Weimerkirch H (2015) Cool, cold or colder? Spatial segregation of prions and blue petrels is explained by differences in preferred sea surface temperatures. *Biol Lett* 11:20141090.
- R Core T (2015) R: A language and environment for statistical computing.
- Radl A, Culik BM (1999) Foraging behaviour and reproductive success in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*): a comparative study of two colonies in southern Chile. *Mar Biol* 133:381-393. doi: 10.1007/s002270050477
- Ratcliffe N, Crofts S, Brown R, et al (2014) Love thy neighbour or opposites attract? Patterns of spatial segregation and association among crested penguin populations during winter. *J Biogeogr* 41:1183-1192. doi: 10.1111/jbi.12279
- Ratcliffe N, Takahashi A, O'Sullivan C, et al (2013) The roles of sex, mass and individual specialisation in partitioning foraging-depth niches of a pursuit-diving predator. *PLoS One* 8:e79107. doi: 10.1371/journal.pone.0079107
- Raya Rey A, Bost CA, Schiavini A, Pütz K (2010) Foraging movements of Magellanic Penguins *Spheniscus magellanicus* in the Beagle Channel, Argentina, related to tide and tidal currents. *J Ornithol* 151:933-943. doi: 10.1007/s10336-010-0531-y
- Raya Rey A, Polito M, Archuby D, Coria N (2012a) Stable isotopes identify age- and sex-specific dietary partitioning and foraging habitat segregation in southern giant petrels breeding in Antarctica and southern Patagonia. *Mar Biol* 159:1317-1326. doi: 10.1007/s00227-012-1912-y
- Raya Rey A, Pütz K, Scioscia G, et al (2012b) Sexual differences in the foraging behaviour of Magellanic Penguins related to stage of breeding. *Emu* 112:90-96. doi: 10.1071/MU11065
- Raya Rey A, Pütz K, Simeone A, et al (2013) Comparative foraging behaviour of sympatric Humboldt and Magellanic Penguins reveals species-specific and sex-specific strategies. *Emu* 113:145-153. doi: 10.1071/MU12040
- Raya Rey A, Rosciano N, Liljesthrom M, et al (2014) Species-specific population trends detected for penguins, gulls and cormorants over 20 years in sub-Antarctic Fuegian Archipelago. *Polar Biol* 37:1343-1360. doi: 10.1007/s00300-014-1526-6

- Raya Rey A, Sáenz Samaniego R, Petracci PF (2012c) New records of South American sea lion *Otaria flavescens* predation on southern rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome* at Staten Island, Argentina. *Polar Biol* 35:319-322. doi: 10.1007/s00300-011-1072-4
- Raya Rey A, Schiavini A (2005) Inter-annual variation in the diet of female southern rockhopper penguin (*Eudyptes chrysocome chrysocome*) at Tierra del Fuego. *Polar Biol* 28:132-141. doi: 10.1007/s00300-004-0668-3
- Raya Rey A, Trathan P, Pütz K, Schiavini A (2007a) Effect of oceanographic conditions on the winter movements of rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* from Staten Island, Argentina. *Mar Ecol Prog Ser* 330:285-295. doi: 10.3354/meps330285
- Raya Rey A, Trathan P, Schiavini A (2007b) Inter-annual variation in provisioning behaviour of Southern Rockhopper Penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* at Staten Island, Argentina. *Ibis (Lond 1859)* 149:826-835. doi: 10.1111/j.1474-919X.2007.00718.x
- Riccaldelli L, Newsome SD, Dellabianca NA, et al (2013) Ontogenetic diet shift in Commerson's dolphin (*Cephalorhynchus commersonii commersonii*) off Tierra del Fuego. *Polar Biol* 36:617-627. doi: 10.1007/s00300-013-1289-5
- Riccaldelli L, Newsome SD, Fogel ML, Fernández DA (2016) Trophic interactions and food web structure of a subantarctic marine food web in the Beagle Channel: Bahía Lapataia, Argentina. *Polar Biol*. doi: 10.1007/s00300-016-2007-x
- Romero SI, Piola AR, Charo M, Eiras Garcia CA (2006) Chlorophyll- a variability off Patagonia based on SeaWiFS data. *J Geophys Res* 111:1-11. doi: 10.1029/2005JC003244
- Ropert-Coudert Y, Kato A, Bost C-A, et al (2002) Do Adélie penguins modify their foraging behaviour in pursuit of different prey? *Mar Biol* 140:647-652. doi: 10.1007/s00227-001-0719-z
- Ropert-Coudert Y, Kato A, Naito Y, Cannell BL (2003) Individual diving strategies in the little penguin. *Waterbirds* 26:403-408. doi: 10.1675/1524-4695(2003)026[0403:IDSITL]2.0.CO;2
- Sabatini M, Reta R, Matano R (2004) Circulation and zooplankton biomass distribution over the southern Patagonian shelf during late summer. *Cont Shelf Res* 24:1359-1373. doi: 10.1016/j.csr.2004.03.014

- Sabatini ME, Álvarez Colombo GL (2001) Seasonal pattern of zooplankton biomass in the Argentinian shelf off Southern Patagonia (45°-55°S). *Sci Mar* 65:21-31. doi: 10.3989/scimar.2001.65n121
- Sala J, Wilson R, Frere E, Quintana F (2012a) Foraging effort in Magellanic penguins in coastal Patagonia, Argentina. *Mar Ecol Prog Ser* 464:273-287. doi: 10.3354/meps09887
- Sala JE, Wilson RP, Quintana F (2012b) How much is too much? Assessment of prey consumption by Magellanic penguins in Patagonian colonies. *PLoS One* 7:e51487. doi: 10.1371/journal.pone.0051487
- Sánchez RP, Remeslo A, Madirolas A, de Ciechowski JD (1995) Distribution and abundance of post-larvae and juveniles of the patagonian sprat, *Sprattus fuegensis*, and related hydrographic conditions. *Fish Res* 23:47-81. doi: 10.1016/0165-7836(94)00339-X
- Sapoznikow A, Quintana F (2003) Foraging behavior and feeding locations of Imperial Cormorants and Rock Shags breeding sympatrically in Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 26:184-191. doi: 10.1675/1524-4695(2003)026
- Schiavini A (2000) Staten Island, Tierra del Fuego: The Largest Breeding Ground for Southern Rockhopper Penguins? *Waterbirds* 23:286-291.
- Schiavini A, Raya Rey A (2001) Aves y mamíferos marinos en Tierra del Fuego. Estado de situación, interacción con actividades humanas y recomendaciones para su manejo. Puerto Madryn
- Schiavini A, Raya Rey A (2004) Long days, long trips: foraging ecology of female rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* at Tierra del Fuego. *Mar Ecol Prog Ser* 275:251-262.
- Schiavini A, Yorio P, Gandini P, et al (2005) Los pingüinos de las costas argentinas: estado poblacional y conservación. *El Hornero* 20:5-23.
- Schiavini ACM, Goodall RNP, Lescrauwaet A-K, Alonso MK (1997) Food habits of the peale's dolphin, *Lagenorhynchus australis*; review and new information. *Reports Int Whal Comm* 47:827-834.
- Scioscia G (2011) Ecología trófica del Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) y sus implicancias en la ecología reproductiva en el Canal Beagle, Tierra del Fuego. Universidad Nacional de Mar del Plata

- Scioscia G, Raya Rey A, Favero M, Schiavini A (2010) Factores que afectan el éxito reproductivo y de la calidad de la nidada del pingüino patagónico en el Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina. *Hornero* 25:17-25.
- Scioscia G, Raya Rey A, Favero M, Schiavini A (2009) Patrón de asistencia a la colonia en el pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) de la Isla Martillo, Canal Beagle: Implicancias para minimizar el disturbio humano. *Ornitol Neotrop* 20:27-34.
- Scioscia G, Raya Rey A, Saenz Samaniego RA, et al (2014) Intra- and interannual variation in the diet of the Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) at Martillo Island, Beagle Channel. *Polar Biol* 37:1421-1433. doi: 10.1007/s00300-014-1532-8
- Scioscia G, Raya Rey A, Schiavini A (2016) Breeding biology of Magellanic Penguins (*Spheniscus magellanicus*) at the Beagle Channel: interannual variation and its relationship with foraging behaviour. *J Ornithol*. doi: 10.1007/s10336-016-1341-7
- Scolaro JA, Wilson RP, Laurenti S, et al (1999) Feeding preferences of the Magellanic Penguin over its breeding range in Argentina. *Waterbirds* 22:104-110.
- Silva L, Saporit F, Vales D, et al (2014) Differences in diet composition and foraging patterns between sexes of the Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) during the non-breeding period as revealed by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in feathers and bone. *Mar Biol* 161:1195-1206. doi: 10.1007/s00227-014-2410-1
- Simeone A, Wilson RP (2003) In-depth studies of Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) foraging: can we estimate prey consumption by perturbations in the dive profile? *Mar Biol* 143:825-831. doi: 10.1007/s00227-003-1114-8
- Thompson KR (1993) Variation in Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus* diet in the Falkland Islands. *Mar Ornithol* 21:57-67.
- Trites AW (2001) Marine mammal trophic levels and interactions. *Encycl Ocean Sci* 1628-1633. doi: 10.1006/rwos.2001.0441
- Turner TF, Collyer ML, Krabbenhoft TJ (2010) A general hypothesis-testing framework for stable isotope ratios in ecological studies. *Ecology* 91:2227-33. doi: 10.1890/09-1454.1
- Vander Zanden MJ, Rasmussen JB (2001) Variation in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnol Oceanogr* 46:2061-2066. doi: 10.4319/lo.2001.46.8.2061
- Walker BG, Boersma PD (2003) Diving behavior of Magellanic penguins (*Spheniscus*

- magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina. Can J Zool 81:1471-1483. doi: 10.1139/Z03-142
- Warham J (1975) The crested penguins. En: Stonehouse B (ed) The biology of penguins. The Macmillan Press, London, pp 189-269
- Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? Deep Res Part II Top Stud Oceanogr 54:211-223. doi: 10.1016/j.dsr2.2006.11.013
- Weimerskirch H, Cherel Y, Cuenot-Chaillet F, Ridoux V (1997) Alternative foraging strategies and resource allocation by male and female Wandering Albatrosses. Ecology 78:2051-2063. doi: 10.1890/0012-9658(1997)078
- Weimerskirch H, Gault A, Cherel Y (2005) Prey distribution and patchiness: factors in foraging success and efficiency of Wandering Albatrosses. Ecology 86:2611-2622. doi: 10.1890/04-1866
- Weiss F, Furness RW, McGill RAR, et al (2009) Trophic segregation of Falkland Islands seabirds: insights from stable isotope analysis. Polar Biol 32:1753-1763. doi: 10.1007/s00300-009-0674-6
- Wilson R, Culik B, Peters G, Bannasch R (1996) Diving behaviour of Gentoo penguins, *Pygoscelis papua*; factors keeping dive profiles in shape. Mar Biol 126:153-162.
- Wilson RP (2010) Resource partitioning and niche hyper-volume overlap in free-living Pygoscelid penguins. Funct Ecol 24:646-657. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01654.x
- Wilson RP, Puetz K, Bost, Charles A, et al (1993) Diel dive depth in penguins in relation to diel vertical migration of prey: whose dinner by candlelight? Mar Ecol Prog Ser 94:101-104. doi: 10.3354/meps094101
- Wilson RP, Putz K, Peters G, et al (1997) Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. Wildl Soc Bull 25:101-106.
- Wilson RP, Scolaro JA, Gremillet D, et al (2005) How do Magellanic Penguins cope with the variability in their access to prey? Ecol Monogr 75:379-401. doi: 10.1890/04-1238
- Wood AG, Naef-Daenzer B, Prince PA, Croxall JP (2000) Quantifying habitat use in satellite-tracked pelagic seabirds: application of kernel estimation to albatross locations. J Avian Biol 31:278-286. doi: 10.1034/j.1600-048X.2000.310302.x
- Zavalaga CB, Halls JN, Mori GP, et al (2010) At-sea movement patterns and diving behavior of peruvian boobies *Sula variegata* in northern Peru. Mar Ecol Prog Ser 404:259-274. doi: 10.3354/meps08490

Zuur AF, Ieno EN, Walker NJ, et al (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer Science+Business Media, New York