Universidad de Buenos Aires

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Ecología trófica de *Eudyptes chrysocome chrysocome* en el mar austral

"Tesis presentada para optar por el título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el área de Biología"

Andrea Nélida Raya Rey

Director de Tesis: Adrián Schiavini

Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas
Centro Austral de Investigaciones Científicas

Buenos Aires, 2005

Ecología trófica de *Eudyptes chrysocome chrysocome* en el mar austral

Ecología trófica de *Eudyptes chrysocome chrysocome* en el mar austral

Resumen

Durante la última década se ha reportado una importante reducción poblacional de *Eudyptes chrysocome* de hasta un 90% en algunas localidades. La mayoría de las amenazas propuestas para explicar esta reducción incluyen el ambiente marino, las actividades antrópicas y los cambios en los parámetros oceanográficos. El desarrollo de los sensores remotos ha revolucionado nuestra habilidad para caracterizar el comportamiento de alimentación, los rangos de alimentación, las áreas de alimentación y los destinos invernales de las aves marinas. Con el objeto de entender las causas de la disminución poblacional en el pingüino penacho amarillo se intenta determinar el rol de esos pingüinos en el ecosistema marino. Para esto se estudió la tasa de aprovisionamiento, la dieta, su variación interanual y en las diferentes etapas del ciclo reproductivo, el comportamiento de buceo durante la etapa reproductiva y los movimientos de los pingüinos tanto durante la etapa de incubación como durante la dispersión invernal, así como las características oceanográficas que determinan esa distribución.

El pingüino penacho amarillo de Isla de los Estados *Eudyptes c. chrysocome* presenta diferencias entre sexos en el comportamiento de aprovisionamiento al pichón. Las hembras alimentan al pichón durante todo el periodo de cría, a una mayor tasa durante la etapa de cuidado temprano, mientras que los machos lo hacen sólo durante la etapa de guardería a una tasa mayor que la hembra para esa etapa. La variación interanual en la tasa de aprovisionamiento sólo fue observada en hembras. La supervivencia diferencial de los pichones observada sugiere que la hembra tendría el rol determinante en la supervivencia del pichón.

La dieta estuvo dominada por crustáceos gregarios, pequeños juveniles de calamares y pulpos, y larvas y juveniles de peces. Se encontró una gran variabilidad en la contribución relativa de los diferentes ítems presa durante las tres temporadas estudiadas. Estos datos sugieren variabilidad en la disponibilidad de presas en el mar durante el período de estudio y una ausencia de evidencia de selección en los ítems presa consumidos.

Durante el período de cuidad temprano, la hembra del pingüino penacho amarillo del sur realiza viajes más largos y entre 5 y 7 veces más viajes que incluyen noche que las subespecies del norte y del este. Esta duración podría explicarse por los extensos periodos de crepúsculo y por las migraciones verticales diarias de las especies presas, confirmando la plasticidad fenotípica de estos pingüinos en respuesta a diferentes ambientes marinos. Las características de los viajes de alimentación podrían contribuir a sostener esta gran colonia de más de 167.000 parejas reproductoras.

Los pingüinos de Isla de los Estados durante la etapa de incubación viajan lejos de la colonia en dirección sudeste hacia la zona del frente polar. El esfuerzo en términos de duración del viaje y área total cubierta durante esta etapa fue mayor para los machos que para las hembras. Se encontraron diferencias respecto a los parámetros de buceos con los individuos de las Islas Malvinas y en las hembras según la etapa. Se sugiere que además de la plasticidad fenotípica en función de los ambientes oceanográficos, esta especie puede modificar su comportamiento de buceo en las distintas etapas del ciclo reproductivo en función de las obligaciones parentales en cada etapa.

El rango de distribución del pingüino penacho amarillo de Isla de los Estados comprendió más de un millón de kilómetros cuadrados y se extendió, de norte a sur desde regiones templadas hasta regiones de la plataforma antártica y, de oeste a este, desde aguas templadas oceánicas del Pacífico hasta aguas profundas antárticas durante la dispersión invernal. Se encontró que las áreas utilizadas por los pingüinos de las Islas Malvinas y por los de Isla de los Estados se superponen en menos del 9 %, únicamente en la región del Banco Burdwood. Se postula que en inviernos más fríos y más heterogéneos los pingüinos encontrarían alimento suficiente para poder reproducir más exitosamente en la temporada siguiente.

Este estudio sugiere que la plasticidad fenotípica, la escasa selección de presas, la mayor cantidad de luz disponible dada la ubicación de la isla y las áreas de alimentación utilizadas, menos impactadas por actividades antrópicas, como así también las diferencias en las masas de agua utilizadas, contribuirían a mantener la extensa población del pingüino

penacho amarillo de Isla de los Estados. Asimismo, estas causas pueden representar algunas explicaciones a la pronunciada declinación de esta especie en otras áreas de su distribución.

Palabras claves: *Eudyptes chrysocome chrysocome*, ecología trófica, buceo, dieta, tasa de aprovisionamiento, oceanografía, Isla de los Estados

Foraging ecology of *Eudyptes chrysocome chrysocome* in the southern ocean

Abstract

During the last decade an important population decline has been reported in *Eudyptes chrysocome* colonies of up to 90% in some localities. Most of the identified threats proposed to explain this reduction included the marine environment, human activities and changes in oceanographic parameters. The use of remote sensors has increased our ability to characterise the foraging behaviour, foraging ranges and areas during the breeding and post-breeding periods. To understand the causes of these populations' declines of rockhopper penguin the role of these penguins in the marine ecosystem was tried to understand, studying the provisioning rates, the diet, its interannual variation and differences between stages during the breeding period, and the movements and areas used by penguins during incubation and winter time were studied. Also, the oceanographic features that determine the observed patterns were characterised.

The southern rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* showed clear sex-specific differences in provisioning behaviour. Females provisioned chicks throughout rearing at a higher rate during the early stage, while males provisioned chicks only during the crèche stage and at a higher rate than females at this period. Interannual variation in parental expenditure was observed only in females. The concurrent differences in chick survival suggested that females had the determinant role in chick survival.

Gregarious crustaceans, small juveniles of squid and octopus, fish larvae and juvenile fish dominated the diet. There was a high degree of variability in the relative contribution of the different prey taxa during the three seasons studied. Inter-annual variation in the proportion of prey items consumed was apparent only for some prey species. These data suggests variability in the prey resources at sea during the study period and a subsequent opportunism of this penguin species to exploit what is differentially available.

During the early chick rearing period southern rockhopper penguins performed longer trips and between 5 and 7 more overnight trips than the northern and eastern subspecies. The longest trips would be explained by the extended twilight period and by diel vertical migration of prey, confirming the phenotypic plasticity of penguins in response to different marine environments. The extended foraging trip duration may contribute to sustain this large breeding colony with 167,000 breeding pairs.

During the incubation period rockhopper penguins from Staten Island travelled far away from their colony towards the polar frontal zone. Foraging effort in terms of trip duration was larger for males than for females. Differences in dive behaviour were found comparing with the individuals from Falkland (Malvinas) Islands, and also between stages within females. Besides their phenotypic plasticity in relation to the oceanographic habitats, the species can modify their diving behaviour throughout the stages of the breeding season and according to the different duties on them.

During the winter dispersion the distributional range of rockhopper penguins from Staten Island comprised over 1 million square kilometres and extended north-south, from temperate to polar shelf regions, and west-east, from temperate oceanic waters in the Pacific to Antarctic deep waters. The areas used by Falkland (Malvinas) Islands penguins and Staten Island penguins showed only a small overlapped in less than 9 % over the Burdwood Bank. I suggested that in colder and heterogeneous winter penguins are able to find enough food that promote a higher breeding success in the following breeding season.

This study suggests that phenotypic plasticity, no preferred prey items, extended periods of light available given the latitude of the island and the foraging areas less impacted by human, as well as the differences in the water masses used, may contribute all together to sustain the large population of rockhopper penguin in Staten Island. Also, these causes could be some of the reasons for the intense decline of this species in other localities.

Keywords: *Eudyptes chrysocome chrysocome*, trophic ecology, dive, diet, provisioning rate, oceanography, Staten Island

Agradecimientos

Estoy profundamente agradecida con Adrián Schiavini quien me ha estimulado desde mis comienzos, primero como estudiante de grado y luego como estudiante de doctorado.

No pude haber tenido mejores directores para esta tesis de doctorado que Adrián Schiavini del Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC) y John Croxall del British Antarctic Survey (BAS) quienes me han guiado y me han brindado sus conocimientos y experiencia en este camino que no podría haber realizado sin su ayuda. Estoy particularmente agradecida con Adrián ya que me ha permitido tener el privilegio de realizar el proyecto en Isla de los Estados y conocer a esos maravillosos pingüinos y con John por dejarme integrar el grupo de Biología de la Conservación del BAS y conocer gente que enriqueció mi vida profesional.

Este estudio no hubiera sido posible sin la beca del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas. Debo agradecer también a todas las instituciones y organismos que subsidiaron este proyecto: CONICET, Total Austral, Wildlife Conservation Society, National Geographic, International Foundation for Science, Third World Academy of Science.

Quiero agradecer también a Andrew Fleming del BAS por los datos oceanográficos, a Alejandra Volpedo de la FCEyN de la UBA, Martín Ehrlich del INIDEP y a Andrea Clausen de la Falkland Conservation por ayudarme en la identificación de peces y cefalópodos, a Christine bibliotecaria del BAS por conseguirme toda la bibliografía que necesité y a Peter Rothery por los consejos estadísticos. Estoy particularmente agradecida con todos los integrantes del CADIC, investigadores, becarios y personal de apoyo por toda la ayuda durante estos años.

Gracias a Adrián Schiavini, John Croxall, Phil Trathan, Geraint Tarling, Keith Reid, Janet Silk, Akinori Takahashi, Klemens Pütz, Nic Huin, Andrea Clausen, Yann Tremblay, Yves Cherel, Michael Dunn y Amanda Lynnes por haberme ayudado en uno o varios de los capítulos que componen esta tesis y/o haber compartido sus experiencias y las numerosas charlas sobre el mar, las pesquerías, crustáceos, buceo, GIS, oceanografía, satelitales y pingüinos con lo cual he aprendido mucho.

Debo agradecer a la Armada Argentina, la empresa Nautilus y el velero Fernande al mando de Pascal quienes me han llevado a Isla de los Estados a salvo bajo cualquier inclemencia climática. Quiero agradecer muy especialmente a todos los estudiantes, profesionales y amigos que me acompañaron a Isla de los Estados en alguno de los viajes ya que sin ellos no hubiera sido posible esta tesis: Silvia Gigli, Fernando Biganzoli, Augusto Maspero, Fernando López, Claudio Bugallo, Patricia Perez Barros, Jonathan Meiburg, Andrea Clausen, Nic Huin, Mariela Ghys, Esteban Beckwith, Soledad Vega, Federico Librio, Guillermo y Alejandro Chizzini, Marcelo De Cruz, Pablo, Cecilia Gerboles, Flavio Quintana, Sofía Copello, Iñaqui, Nicolás Garibaldi, Gaby Scioscia, Ale Valenzuela y en especial a Marcela Liljesthröm y a Ricardo

Saenz Samaniego quienes además me han ayudado con el análisis de dieta en el laboratorio.

Mis amigos, los que están cerca y los que están lejos y a los que conocí gracias a este proyecto, por apoyarme y estar siempre conmigo: Carolina, Augusto, Florencia, Julieta, Paola, Silvia, Defe, Betina, Carlos, Eugenia, Lisandro, Lorena, Federico, Soledad, Martín, Alejandro S., Alejandro V., Iñaqui, Juliet, Mike, Andy, Liz y Andrew.

Quiero agradecer muy especialmente al Dr. Javier López de Casenave por sus críticas, sugerencias y comentarios a esta tesis los cuales la han mejorado de forma invalorable.

Por último, quiero agradecer a mi familia a mis papás Mónica y Armando, a mis hermanos Juan Manuel, Jimena y Román, a Augusto y a Peri gracias por el amor y la paciencia y por estar siempre ahí, para mí.

A mi abuela Nelly

A mis papás, Mónica y Armando

Tabla de contenidos

Capítulo I: Introducción……. 1

Las aves marinas: ecología de alimentación y rol en los ecosistemas marinos……..... 1
Las aves marinas en el ecosistema del Océano Atlántico Sudoccidental…… 3
El pingüino penacho amarillo *Eudyptes chrysocome*……... 4
Conservación de la especie…… 7
Cronología de la reproducción y tasa de aprovisionamiento…….. 9
Dieta……. 12
Comportamiento de buceo……... 15
Áreas de alimentación…….. 17

Capítulo II: Área de Estudio…….. 21

Capítulo III. Variación interanual en la cronología de la reproducción y en la tasa de aprovisionamiento en el pingüino *Eudyptes chrysocome chrysocome* en Isla de los Estados…….. 25

Métodos……..... 25
Resultados……. 29
Discusión…… 38

Capítulo IV: Variación interanual y entre etapas en la dieta de *Eudyptes chrysocome chrysocome* durante el periodo reproductivo……. 46

Métodos……... 46
Resultados…….. 50
Discusión……. 67

Capítulo V: Estudio del buceo en la hembra de *Eudyptes chrysocome chrysocome* durante la etapa de cuidado temprano…….. 77

Métodos……... 77
Resultados…….. 81
Discusión……. 90

Capítulo VI: Áreas de alimentación y comportamiento de buceo del pingüino *Eudyptes chrysocome chrysocome* de Isla de los Estados durante la etapa de incubación…… 102

Métodos……... 102
Resultados…….. 107
Discusión……. 120

Capítulo VII: Dispersión postreproductiva de *Eudyptes chrysocome chrysocome* de Isla de los Estados ……. 127

Métodos……... 127
Resultados…….. 131
Discusión……. 147

Capítulo VIII: Conclusiones generales…….. 156

Referencias……. 161

Capítulo I: Introducción

Las aves marinas: ecología de alimentación y rol en los ecosistemas marinos

Aunque el océano cubre el 60% de la superficie terrestre, solo un 2-3% de las especies de aves están adaptadas para explotar el ambiente marino. Esto podría deberse a que las aves marinas necesitan pasar un tiempo considerable de su vida en tierra durante la época reproductiva y a que los recursos marinos son poco predecibles en el espacio y el tiempo. Las aves marinas representan predadores de un nivel trófico alto. Su impacto en las comunidades marinas de las cuales dependen es considerable, debido al consumo de grandes cantidades de presas (Montevecchi 1993).

En los océanos del hemisferio sur, los pingüinos representan un grupo muy importante. En Antártida comprenden el 90% de la biomasa de aves y se estima que consumen el 76% del alimento que consumen las aves marinas en el Mar de Scotia y el 53% del que consumen en las Islas Georgias del Sur (Croxall 1987). Las aves marinas presentan características particulares tanto biológicas como ecológicas. Estas aves se caracterizan en general por poseer ciclos de vida largos, tasas reproductivas bajas, un tamaño de nidada pequeño, madurez reproductiva retrasada y una alta supervivencia de los adultos en comparación a otros grupos de aves (Furness & Monaghan 1987). Representan un interesante paradigma de especies de selección-K, en las que el alimento ha sido identificado como uno de los factores esenciales en la regulación de sus poblaciones (Furness & Monaghan 1987, Croxall & Rothery 1993).

Tanto Lack (1967) como Ashmole (1963) coinciden en que el tamaño poblacional en las aves marinas está regulado por mortalidad denso-dependiente y en que el factor clave sería la disponibilidad de alimento. No obstante, Lack (1967) argumentó que esta regulación actuaría de modo más intenso fuera de la temporada reproductiva cuando la disponibilidad de alimento es menor, mientras que Ashmole (1963) consideró que el alimento sería el factor limitante durante la etapa en la cual los animales están obligados a retornar a la colonia para alimentar a los pichones y en consecuencia se encuentran restringidos en cuanto a las distancias que pueden recorrer en búsqueda de alimento.

En los últimos años se ha descripto que el cambio climático y diversos procesos oceanográficos a gran escala (como el fenómeno de El Niño o la Onda Circumpolar Antártica) conllevan cambios en la productividad del océano y en consecuencia afectan la disponibilidad de alimento para las aves marinas (Boersma 1998, Emslie & McDaniels 2002). El clima siempre fue considerado como un factor de mortalidad denso-independiente (Furness & Monaghan 1987). De todos modos, si este cambio climático afecta, como en los ejemplos anteriores, la cantidad de recursos disponibles, en mayor o menor medida estaría afectando, mediante un efecto indirecto a través de las presas, a la población de un modo denso-dependiente. El entender los cambios en las poblaciones de aves marinas requiere del conocimiento de la dinámica de los ecosistemas marinos, los cuales son los más complejos, y los más difíciles de estudiar. Los estudios sobre la dinámica de los ecosistemas marinos son pocos, las series de tiempo disponibles cortas y el conocimiento cuantitativo de

la dinámica de las interacciones entre los predadores, sus presas y el ambiente (incluyendo el factor humano) muy escasos (Croxall et al. 2002).

Las aves marinas en el ecosistema del Océano Atlántico Sudoccidental

El conocimiento del rol que juegan las aves marinas en el ecosistema del Atlántico Sudoccidental se incrementó notoriamente durante los últimos diez años, mediante investigaciones sobre aspectos de la dinámica poblacional y biología reproductiva, con algunos aportes sobre la dieta de las aves marinas de Patagonia (Punta et al. 1993, Frere et al. 1996, Malacalza et al. 1997), la relación de las aves con las pesquerías (Schiavini et al. 1998, Gandini et al. 2000) y aspectos relacionados al comportamiento de alimentación y a la distribución del esfuerzo espacial de alimentación (Prince et al. 1992, Wilson et al. 1995, Rodhouse et al. 1996, Stokes et al. 1998, Quintana & Dell´Arciprete 2002, Pütz 2002a y Pütz et al. 2003a).

Los mapas de distribución de individuos equipados con transmisores satelitales en las Islas Georgias del Sur y en las Islas Malvinas, junto a las observaciones directas en la plataforma patagónica demostraron que ésta no es solo un área de importancia global por sus recursos marinos y predadores tope residentes. Esta área también cumple un rol fundamental para el mantenimiento de numerosas especies de aves y mamíferos marinos, incluyendo especies amenazadas, de varias regiones adyacentes: Georgias del Sur, sudoeste de Chile, Antártida, Tristan da Cunha /Gough, como así también especies de Nueva Zelanda (Croxall & Wood 2002).

En la plataforma patagónica existen numerosas amenazas para la vida marina en general y para los predadores tope en particular, tales como la

contaminación por hidrocarburos (Gandini et al. 1994), la competencia con las pesquerías dado que el descarte no está compensando la captura de especies presa de estos predadores (Gremillet et al. 2000) y la mortalidad incidental en artes de pesca (Schiavini et al. 1998, Gandini et al. 2000).

El pingüino penacho amarillo Eudyptes chrysocome

El pingüino penacho amarillo *Eudyptes chrysocome* posee tres subespecies y se distribuye en aguas subantárticas en los océanos Atlántico, Pacífico e Índico (Fig. 1). La subespecie del sur *E. c. chrysocome* se distribuye en islas del archipiélago fueguino chileno (Venegas 1999), las Islas Malvinas (Bingham 1998) y, en la costa patagónica argentina, en Isla Pingüino y en Isla de los Estados (Gandini et al. 1996, Schiavini et al. 1998).

Las colonias en las Islas Malvinas presentan una población estimada en 287.000 parejas reproductoras (Pütz et al. 2003b), mientras que la población reproductiva en Chile se estima en 100.000 parejas en la Isla Diego Ramirez, 50.000 parejas en la Isla Ildefonso (Kirkwood et al. datos no publicados) y 70.000 en la Isla Noir (Venegas 1999). La colonia más septentrional es la que se encuentra en Isla Pingüino en Santa Cruz (47º 45´S y 65º 54´W) y fue descubierta en 1985. A partir de ese año y hasta 1989 presentó un incremento anual del 27% en el número de parejas reproductivas con una merma en la temporada 1990 (Frere et al. 1993). La colonia cuenta con alrededor de 500 parejas reproductivas.

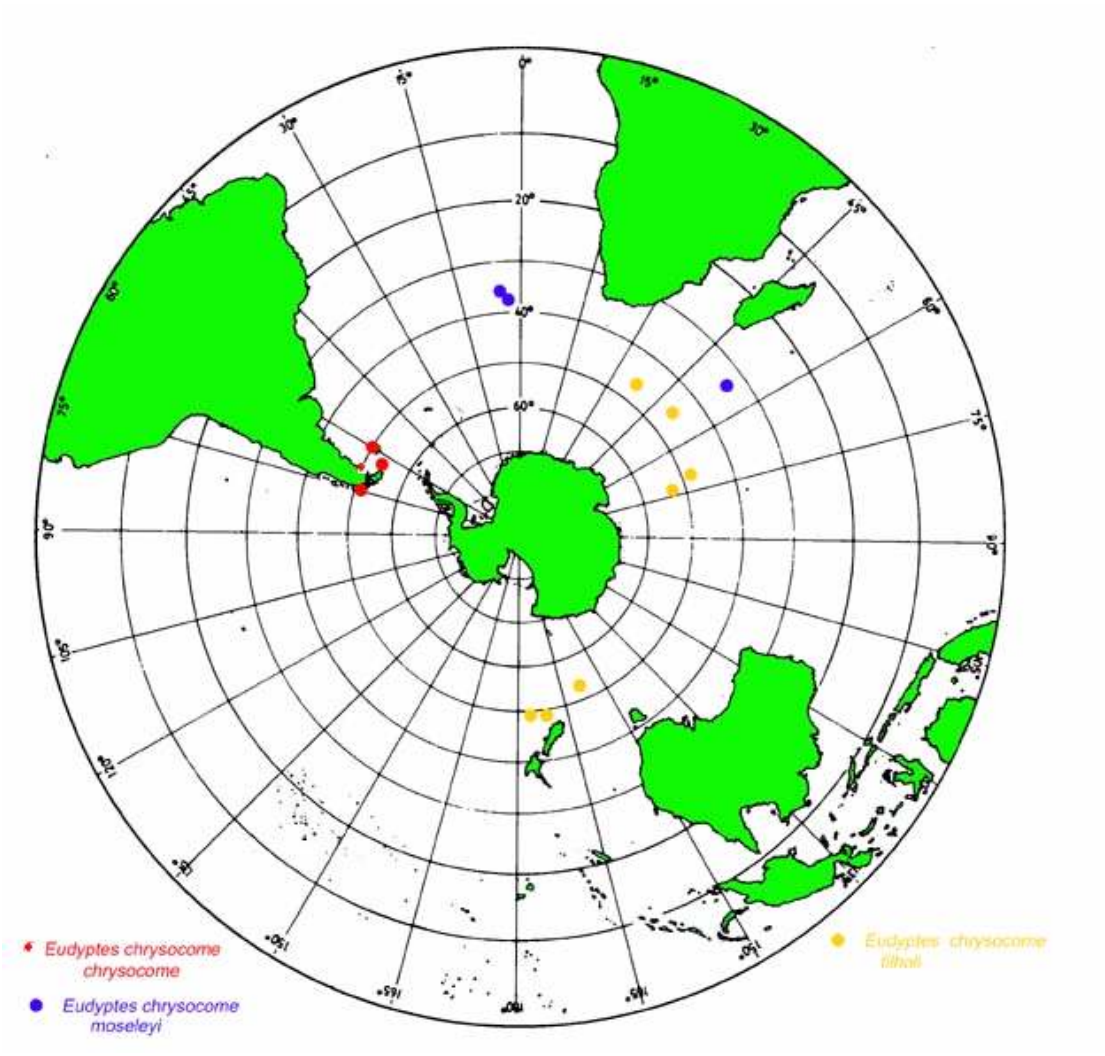


Figura 1 Mapa indicando las localidades de las colonias de las tres subespecies de *Eudyptes chrysocome* (las localidades según Ellis et al. 1998).

Por su parte, Isla de los Estados cuenta con una población cercana a las 174.000 parejas representando el 27,3% de la población mundial para esta subespecie. La colonia de Cabo San Juan (54º 44´S, 63º 48´W) comprende dos grandes subcolonias ubicadas en una pendiente pronunciada de 100 m de altura y aloja 7.031 parejas reproductoras. Por su parte, la colonia de Bahía Franklin (54°50'S, 64°40.5'W) es la más grande de la isla y comprende una colonia principal y una más pequeña. Toda el área de la Bahía Franklin aloja

166.762 parejas repartidas en 102 grupos de nidos muy cercanos entre sí con límites claramente definidos o subcolonias (Schiavini 2000). Estas subcolonias presentan una densidad promedio de 102,5 ± 29,7 nidos/100m^2 (Schiavini 2000). En estas colonias los nidos están construidos entre los altos pastizales de *Poa flabellata*, juncáceas y debajo de arbustos de *Berberis* sp. Los nidos son pequeños huecos en el terreno, recubiertos con vegetación, tierra y piedras en algunos casos.

Todas las colonias de esta especie se ubican en localidades insulares y en zonas subantárticas en ambientes similares a los de Isla de los Estados. No obstante, la colonia de Isla Pingüino se encuentra en una zona templada-fría en el centro de Patagonia. Esta colonia se encuentra en uno de los cañadones de roca volcánica presentes en la isla. Los nidos son pequeñas oquedades en el suelo o bien en las rocas y están recubiertos por pastos y guano (Frere et al. 1993).

El ciclo reproductivo (basado en Strange 1982, Venegas 1999, datos propios) comienza en Isla de los Estados hacia fines de septiembre- principios de octubre con el arribo de los machos a la colonia y unos días más tarde las hembras, la formación de parejas y la construcción del nido. El pingüino penacho amarillo presenta una alta fidelidad al nido y a la pareja, sin embargo, si al momento del arribo de la hembra el macho no está presente en el nido ésta puede elegir a otra pareja. La puesta de dos huevos de distinto tamaño se realiza hacia fines de octubre y con uno o varios días de separación entre la puesta de uno y del otro, en general el primero es más chico y la mayoría de las veces o bien no eclosiona o el pichón de ese huevo muere durante la etapa de cuidado temprano. Los turnos de incubación son de ambos padres al

principio, luego a cargo de la hembra y finalmente a cargo del macho. La eclosión se inicia a fines de noviembre y el pichón es cuidado por el macho y alimentado por la hembra por unos 25 días. Posteriormente, ambos padres alimentan al pichón hasta la edad de 65-75 días, mientras los pichones se encuentran en crèches o guarderías. Antes de marzo los pichones mudan y abandonan la colonia hasta su primer retorno, a una edad que no ha sido determinada. Los adultos mudan y dejan la colonia a mediados-fines de marzo. En Isla Pingüino todo el ciclo reproductivo está retrasado un mes con respecto al de Isla de los Estados, siguiendo el mismo patrón de atención al pichón según los sexos. En las Islas Malvinas el ciclo está retrasado respecto al de Isla de los Estados alrededor de 15 días (Strange 1982, Pütz et al 2003a) y es similar al de Isla de los Estados en las islas del archipiélago fueguino chileno (observación personal).

Conservación de la especie

Durante la última década se ha reportado una importante reducción poblacional de esta subespecie (de hasta un 80% respecto a los niveles conocidos en la década de 1930) en las colonias de las Islas Malvinas (Pütz et al. 2003b). En gran parte de sus sitios de nidificación estos pingüinos han experimentado una gran disminución poblacional hasta un 90% en algunas localidades (Cunningham & Moors 1994, Bingham 1998, Pütz et al. 2001). La reducción poblacional derivó en su inclusión como especie amenazada en la categoría de *Vulnerable* en el Libro Rojo de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (IUCN). Además, especialistas de este

organismo recomendaron prioridades de investigación como la evaluación de su dieta, comportamiento y rangos de alimentación (Ellis et al. 1998).

En contraposición a lo reportado para las Islas Malvinas, la colonia de Isla de los Estados se encontraría estable o aún en expansión. Este pingüino representa, junto al pingüino de Magallanes, el ave marina nidificante más abundante del océano Atlántico Sudoccidental (Schiavini 2000). Por tanto, el impacto en las comunidades de sus áreas de alimentación podría ser significativo.

El conocimiento de la dieta y los patrones de alimentación constituyen elementos de importancia al momento de zonificar áreas marítimas, desarrollar estrategias de manejo y evaluar los potenciales conflictos entre las actividades humanas y las poblaciones de aves marinas bajo el concepto de manejo integrado. Por último, el estudio de la ecología trófica de estas especies permitirá definir escenarios de potenciales conflictos con las actividades pesqueras y proyectar medidas de manejo que aseguren la sustentabilidad de las actividades pesqueras.

Aunque las aves marinas son importantes en el consumo de recursos marinos, se conoce poco sobre cómo interactúan con los factores bióticos y abióticos del ambiente marino. Esta tesis trata entonces aspectos poco explorados en los ecosistemas del Mar Argentino.

El objetivo general de esta tesis fue: Evaluar la ecología trófica de *Eudyptes chrysocome chrysocome* y compararla con la de sus co-específicos de las Islas Malvinas y la de las otras subespecies. Esta tesis provee los primeros conocimientos sobre las áreas de alimentación de las aves marinas en el Mar Argentino austral tanto durante la etapa reproductiva como durante la

dispersión invernal. Además, aporta información necesaria para comprender los motivos de la declinación poblacional de esta especie en otras zonas de su rango de distribución como las Islas Malvinas.

En los siguientes Capítulos de esta tesis se exponen los aspectos estudiados sobre la ecología trófica del pingüino penacho amarillo de Isla de los Estados, tales como la inversión parental, la dieta, el comportamiento de buceo y las áreas de alimentación tanto durante la etapa reproductiva como durante la dispersión invernal. A continuación se realiza una introducción más detallada de cada uno de estos aspectos.

Cronología de la reproducción y tasa de aprovisionamiento

Los estudios a largo plazo en las aves marinas son costosos y por tanto escasos, pero esenciales para entender la ecología de las poblaciones (Nisbet 1989). Estos estudios requieren poder identificar a los animales a lo largo de su ciclo vital. Hasta el momento, en la mayoría de los estudios sobre pingüinos se utilizaban bandas de aletas, lo que se comprobó era perjudicial para un gran número de especies (Ainley et al. 1983). En la actualidad el uso de transmisores “transponders” está reemplazando progresivamente a las marcas de aleta. Este método permite automatizar el reconocimiento de individuos mediante una antena conectada a un lector que detecta automáticamente el pasaje de los animales con transmisores. El sistema de detección automática de individuos ha probado ser una buena herramienta para estudiar diferentes parámetros poblacionales y evaluar las tendencias de las poblaciones en el pingüino de Adelia (*Pygoscelis adeliae*) y en el pingüino rey (*Aptenodytes patagonicus*) (Kerry et al. 1993, Becker & Wendeln 1997, Gendner et al. 2005).

Los estudios en las aves marinas que requieren capturar a los animales para poder identificarlos causan un efecto negativo en el éxito reproductivo a corto o largo plazo (Otley et al. 2004). El sistema de detección automática de datos reduce al mínimo el manipuleo de los animales. Las variables relacionadas al éxito reproductivo tales como la duración de los viajes, la duración de los turnos de incubación, las tasas de aprovisionamiento y la cronología reproductiva pueden ser registradas automáticamente de individuos marcados con transmisores (Kerry et al. 1993).

Se ha postulado que la ecología reproductiva de las aves marinas varía en relación a la disponibilidad de las presas (Croxall et al. 1988 y 1999, Montevecchi 1993, Monaghan 1996, McCafferty et al. 1998). Si se pretende entender el comportamiento de estos predadores en relación a la disponibilidad de alimento y utilizar los índices de éxito reproductivo como indicadores de la variabilidad de alimento, es importante entender cómo la variación en la inversión parental afecta el éxito reproductivo. La inversión parental se define como la cantidad de recursos destinada a alimentar al pichón y puede incluir tanto el recurso tiempo como energía (Clutton-Brock 1991). El cuidado biparental es la norma en las aves marinas y la alimentación al pichón es una parte importante de la inversión parental (Clutton-Brock 1991). La clave de cómo el éxito reproductivo varía con la disponibilidad de alimento se encuentra en la variación en los niveles de aprovisionamiento al pichón realizado por cada padre y en entender como esa tasa de aprovisionamiento refleja la abundancia de presas.

Se esperaría que las aves marinas, como animales de esperanza de vida larga, maximicen su éxito reproductivo a lo largo de toda su vida. Existiría

así un compromiso entre invertir en reproducción en un año en particular y el éxito reproductivo potencial a futuro.

Al igual que otras especies de pingüinos del género *Eudyptes* de la zona subantártica, los pingüinos penacho amarillo presentan una gran sincronía en la cronología reproductiva entre individuos y años (Warham 1972, Williams & Croxall 1991, Hull et al. 2004). Esta sincronía puede haber evolucionado como un mecanismo para reducir el impacto de los predadores terrestres como se observó en el caso de *Pachyptila desolata*, maximizando la supervivencia de los pichones para que al momento de la emancipación de los mismos el alimento sea más abundante (Liddle 1994), y/o cuando las condiciones climáticas sean las más favorables (Croxall & Prince 1980). En el género *Eudyptes*, solo las hembras realizan viajes de alimentación diarios durante la etapa de cuidado temprano, mientras que tanto machos como hembras alimentan al pichón durante la etapa de cuidado tardío (Warham 1975, Williams 1995). La tasa de aprovisionamiento se ha estudiado en algunas especies del género. Los viajes de alimentación son diarios en el pingüino Macaroni *Eudyptes chrysolophus* y en el pingüino penacho amarillo del este *E. c. filholi* durante todo el periodo reproductivo, presentando algunos viajes que incluyen una o varias noches y viajes más largos durante la etapa de cuidado temprano (Barlow & Croxall 2002, Tremblay & Cherel 2005). En el primer estudio sobre tasa de aprovisionamiento en el pingüino penacho amarillo ésta fue estimada mediante el pesado periódico de los pichones (Williams 1982), estimándose que los pichones recibieron 30 comidas de ambos padres durante todo el periodo en la Isla Marion. En contraposición, Tremblay & Cherel (2005) encontraron que en la subespecie del este en las

Islas Kerguelen y Crozet solo las hembras traerían entre 1,5 y 2,1 veces más comidas que la estimada por Williams (1982), un valor similar a lo registrado en el pingüino Macaroni por Barlow & Croxall (2002).

Los objetivos específicos (Capítulo III) fueron: 1) Cuantificar el comportamiento de alimentación del macho y de la hembra del pingüino penacho amarillo en Isla de los Estados durante toda la etapa reproductiva, dado que el pingüino penacho amarillo presenta dimorfismo sexual se pone a prueba la hipótesis de dos de las tres teorías sobre la evolución del dimorfismo sexual (hipótesis de la competencia inter-sexo y de los nichos dimórficos; ver revisión en Hedrick & Temeles 1989). Estas hipótesis establecen que, en líneas generales, las diferencias sexuales en tamaño pueden haber evolucionado a partir de una partición de nichos entre los sexos como un mecanismo para reducir la competencia entre sexos por el alimento (competencia inter-sexo) o bien por diferencias en los roles reproductivos de machos y hembras (nichos dimórficos), 2) Evaluar la inversión parental en términos de tiempo a través de la duración de los viajes y de las tasas de aprovisionamiento, 3) Determinar la variación interanual en el comportamiento de alimentación al pichón, el éxito reproductivo y la relación entre ambos.

Dieta

Un aspecto fundamental para entender las causas de la disminución de la población en el pingüino penacho amarillo es entender el rol de esos pingüinos en el ecosistema marino, en particular la composición de la dieta y cómo esto refleja la abundancia local de presas o cambios en la distribución y

abundancia de las presas debido a cambios oceanográficos (Cunningham & Moors 1994).

Los estudios de dieta en el Océano Atlántico Sudoccidental son importantes no solo para evaluar los recursos sobre los que predan sino también para aumentar el conocimiento sobre los recursos marinos de esta área poco estudiada. El estudio de la dieta podría contribuir a identificar al menos algunos elementos y relaciones de la cadena alimenticia en el área de estudio.

Todos los trabajos anteriores de la dieta del pingüino penacho amarillo coinciden en que esta especie es oportunista y se alimenta generalmente de macrozooplancton, crustáceos y en menor medida peces y cefalópodos (Horne 1983, Croxall et al. 1985, Brown & Klages 1987, Klages et al. 1988, Klages et al. 1989, Hull 1999a, Clausen 2001, Clausen & Pütz 2002). Asimismo, hay evidencia que sugiere que los calamares son más importantes en las poblaciones de las Islas Malvinas que en otras regiones (Clausen & Pütz 2002). Hull (1999a) no encontró diferencias sustanciales en la composición general en términos de especies presas en diferentes temporadas reproductivas y entre las distintas etapas dentro de la temporada reproductiva en el Océano Índico. De todos modos, encontró variaciones interanuales en la proporción de los diferentes ítems presa en los contenidos estomacales. Por su parte, para la subespecie del sur en las Islas Malvinas se determinó que un eufáusido no identificado, larvas de peces y *Loligo gahi* fueron las presas principales (Clausen 2001). Para la subespecie del este (*Eudyptes c. filholi*), en las Islas Marion y Macquarie, los crustáceos fueron las presas predominantes en términos de frecuencia de ocurrencia, biomasa y número. Los peces

aparecieron en menor cantidad y los calamares muy escasos (Horne 1983, Brown & Klages 1987, Klages et al. 1988, Klages et al. 1989, Cooper et al. 1990, Ridoux 1994). Las diferencias en la dieta probablemente reflejan las diferencias en la distribución y abundancia local de las presas antes que preferencias en la dieta.

La Isla de los Estados junto a la Isla Macquarie alojan las colonias más australes dentro del rango de distribución de esta especie. Isla de los Estados está influenciada por la dinámica derivada del encuentro de los Océanos Atlántico, Pacífico y Sur y de la circulación oceánica antártica. Esta mezcla compleja de procesos oceanográficos puede estar reflejada en la composición de zooplancton. Los estudios de la ecología trófica del pingüino penacho amarillo de Isla de los Estados revelaron que durante la etapa de cuidado temprano no se alejan más de 20 km de la colonia (Schiavini & Raya Rey 2004, Capítulo V de esta tesis). Se conoce relativamente poco sobre la composición de zooplancton en términos de diversidad y relaciones entre las especies en el área, por lo que este estudio aportará datos sobre este punto.

Los objetivos específicos (Capítulo IV) fueron: 1) Investigar los componentes de la dieta del pingüino penacho amarillo en las aguas alrededor de Isla de los Estados durante la etapa de cuidado temprano y tardío, 2) Evaluar la variación interanual en la dieta en ambas etapas, 3) Comparar la dieta entre machos y hembras para la etapa de cuidado tardío cuando ambos padres alimentan al pichón, 4) Señalar algunas relaciones locales entre las especies presa en este ambiente.

Comportamiento de buceo

El conocimiento de la ecología trófica y del comportamiento de buceo en los pingüinos se ha incrementado notablemente en la última década con el uso de los pequeños registradores electrónicos de profundidad y temperatura (Wilson 1995). De las seis especies de *Eudyptes* se ha estudiado el comportamiento de buceo del pingüino Macaroni *Eudyptes chrysolophus*, del pingüino penacho amarillo (de las subespecies del este *E. chrysocome filholi* y del norte *E. c. moseleyi*) y del pingüino real *E. schlegeli* (Croxall et al. 1993, Cherel et al. 1999, Hull 2000). Los estudios de buceo permiten comprender el uso del ambiente y la forma de obtener el alimento, evaluar el esfuerzo de alimentación y evaluar si existe segregación espacial para evitar la competencia intra o interespecífica.

El comportamiento de buceo y de alimentación del pingüino penacho amarillo ha sido estudiado en detalle por Cherel et al. (1999) y por Tremblay & Cherel (1999, 2000 y 2003) en las Islas Amsterdam, Crozet y Kerguelen, y por Hull (2000) en la Isla Macquarie. El comportamiento descripto sugiere que la duración del día en términos de luminosidad es un factor limitante para alimentarse ya que en general los pingüinos realizan viajes diarios partiendo al amanecer y regresando a la colonia al atardecer. Cherel et al. (1999) y Tremblay & Cherel (2003) registraron una alta frecuencia de buceos y porcentaje de tiempo debajo del agua, concluyendo en base a esos datos que las hembras durante la etapa de cuidado temprano operan a un nivel alto de esfuerzo de alimentación, con poco margen para aumentar este esfuerzo incrementando el porcentaje de tiempo debajo del agua. Se sugirió también que la característica con mayor probabilidad de variar en el comportamiento de

alimentación del pingüino penacho amarillo durante la etapa de cuidado temprano es la duración del viaje. A pesar de los estudios mencionados, la relación entre la duración del viaje, el esfuerzo de alimentación y la duración del día en los pingüinos penacho amarillo no está clarificada.

El archipiélago de Tierra del Fuego es una de las áreas más australes en la distribución de esta especie, con un periodo lumínico extenso a lo largo de toda la estación reproductiva en relación a otras áreas de reproducción. En este estudio se exploran las relaciones entre la duración de los viajes, el esfuerzo de alimentación y la duración del día, estudiando el comportamiento de alimentación en esta localidad en donde la duración del día es mayor y comparando con los resultados hallados para otras localidades. Dada la plasticidad comportamental que se encontró en esta especie (Tremblay & Cherel 2003) se postula que bajo condiciones de mayor duración del día, el esfuerzo de alimentación disminuiría y la duración del viaje se incrementaría.

Ashmole (1963) propuso que las aves marinas pelágicas están limitadas por la competencia intraespecífica por el alimento alrededor de sus colonias. La gran población reproductora de Isla de los Estados plantea interrogantes acerca de la competencia intraespecífica que estas aves podrían potencialmente experimentar. Durante la etapa de cuidado temprano solo las hembras alimentan al pichón y su rango de alimentación se encuentra limitado, incrementándose la posibilidad de competencia con otros reproductores, juveniles y reproductores fallidos. Comparando el comportamiento de alimentación entre poblaciones de diferente tamaño, se espera que los individuos de colonias mayores exploten áreas de alimentación más alejadas

de las colonias o se alimenten por más tiempo que los individuos de colonias más pequeñas.

Los objetivos específicos (Capítulo V) fueron: Estudiar el comportamiento de alimentación de la hembra del pingüino penacho amarillo del sur en el Océano Atlántico Sudoccidental durante la etapa de cuidado temprano, 2). Investigar los factores que afectan la ecología de alimentación del pingüino penacho amarillo, dado el tamaño poblacional de la colonia de Bahía Franklin, 3) Comparar los datos de este estudio con los datos de la literatura para las otras subespecies en otras localidades: pingüino penacho amarillo del norte (*E.c. moseleyi, moseleyi* en el Capítulo V) y pingüino penacho amarillo del este (*E.c.filholi*, *filholi* en el Capítulo V), analizando las relaciones entre la ecología trófica, el periodo lumínico, el tamaño poblacional y el ambiente marino alrededor de Isla de los Estados.

Por último, los objetivos específicos del Capítulo VI fueron: Estudiar el comportamiento de buceo en machos y hembras durante la etapa de incubación y evaluar las diferencias.

Áreas de alimentación

Los recursos marinos no se encuentran uniformemente distribuidos en los océanos. Por el contrario la concentración de clorofila, la biomasa de zooplancton, la abundancia de necton y el número de aves marinas están influenciados por los sistemas de corrientes y dominios oceanográficos a macro-escala (1000 a 3000 km) y procesos de escala fina o intermedia (10 a 100 km) que promueven la mezcla de la columna de agua y la convergencia (Hunt & Schneider 1987). Debido a que los sistemas pelágicos son

heterogéneos en el espacio y en el tiempo se supone que las aves marinas utilizarían parches de recurso que son escasos e impredecibles (Jouventin & Weimerskirch 1990, Weimerskirch et al. 1994). La poca disponibilidad de presas y las grandes distancias entre estos parches explicarían los rangos amplios de alimentación y las características morfológicas, fisiológicas y de comportamiento que les permiten a las aves marinas proveer de alimento a los pichones en la época reproductiva (Weimerskirch et al. 1994 y 2000). Estudios realizados en aves marinas voladoras demostraron que su distribución estaba, por un lado, influenciada por procesos oceanográficos a diferentes escalas (masas de agua, batimetría y frentes) y, por otro lado, restringida por cuestiones energéticas y obligaciones parentales durante la etapa reproductiva (Hyrenbach et al. 2002, Xavier et al. 2003). El estudio de las áreas de alimentación de las aves marinas ha sido utilizado con diversos objetivos como por ejemplo evaluar la interacción con actividades humanas como la pesca y la explotación de hidrocarburos (Pütz et al. 2002b), evaluar la segregación sexual mediante el análisis de las diferentes estrategias de alimentación (González-Solís et al. 2000) o estudiar la segregación espacial entre dos especies simpátricas (Hull 1999b, Xavier et al. 2003).

En este estudio el conocimiento de las áreas de alimentación permitirá evaluar el grado de superposición con el área de distribución de los individuos de las Islas Malvinas y explorar una de las posibles explicaciones para las tendencias poblacionales opuestas que enfrentan estas dos poblaciones. Cairns (1989) propuso en su modelo de Hinterland que las aves de colonias vecinas ocuparían típicamente zonas de alimentación no superpuestas, y que el tamaño de la población sería función del tamaño de esas zonas de

alimentación o “Hinterland” de la colonia. Bajo este modelo, y bajo el supuesto de que no habría movimiento de aves entre las colonias de las Islas Malvinas y de la Isla de los Estados, debería esperarse que las áreas de alimentación de los animales de ambas islas no se superpongan.

Varios estudios de la ecología de los predadores tope en el mar revelaron que la distribución, la abundancia y la tasa de supervivencia y/o el éxito reproductivo están relacionados con los procesos oceanográficos y la productividad primaria (Trathan et al. 1996, Jenouvrier et al. 2003 y 2005, Forcada et al. 2005, en prensa). Más aún, Croxall et al. (2002) concluyeron que muchos de los cambios recientes, particularmente a nivel poblacional, pueden atribuirse a la variabilidad climática. Los cambios a través del tiempo en el ambiente físico en la región de la Península Antártica han mostrado efectos negativos en la abundancia y distribución del krill antártico, una especie clave en la cadena alimenticia (Reid & Croxall 2001, Trathan et al. 2003). Se han observado cambios en las áreas de alimentación en el albatros cabeza gris (*Diomedea chrysostoma*) y en el albatros errante (*Diomedea exulans*), los que fueron atribuidos a anomalías en la temperatura superficial del mar (condiciones cálidas), que impactaron en el éxito reproductivo (Xavier et al. 2003). Además, la disminución en el número de aves marinas ha sido asociada con condiciones anómalas en la temperatura superficial del mar (Barbraud & Weimerskirch 2001, Frederiksen et al. 2004). Más aún, estas condiciones cálidas en la temperatura del mar se han asociado algunas veces al fenómeno de El Niño y han mostrado tener un impacto negativo en la reproducción de las aves marinas (Schreiber 2001).

Los objetivos específicos del Capítulo VI fueron: 1) Estudiar los movimientos y el comportamiento de buceo de los pingüinos penacho amarillo durante la etapa de incubación, 2) Evaluar si existen diferencias en las áreas y en las estrategias de alimentación entre los machos y las hembras.

Finalmente, en el Capítulo VII se investigarán las áreas de alimentación del pingüino penacho amarillo de Isla de los Estados en 2002 (Marzo a Julio) y en 2003 (Marzo a Agosto), durante parte de su dispersión postreproductiva. Los objetivos específicos de este Capítulo fueron: 1) estudiar la variabilidad espacial (zonas de tránsito y alimentación) y temporal (años y meses) en estas áreas, 2) estudiar el grado de superposición en la variable espacial del nicho con los co-específicos de las Islas Malvinas durante este periodo y se evaluó, de este modo, el modelo de Hinterland, 3) analizar las condiciones oceanográficas en función de promedios de estos parámetros a través del tiempo y 4) analizar las áreas de dispersión y de alimentación durante el invierno en función de los parámetros oceanográficos.

Capítulo II: Área de Estudio

El estudio se realizó en la colonia de pingüino penacho amarillo ubicada en Bahía Franklin, Isla de los Estados, Tierra del Fuego (54°50'S, 64°40,5'W). La Isla de los Estados está situada en el extremo sur de la plataforma patagónica, donde la isobata de 200 m se encuentra a 12 km de la costa sur de la isla (Servicio de Hidrografía Naval, 1993). La Bahía Franklin tiene forma rectangular con una abertura de 5,5 km de ancho. Esta bahía se abre hacia el Estrecho Le Maire, un pasaje que separa a Isla de los Estados de la Isla Grande de Tierra del Fuego (Fig. 1). Los sedimentos del Estrecho Le Maire están compuestos por arena, grava y barro (Parker et al. 1997). El estrecho es bien conocido por sus fuertes corrientes de marea, de hasta cuatro nudos en su eje principal, que interactúa con la corriente de Malvinas como así también con los vientos predominantes del oeste. Los escarceos de marea y remolinos son muy comunes especialmente cerca de promontorios y cabos.

La oceanografía del área es poco conocida. Las aguas alrededor de Isla de los Estados están incluidas dentro de la Zona Subantártica, y el Frente Subantártico se encuentra a 80 km al sudeste de la Isla de los Estados (Orsi et al. 1995). La oceanografía local incluye las aguas de la rama norte de la Corriente Circumpolar Antártica que genera la corriente de Malvinas luego de pasar por el Pasaje Drake, como así también aguas de la plataforma afectadas por las descargas continentales y los frentes de marea (Sánchez et al. 1995, Bertolotti et al. 1996, Guerrero & Piola 1997, Piola & Rivas 1997). Asimismo, la plataforma patagónica al sur de los 50º S tiene uno de los más fuertes regímenes de marea, lo cual genera una disipación de la energía por fricción

del fondo y presenta una fuerte mezcla lateral y horizontal (Glorioso & Flather 1997, Sabatini et al. 2004). Al este de la Isla de los Estados (60 nm) las aguas están afectadas por un cercano talud de plataforma, reconocido por ser un área de gran productividad (González et al. 1997). Como resultado de todo esto, las aguas de Tierra del Fuego e Isla de los Estados presentan una importante biomasa de zooplancton e ictioplancton (Sánchez & Ciechomski 1995, Sabatini et al. 1999, Sabatini & Alvarez Colombo 2001).

Existen zonas en el Mar Argentino en las que se observan cambios horizontales abruptos de temperatura y/o salinidad. A estas zonas se las denomina frentes oceánicos y se caracterizan por una intensificación de los gradientes horizontales de las propiedades físicas (Park et al. 1998). Sobre la plataforma se encuentran los frentes de marea y el talud y en las zonas con una profundidad mayor a 1.000 metros los frentes oceánicos. El frente de mareas separa las aguas costeras verticalmente mezcladas de aguas estratificadas de plataforma media y entre éstas últimas y las aguas de talud se ubica el frente del talud propiamente dicho (Sabatini et al. 2004). Los frentes tienen importantes implicancias biológicas, observándose en su entorno, concentraciones de individuos de toda la trama alimenticia desde fitoplancton hasta mamíferos. Esto resulta de la capacidad que tienen los frentes de concentrar plancton y material fraccionado induciendo un aumento en la productividad de las masas de agua (Boyd & Arnbornd 1991). Es así que los frentes costeros y de talud muestran condiciones de productividad más acentuada que el resto de la plataforma. El frente del talud se puede seguir desde el Banco Burdwood hacia el este rodeando las Islas Malvinas y siguiendo hacia el norte (Guerrero & Piola 1997). En la Figura 2 se muestran

los frentes oceánicos identificados por Orsi et al. (1995) en el área de estudio.

La salinidad parece ser la variable clave que influye en la posición de los frentes marinos, aunque los frentes por debajo de los 53º al sur y rodeando la Tierra del Fuego parecen estar más asociados a la variable temperatura. Se encontraron sistemas frontales a lo largo de toda la costa desde los 50º hasta Isla de los Estados, alrededor de las Islas Malvinas y en menor medida alrededor del Banco Burdwood (Piola & Rivas 1997). En las regiones costeras y en la zona próxima al talud los mecanismos oceanográficos complejos serían responsables de la circulación permanente alrededor del Banco Burdwood y en puntos salientes de la costa patagónica (Piola & Rivas 1997).

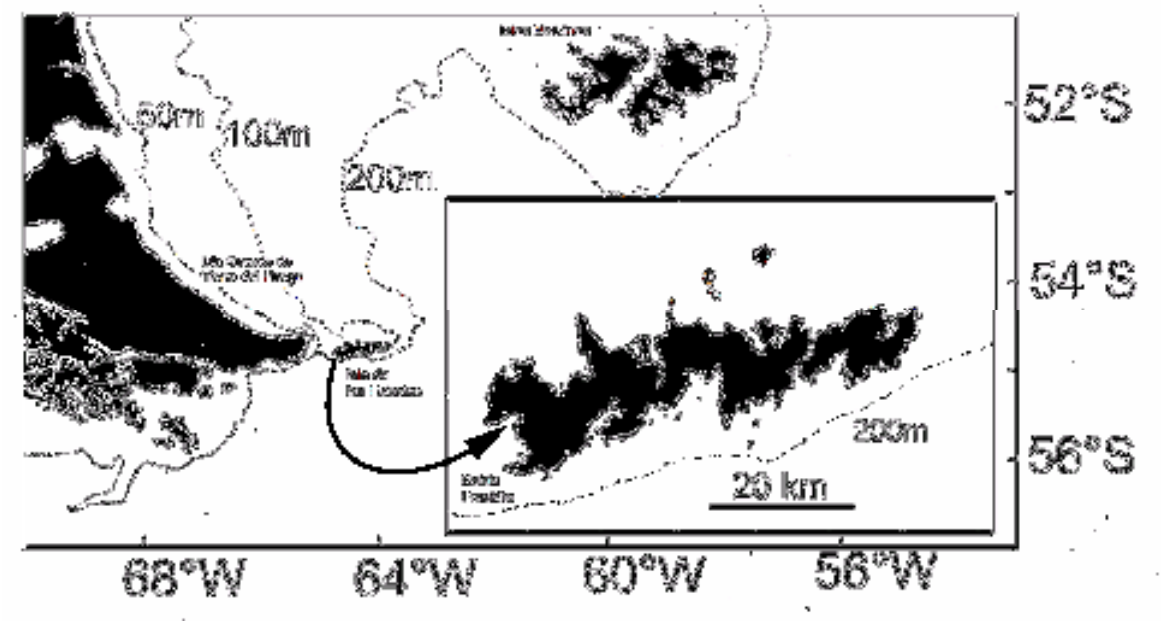


Figura 1. Ubicación del área de estudio, porción sur del Océano Atlántico sudoccidental.

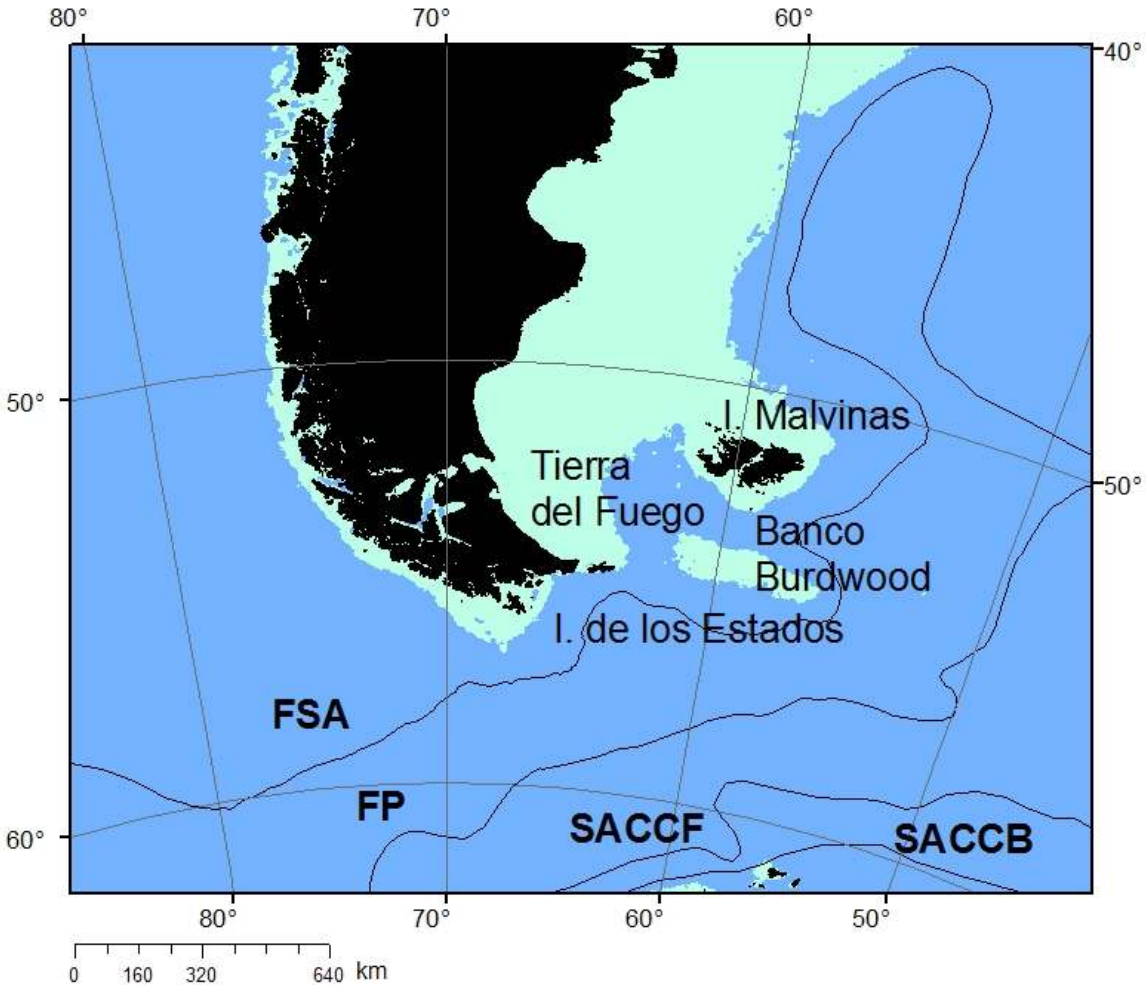


Figura 2. Área de estudio mostrando la ubicación de los frentes oceánicos identificados por Orsi et al. 1995. FSA: Frente Subantártico, FP: Frente Polar, SACCF: frente sur de la corriente circumpolar antártica, SACCB: frente inferior de la corriente circumpolar antártica.

Capítulo III. Variación interanual en la cronología de la reproducción y en la tasa de aprovisionamiento en el pingüino *Eudyptes chrysocome chrysocome* en Isla de los Estados

Métodos

El estudio de campo se llevó a cabo durante dos temporadas consecutivas (2002/2003 y 2003/2004) en una subcolonia ubicada en Punta Tello, Bahía Franklin, con ~ 200 nidos activos en promedio durante la etapa de incubación en las temporadas reproductivas estudiadas.

Se colocaron transmisores electrónicos encapsulados en vidrio de 23 mm de largo y 3,9 mm de diámetro (TIRIS™ Texas Instruments, EEUU) a 38, 26 y 17 adultos nidificantes durante las temporadas reproductivas 2000/2001, 2001/2002 y 2002/2003, respectivamente. Los transmisores implantados durante las dos primeras temporadas se encontraban esterilizados en grupos de a diez en un dispositivo. En la última temporada se utilizaron transmisores idénticos, aunque envasados en forma individual con su propia jeringa. Los transmisores fueron implantados entre los hombros de forma subcutánea realizando un pequeño pellizco sobre la piel y colocando la aguja apuntando hacia la cola del animal. Previamente se pesó y se determinó el sexo de los animales tomando las medidas de longitud y altura del pico (Hull 1996).

Cada transmisor cuenta con un número de identificación único que es transmitido de forma pasiva en respuesta al campo electromagnético producido por el lector y su antena asociada. Los pingüinos utilizan generalmente un solo pasaje para ingresar y salir de la colonia desde y hacia el mar. Para forzar el pasaje de los animales por las cercanías de la antena, se colocó una red

plástica con un tamaño de malla de unos 30 mm siguiendo los límites naturales de rocas y pastos *Poa flabellata*. Con el cerco se redujo el pasaje natural a unos 60 cm de ancho. Se colocó la antena, sobre el suelo, y se la conectó al receptor de datos en esta entrada. De ese modo los pingüinos se vieron forzados a pasar sobre ella para poder entrar y salir de la colonia. El sistema registró la entrada y salida de los animales desde y hacia la colonia. Los datos almacenados en el registrador fueron recuperados al finalizar cada temporada reproductiva cuando los adultos luego de mudar dejan la colonia para comenzar la dispersión invernal. Todo el sistema funcionó en base a baterías alimentadas por energía solar mediante paneles solares colocados fuera del perímetro de la colonia y ubicados de tal modo de recibir la máxima radiación solar durante todo el día.

El sistema de detección registra la fecha y hora de un pasaje a través de la entrada junto al número de identificación, específico para cada pingüino. Durante la temporada reproductiva 2000/2001 los nidos cuyos adultos habían sido inyectados con transmisores fueron marcados con una estaca numerada y se confeccionó un mapa con las ubicaciones para poder realizar observaciones directas y probar el funcionamiento del equipo, asociando los cruces, pasajes de los individuos hacia y desde la subcolonia, con los diferentes comportamientos de los pingüinos (por ejemplo patrones de movimientos cuando perdían al pichón). Estos datos no se utilizaron para los análisis posteriores.

El sistema fue instalado para este estudio el 31 y el 6 de octubre y retirado alrededor del 22 de marzo durante las temporadas reproductivas 2002/2003 y 2003/2004, respectivamente.

Análisis de datos

En general se ha descripto que la mayor pérdida de transmisores ocurre dentro de las tres primeras semanas de implantados antes de que la herida cicatrice (Clarke & Kerry 1998). La tasa de pérdida de transmisores en este estudio fue calculada sobre la base de los pingüinos marcados y que no fueron registrados, o de los que se observaron sólo unos pocos cruces durante cada temporada reproductiva. Por tanto los pingüinos que habían perdido sus transmisores no fueron utilizados en los análisis subsiguientes. Las tasas de retorno fueron calculadas en base a los pingüinos marcados que no habían perdido su transmisor. El éxito reproductivo se calculó teniendo en cuenta el patrón de comportamiento observado durante la temporada reproductiva 2000/2001, en la cual se realizaron observaciones directas de los nidos cuyos adultos habían sido marcados. Así, para el análisis de los datos de las temporadas reproductivas 2002/2003 y 2003/2004 se consideró que un individuo había perdido el pichón cuando su patrón de atención al nido se evidenciaba irregular respecto a animales que atienden a pichones (más de cuatro cruces en el mismo día, salidas menores a tres horas o permanencias en el mar mayores a cinco días durante la etapa de cuidado temprano). Los horarios de salidas y llegadas de los viajes de alimentación realizados por cada individuo fueron registrados por el lector y con estos datos se calculó la duración de cada viaje de alimentación y el tiempo de atención al pichón. La salida del sol varió entre 4:37 y 7:23 a lo largo del periodo de estudio en cada año y la puesta del sol varió entre las 21:57 y las 19:28 h (21 de diciembre y 21 de marzo, respectivamente). Sólo los viajes de alimentación que duraron más de tres horas fueron utilizados para los análisis, excluyendo así la posibilidad

de que sean considerados como viajes de alimentación periodos cortos fuera del nido (esto sucede por ejemplo durante la etapa de cuidado temprano cuando sólo la hembra alimenta al pichón y algunos machos realizan salidas cortas mientras las hembras se encuentran en el nido). Los valores medios de duración de viajes fueron calculados para las hembras durante la etapa de cuidado temprano, las hembras y los machos durante el periodo de guardería. Las tasas de aprovisionamiento fueron calculadas para cada hembra y cada macho como el número de viajes realizados a la colonia con respecto al total de días que transcurre desde la eclosión hasta la independencia del pichón luego de la muda. La duración de los viajes de alimentación durante la etapa de incubación se analizó mediante pruebas de t y los viajes de alimentación durante la etapa de cuidado del pichón mediante Mann-Whitney. Si bien en algunos casos son los mismos individuos en los dos años de estudio se supone que los viajes de alimentación del mismo individuo son independientes. Se supone que los pichones fueron alimentados en cada visita del adulto a la colonia. Durante el período de guardería se colectaron contenidos estomacales de adultos nidificantes en la misma colonia donde se colocó el sistema de detección durante los dos años de este estudio. Las aves fueron capturadas y se obtuvo el contenido estomacal siguiendo el método de Wilson 1984 (ver Métodos en el Capítulo IV para más detalles). Se colectaron ocho y diez muestras de machos y ocho y once de hembras (2003 y 2004, respectivamente) durante la etapa de guardería y 20 muestras durante la etapa de cuidado temprano sólo el primer año de estudio. La masa húmeda de cada muestra fue registrada y ese dato se utilizó para estimar la cantidad de alimento entregada al pichón. El peso de los contenidos fue comparado entre

años y entre sexos en la etapa de guardería utilizando ANOVA de dos vías. Se realizaron pruebas de t para evaluar las diferencias entre etapas para la primera temporada.

Resultados

Cronología de la reproducción, tasa de retorno

Para el año 2002 se habían implantado transmisores en 64 hembras y 17 machos reproductores. En cada temporada menos del 10% de los pingüinos perdieron el transmisor (Tabla 1) y la pérdida resultó mayor en el primer año, posiblemente debido a la inexperiencia en su colocación. La tasa de retorno fue mayor en la temporada reproductiva 2002/2003 que en la temporada 2003/2004 (Tabla 1). El pingüino penacho amarillo de Isla de los Estados presenta una sincronía considerable en la cronología de los eventos reproductivos entre años (Tabla 2). El viaje realizado durante la etapa de incubación fue mayor en los machos (16 ± 3 días) que en las hembras (10 ± 2 días) para ambos años (prueba de t, $T=-7,75$ y $T=6,55$, $p<0,01$, para la temporada 2002/2003 y la temporada 2003/2004, respectivamente) y no se encontraron diferencias significativas en la duración del viaje entre los años para ambos sexos (prueba de t, $T=-1,42$ y $T=0,793$, $p>0,01$, hembras y machos, respectivamente).

	Marcados	Perdidas	Total Marcados	Retorno de individuos
2000-2001	35	3 (8%)		
2001-2002	25	1 (4%)		
2002-2003	16	1 (6%)	76	59 (78%)
2003-2004			76	48 (63%)

Tabla 1. Número de pingüinos penacho amarillo marcados con transmisores en Punta Tello desde el 2000 al 2002. Tasa de retorno y el porcentaje de supervivencia mínimo de adultos marcados con transmisores los años anteriores.

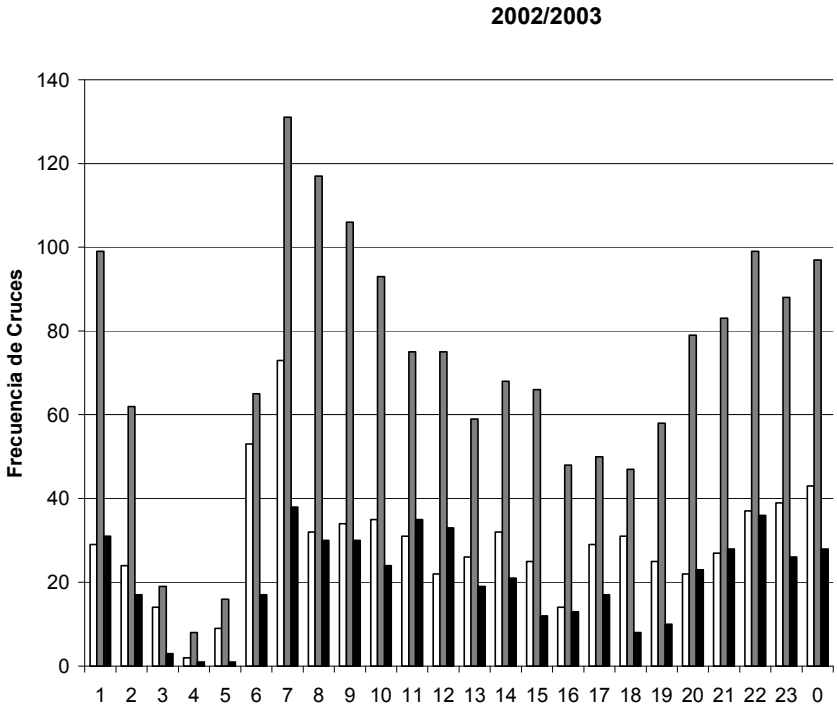
	2002-2003		2003-2004	
	Hembra n=40	Macho n=16	Hembra n=33	Macho n=15
Comienzo del viaje de alimentación durante la incubación	19/11/02	06/11/02	18/11/03	03/11/03
Regreso del viaje de alimentación durante la incubación	28/11/02	22/11/02	28/11/03	22/11/03
Primer viaje para alimentar al pichón	30/11/02	12/12/02	30/11/03	14/12/03
Comienzo del viaje pre-muda	25/01/03	26/01/03	25/01/04	27/01/04
Regreso a la colonia a mudar	25/02/03	21/02/03	23/02/04	26/02/04
Comienzo de la dispersión invernal	16/03/03	17/03/03	17/03/04	20/03/04

Tabla 2. Cronología de la reproducción de *Eudyptes chrysocome chrysocome*.

Viajes de alimentación y patrón de asistencia al pichón

Se analizaron los viajes de alimentación de aquellas hembras y machos que con éxito criaron un pichón o hasta el momento en que perdieron al pichón (cuando se observó un patrón irregular, de más de cuatro cruces en el mismo día, periodos extensos en el mar o periodos cortos en tierra). Durante los dos años de estudio las salidas y regresos de los viajes de alimentación fueron realizados a lo largo de todo el día por las hembras durante el periodo de

cuidado temprano y tanto por las hembras como por los machos durante el periodo de guardería (Fig. 1). Se encontraron dos horarios con mayor cantidad de cruces en los dos años para los tres casos estudiados. En los tres casos uno de estos máximos correspondió a las salidas registradas alrededor de las 7:00 hs. El segundo, correspondiente a las llegadas se obtuvo alrededor de las 00:00 hs para las hembras durante el periodo de cuidado temprano y alrededor de las 22:00 hs para las hembras y los machos durante el periodo de cuidado tardío (Fig. 1). No obstante, se observaron numerosos cruces entre las 7:00 y las 00:00 hs en los tres casos en ambos años. Sólo un pequeño porcentaje de las aves salieron o ingresaron durante las horas de oscuridad entre las 3:00 y las 5:00 hs: el 3% de las hembras durante el periodo de cuidado temprano y cuidado tardío y el 1% de los machos durante el periodo de guardería en ambos años.



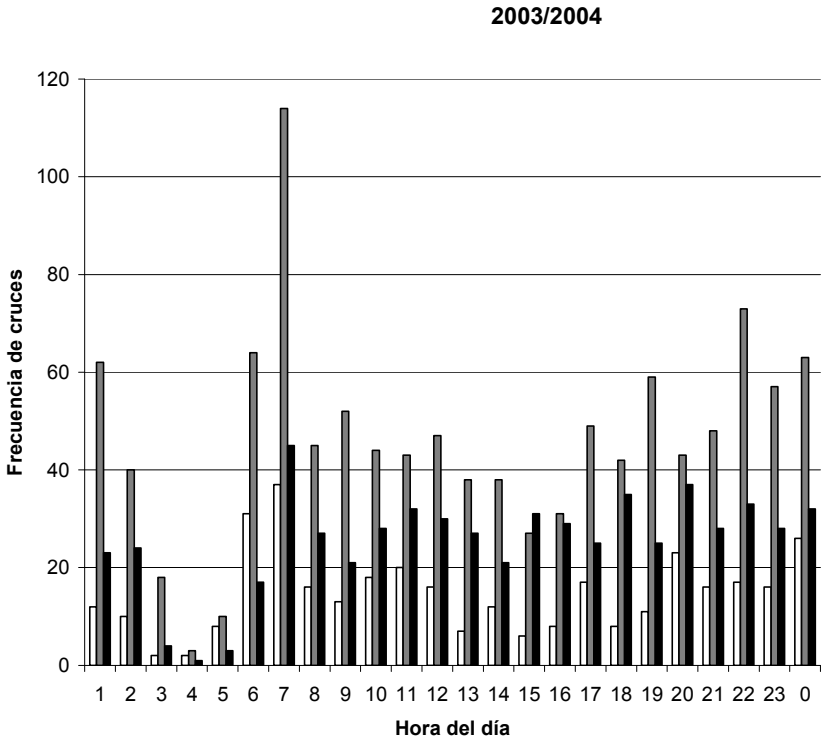


Figura 1. Distribución de las frecuencias de cruces a lo largo del día en la colonia de Punta Tello para las hembras durante la etapa de cuidado temprano y para los machos y las hembras durante la etapa de guardería. Barras blancas: hembras cuidado temprano, barras grises: hembras guardería y barras negras: machos guardería.

La distribución de la duración de los viajes de alimentación fue altamente sesgada, con más del 84% de los viajes con una duración menor a 48 hs en ambos sexos y en los dos años de estudio. La distribución de las duraciones de viaje para las hembras durante la etapa de cuidado temprano presentó un pico en 18 hs en las dos temporadas y el otro pico en 12 hs y en 24 hs para las temporadas reproductivas 2002/2003 y 2003/2004, respectivamente (Fig. 2). Durante la etapa de guardería la distribución de la duración de los viajes de alimentación realizados por las hembras presentó dos máximos en cada año de estudio en 36 y 42 hs en la temporada 2002/2003 y en 30 y 42 hs en la temporada 2003/2004. La distribución de la duración de los viajes de los machos durante la etapa de guardería presentó dos picos en 12 y 18 hs en la temporada reproductiva 2002/2003 y en 6 hs y 12 hs durante la temporada 2003/2004.

Los viajes de alimentación realizados por las hembras durante la etapa de cuidado temprano fueron más cortos que los realizados durante la etapa de guardería en las dos temporadas (prueba de Mann-Whitney, U=81642,1 p<0,001 y U=26121,5 p=0,0015, 2002/2003 y 2003/2004, respectivamente). La duración de los viajes de alimentación, realizados por los machos durante la etapa de guardería, no difirió entre los años (Tabla 3) pero los machos realizaron viajes más cortos que las hembras durante el mismo periodo sin presentar diferencias entre los años (prueba de Mann-Whitney, U=34121,3 p=0,0019 y U=13751,1 p<0,001, 2002/2003 y 2003/2004, respectivamente). Las estadías en tierra para alimentar al pichón no presentaron un patrón definido. La duración de la asistencia al pichón por parte de la hembra en las dos etapas (cuidado temprano y guardería) difirió entre los dos años de

estudio, permaneciendo en tierra por periodos más extensos en la temporada reproductiva 2003/2004 (Tabla 3). Asimismo, la duración de las estadías difirió dentro del mismo año entre las etapas (prueba de Mann-Whitney, U=48227, p=0,003 y U=11056, p=0,001, para las temporadas reproductivas 2002/2002 y 2003/2004, respectivamente). No obstante, el patrón no fue el mismo, las estadías fueron mayores en la etapa de guardería en la temporada 2002/2003 y mayores en la etapa de cuidado temprano en la temporada 2003/2004 (Tabla 3). La duración de la asistencia al pichón por parte del macho no difirió en los dos años de estudio (Tabla 3).

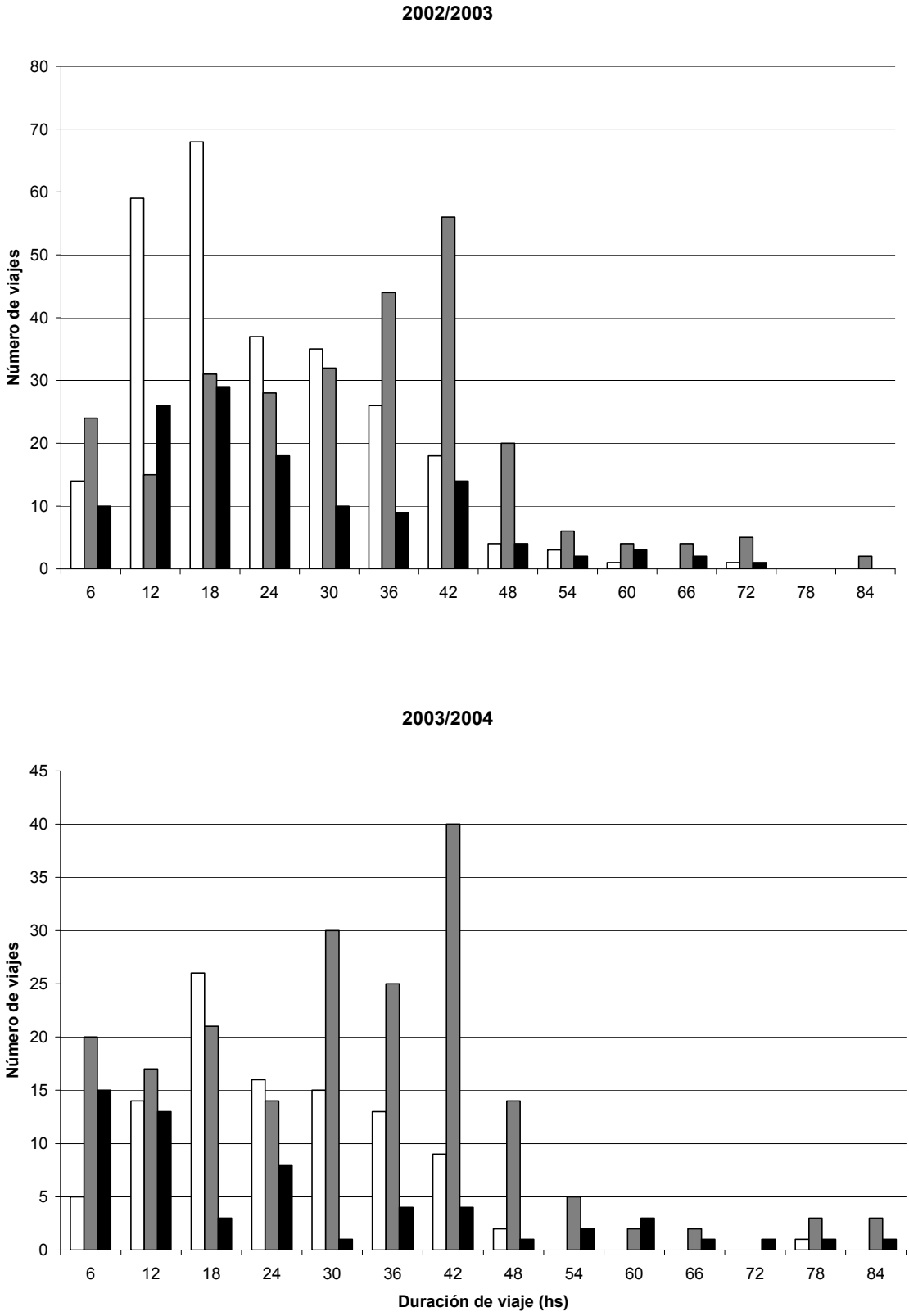


Figura 2. Distribución de la duración de los viajes (hasta 84 hs) de las hembras durante la etapa de cuidado temprano y guardería y de los machos durante la etapa de guardería para las dos temporadas reproductivas 2002/2003 y 2003/2004. Barras blancas: hembras cuidado temprano, barras grises: hembras guardería y barras negras: machos guardería.

	2002 /2003	2003/2004	U	p
Hembra va cuidado temprano	19,5± 5,1 (25)	22,9 ± 4,8 (12)	60692	ns
Hembra va guardería	27,8± 4,6 (16)	28,01 ± 4,4 (10)	64432	ns
Hembra pa cuidado temprano	9,7 ± 3,5 (25)	19,9 ± 7,1 (12)	17316	<0,001
Hembra pa guardería	11,4 ± 5,1 (16)	17,5 ± 5,6 (10)	92916	<0,001
Macho va	21,16± 7,8 (7)	22,02±6,7 (3)	12482	ns
Macho pa	15,2 ± 7,4 (7)	19,03 ± 3,6 (3)	6622	ns
Hembra tasa de aprovisionamiento (comidas por día)	0,64±0,07	0,53±0,08		
Macho tasa de aprovisionamiento (comidas por día)	0,39±0,03	0,39±0,06		

Tabla 3. Duración de los viajes de alimentación (va), atención al pichón (pa) en horas (media ± ds) en el pingüino *Eudyptes chrysocome chrysocome* y tasa de aprovisionamiento en dos temporadas reproductivas. Prueba de Mann-Whitney (U). (n= número de individuos)

Tasa de aprovisionamiento y supervivencia de los pichones

La tasa de aprovisionamiento de las hembras y de los machos fue considerada para todo el periodo reproductivo (Tabla 3). La tasa de aprovisionamiento de las hembras difirió entre los años siendo mayor en la temporada reproductiva 2002/2003 (prueba de t, T=2,91 p=0,012). Por el contrario, las tasas de aprovisionamiento de los machos no difirieron estadísticamente entre los dos años de estudio (prueba de t, T=2,92 p=0,21).

La tasa de aprovisionamiento difirió entre hembras y machos durante la etapa de guardería en la temporada reproductiva 2002/2003 (prueba de t, T=-3,2 p=0,008), mientras que no se encontraron diferencias significativas durante la temporada reproductiva 2003/2004 (T=2,59 p=0,123).

Es importante destacar que, en la Isla de los Estados, los machos del pingüino penacho amarillo realizaron un viaje largo al comienzo de la etapa de guardería o unos días después, de 8 ± 3 días de duración en promedio, durante los dos años de estudio.

Teniendo en cuenta lo que se observó sobre el patrón de asistencia en relación a la pérdida del huevo o pichón durante la temporada reproductiva 2000/2001, el éxito reproductivo habría sido del 31% y el 23% en las temporadas reproductivas 2002/2003 y 2003/2004, respectivamente. La mayor parte de las pérdidas ocurrió durante la etapa de incubación (52,3% en la temporada reproductiva 2002/2003 y 64,7% en la temporada reproductiva 2003/2004 cuando el éxito reproductivo fue menor). Luego la pérdida de pichón también fue elevada durante la etapa de cuidado temprano y la tasa descendió durante la etapa de guardería en los dos años.

Dieta

Durante la etapa de cuidado tardío la masa de alimento traída a tierra fue menor en la temporada reproductiva 2002/2003 que en la temporada 2003/2004 y no difirió entre machos y hembras (año: $F_{1,36}$= 7,63, p= 0,009, sexo: $F_{1,36}$= 0,01, p= 0,905, año*sexo: F= 1,5, p= 0,23). La masa de los contenidos estomacales no difirió entre el periodo de cuidado temprano (101,2

± 31,04 g) y tardío (106,6 ± 52,8 g) (prueba de t, T=-0,32, p=0,37) en el primer año de estudio.

Discusión

Se encontraron diferencias en el comportamiento de aprovisionamiento entre el macho y la hembra del pingüino penacho amarillo en Isla de los Estados. Las hembras alimentan al pichón durante todo el periodo, mientras que los machos lo alimentan solo en el periodo de guardería y en este periodo el aprovisionamiento difiere entre los machos y las hembras. Las diferencias encontradas entre años en el comportamiento de alimentación al pichón en las hembras y en los machos parecen estar reflejadas en las tasas de supervivencia de los pichones.

A diferencia de otras especies y de las otras dos subespecies de pingüino penacho amarillo, el pingüino penacho amarillo de Isla de los Estados permanece por periodos extensos en el mar incluso durante las horas de total oscuridad. Asimismo, los ingresos y salidas se realizaron a lo largo de todo el día y tanto las hembras como los machos presentaron un alto porcentaje de cruces entre las 22:00 y las 00:00 hs. Los datos sobre pingüinos penacho amarillo de otras localidades muestran que en su mayoría realizarían viajes durante las horas de luz (Cherel et al. 1999, Hull 2000). En Schiavini & Raya Rey (2004) se discute acerca de la duración de los viajes en relación a la ubicación geográfica de la colonia, a mayores latitudes y teniendo en cuenta las horas del crepúsculo los pingüinos encontrarían la cantidad de luz necesaria para alimentarse por más tiempo. Sin embargo, Barlow & Croxall (2002) encontraron que los pingüinos Macaroni *Eudyptes chrysolophus* en las Islas

Georgias del Sur, ubicada a la misma latitud que Isla de los Estados, realizan en su mayoría y a lo largo de toda la temporada reproductiva viajes diarios. Esto puede indicar que existen otros factores, además de la luz ambiental, que influyen en la duración del viaje y por ende en el esfuerzo parental del pingüino penacho amarillo de Isla de los Estados. Ainley et al. (2004) comprobó que el tamaño poblacional influye en la duración de los viajes, siendo mayores en las colonias más grandes, y usualmente uno de los padres se alimenta más lejos de la colonia. Si se tiene en cuenta el tamaño poblacional total en las diferentes colonias de pingüino penacho amarillo se puede observar que a mayor tamaño más extensos son los viajes de alimentación: tamaño poblacional (85.500; 152.000 y 174.000 parejas) y duración de viajes (11,9 ± 2 h, sin viajes que incluyan noche, 11,2 ± 3,6 diarios y 28,6 ± 5 nocturnos y 15,7 ± 5,1 diarios y 34,8 ± 8,7 nocturnos) en las Islas Kerguelen, Crozet e Isla de los Estados, respectivamente (Tremblay & Cherel 2005, este estudio).

La duración de los viajes de alimentación durante la etapa de cuidado temprano encontrada en este estudio fue mayor que para las subespecies del norte y del este (Tremblay & Cherel 2003, Tremblay & Cherel 2005) y concuerda con lo encontrado por Schiavini & Raya Rey (2004). No obstante, se encontró una gran diferencia durante el periodo de guardería, ya que en este estudio la duración de los viajes aumenta con la edad del pichón mientras que Tremblay & Cherel (2005) encontraron que la duración de los viajes era aún menor comenzando a disminuir a partir de los 30 días de vida del pichón ya en la etapa de guardería. Este mismo patrón fue observado en el pingüino Macaroni por Barlow & Croxall (2002) donde la duración de los viajes tanto de hembras como de machos durante la etapa de guardería fue menor en

comparación con la duración de los viajes realizados por las hembras durante la etapa de cuidado temprano.

Es importante destacar aquí que las duraciones de los viajes presentaron un amplio rango de variación, lo que indica de alguna manera y se observó en los datos que tanto machos como hembras en las dos etapas realizaron viajes cortos y viajes largos de forma alternada sin seguir un patrón definido. Una distribución bimodal de la duración de los viajes de alimentación fue descripta para el pingüino Adelia *Pygoscelis adeliae* (Clarke et al. 1998, Ropert-Coudert et al. 2004) y para el pingüino Macaroni (Barlow & Croxall 2002). Este resultado tiene dos explicaciones no necesariamente excluyentes. Por un lado, la duración de los viajes está relacionada con la distancia a las áreas de alimentación: viajes más cortos implicarían áreas de alimentación más cercanas a la colonia (Tremblay & Cherel 2003). Schiavini & Raya Rey (2004) describieron la distribución bimodal de la duración de los viajes asociada a la oceanografía alrededor de Isla de los Estados, ya que los animales podrían estar alimentándose tanto en aguas de la plataforma como en aguas del talud y esto puede extenderse a la distribución de la duración de los viajes en etapa de guardería encontrada en este estudio. Esto se refuerza aún más si tenemos en cuenta que durante esta última etapa tanto hembras como machos se están alimentando en las cercanías de Isla de los Estados dado que deben regresar dentro de un tiempo no demasiado prolongado a alimentar a los pichones. La segunda explicación se basa en que la duración del viaje esta relacionada con una estrategia que permitiría a los pingüinos maximizar la tasa de crecimiento del pichón mientras se mantiene el estado del adulto. Ropert-Coudert et al. (2004) encontraron esta alternancia de viajes largos y cortos en el pingüino

Adelia y describieron los beneficios en términos del costo parental que esto implica para un ave que está obligada a retornar en un lapso breve a la colonia a alimentar al pichón. Según este estudio los viajes largos incrementarían la condición física del adulto a expensas del pichón, mientras que los viajes cortos les permitirían a los padres alimentar al pichón maximizando la tasa de aprovisionamiento a expensas de su propia condición física. Esta estrategia en su conjunto permitiría maximizar la tasa de crecimiento del pichón sin perjudicar la condición física del adulto.

Inversión parental en ambos sexos

Los viajes de alimentación de la hembra al pichón se dividen en dos etapas de diferente duración: la etapa de cuidado temprano que dura en promedio 17 días y la etapa de guardería con una duración de 41 días. En promedio las hembras entregan 13 comidas durante la primera etapa y 23 comidas durante la etapa de cuidado tardío. Durante la etapa de cuidado temprano los viajes son más cortos probablemente debido a que es el único miembro de la pareja que provee alimento al pichón y debe hacerlo a una tasa específica ya que es una etapa determinante en la supervivencia del pichón. Existiría un umbral, en cuanto a la cantidad de comidas entregadas por las hembras, por debajo del cual la supervivencia del pichón se vería reducida (Barlow & Croxall 2002). Desafortunadamente no se pudo calcular la tasa de crecimiento de los pichones debido al método utilizado sin poder confirmar esta teoría ya que solo se cuenta con evidencias indirectas. En promedio los viajes de alimentación fueron más largos durante la etapa de guardería en las hembras. A diferencia de lo sugerido por Barlow & Croxall (2002) no podemos

decir que un viaje más largo implique más alimento ya que al menos en la temporada 2002/2003 en la cual obtuvimos contenidos estomacales durante las dos etapas, las masas de los mismos no difirieron.

En contraste, los machos alimentan al pichón durante la etapa de cuidado tardío por tanto la tasa de aprovisionamiento, desde el momento en que el huevo eclosiona y el pichón se emancipa, es menor que en las hembras. Más aún, los machos realizan un viaje al comienzo de la etapa de guardería de 8 días en promedio, que contribuye a disminuir su tasa de aprovisionamiento. No obstante, la cantidad de comidas entregadas en esta etapa (22 en promedio) es similar a la cantidad entregada por las hembras (23 comidas), lo que se consigue debido a que los viajes de alimentación de los machos son más cortos que los de las hembras. La realización de viajes más largos en hembras que en machos fue descripto también para el pingüino Adelia (Ainley et al. 2004).

Barlow & Croxall (2002) encontraron que las hembras del pingüino Macaroni eran esenciales para la supervivencia de los pichones mientras que los machos contribuían a incrementar el peso de los mismos al momento de la independencia. En el caso de Isla de los Estados, se observa que la tasa de aprovisionamiento difiere entre años sólo en las hembras, y que la supervivencia de los pichones si difiere entre años. Esto apoya la hipótesis de que la tasa de aprovisionamiento de la hembra es la determinante en el éxito reproductivo de esta especie. Es interesante notar que la menor tasa de aprovisionamiento en el 2003/ 2004 se debió a mayores estadías en tierra más que a una mayor duración de los viajes de alimentación. Las diferencias en la duración de los viajes y en el patrón de asistencia pueden estar relacionadas a

las diferencias en las tareas reproductivas de cada sexo. Por ejemplo, se describió que los machos de pingüino Adelia, una especie levemente dimórfica, y de un súlido (*Sula leucogaster*) realizan viajes más cortos y más cercanos a la colonia, sugiriéndose que esto permite que los individuos, del sexo más agresivo, permanezcan más tiempo con los pichones (Gilardi 1992, Clarke et al. 1998). La hipótesis de la división de tareas (nichos dimórficos) predice que machos y hembras difieren en sus tareas durante la etapa reproductiva y que la selección natural actuará de un modo diferencial en cada sexo para producir el tamaño corporal óptimo para cada tarea (Newton 1979, Lundberg 1986, Mueller 1990). Se sugiere que en el pingüino penacho amarillo los machos, más grandes, realizan la mayor parte del cuidado del pichón, mientras que la hembra es la encargada del aprovisionamiento. Esto se sustenta dado que se encontró en este estudio un menor éxito reproductivo cuando disminuyó la tasa de aprovisionamiento de las hembras, y que los machos no sólo realizan todo el cuidado durante la etapa de cuidado temprano sino que permanecen por más tiempo con el pichón durante la etapa de cuidado tardío.

Variación interanual en la inversión parental

En este estudio, la supervivencia de los pichones podría estar asociada al aprovisionamiento de los padres, especialmente durante la etapa de cuidado temprano, como se mencionó anteriormente. Existen dos teorías que relacionan el éxito reproductivo con el éxito de alimentación.

Como se mencionó en el Capítulo de Introducción existen dos teorías opuestas en relación al éxito reproductivo, una postula que el éxito reproductivo está determinado por la disponibilidad de alimento cerca de las colonias

durante la época reproductiva (Ashmole 1963), mientras que la otra propone que la disponibilidad de alimento durante el invierno previo a la temporada reproductiva es determinante del éxito reproductivo en la temporada siguiente (Lack 1967). En ambos casos se supone que la supervivencia de los pichones está relacionada con la disponibilidad de alimento. No obstante, la supervivencia de pichones puede verse afectada por efectos climáticos adversos o predación. Si bien, por el método utilizado esto no fue evaluado independientemente, podemos decir que durante los dos años de estudio no se observaron condiciones climáticas anómalas y hay indicios de que la predación no parece ser significativa (M. Liljesthröm comunicación personal).

Primero podemos descartar que el éxito reproductivo o la supervivencia de los pichones estén relacionados con la tasa de aprovisionamiento durante la etapa de guardería ya que la misma fue mayor en la temporada en la cual la supervivencia fue menor. La mayor pérdida de pichones ocurrió durante la etapa de incubación y de cuidado temprano. Más aún, la mayoría de los machos abandonaron la incubación en la temporada reproductiva 2003/2004, aunque las hembras regresaron en la misma fecha que el año anterior. Estos resultados sugieren una falta de alimento durante la etapa de incubación o que los animales no llegaron a reproducir con el peso apropiado debido a una falta de alimento durante el invierno previo. Esto se sustenta con la baja tasa de retorno durante esa temporada y la menor supervivencia a comienzos de la etapa reproductiva 2003/2004. El pingüino penacho amarillo parece ser una especie “capital breeder” más que una especie “income breeder” (Drent & Daan 1980): el éxito reproductivo parece estar relacionado con lo que ocurrió antes de la etapa reproductiva más que con la disponibilidad de alimento durante el

cuidado del pichón, lo que en última instancia apoya la hipótesis de Lack (1967).

En resumen, estos resultados indican que el comportamiento de aprovisionamiento difiere entre machos y hembras en el pingüino penacho amarillo. Esto parece estar relacionado al grado de dimorfismo sexual mediado por la diferencia en las tareas durante la etapa reproductiva donde las hembras son las encargadas del aprovisionamiento mientras que los machos se encargan del cuidado del pichón. Asimismo, se sugiere que las diferencias interanuales en el comportamiento de aprovisionamiento de la hembra influyen en la supervivencia de los pichones. Aunque sugerimos que estas diferencias se deben a una falta de alimento durante el invierno previo antes que a escasez de alimento durante la etapa reproductiva, las causas últimas permanecen desconocidas. Para poder poner a prueba esta hipótesis se necesita pesar a los adultos al arribo a la colonia luego de la dispersión invernal y antes de cada etapa dentro del ciclo reproductivo.

Capítulo IV: Variación interanual y entre etapas en la dieta de *Eudyptes chrysocome chrysocome* durante el periodo reproductivo

Métodos

Los muestreos se realizaron en la subcolonia de Punta Tello durante la etapa de cuidado temprano (29 al 13 de diciembre) durante tres temporadas reproductivas consecutivas 1999/2000, 2000/2001 y 2001/2002. Los muestreos durante la etapa de cuidado tardío se realizaron en la misma colonia durante la segunda quincena de enero, cuando ambos padres alimentan al pichón, durante tres temporadas consecutivas 2002/2003, 2003/2004 y 2004/2005.

Colección de las muestras

Durante la etapa de cuidado temprano los animales fueron capturados en el nido luego de realizar el despliegue de reconocimiento con su pareja y antes de que la hembra comenzara a alimentar al pichón. El número de hembras muestreadas fue de 20, 11 y 20 en las tres temporadas en que se realizó el estudio, respectivamente. Durante la etapa de cuidado tardío los animales fueron capturados en la colonia en el momento que realizaban el despliegue de reconocimiento con el pichón. Durante los años 2003, 2004 y 2005 se tomaron 8, 11 y 15 muestras de hembras y 8, 10 y 10 de machos, respectivamente.

Los animales fueron pesados y sexados de acuerdo a sus medidas de longitud y altura del pico (Hull 1996). Las muestras se colectaron utilizando el

método de bombeo estomacal (Wilson 1984), realizándose el número de lavajes necesarios hasta que se obtuvo agua clara. Luego del lavado se marcó al individuo en las plumas del pecho para evitar muestrearlo nuevamente. Las muestras de dieta fueron filtradas y preservadas en formol al 4% con borax durante la primera temporada y en etanol 70% durante los otros dos años en la etapa de cuidado temprano y durante los tres años en la etapa de cuidado tardío.

Separación de las muestras

En el laboratorio, el peso húmedo total de las muestras fue tomado previo a separar las muestras en sus componentes principales: peces, cefalópodos y crustáceos. Las presas grandes y enteras fueron separadas de la muestra total luego de lo cual se tomó una submuestra de 1/8 del contenido total al azar y los resultados se extrapolaron a la composición total.

La identificación de los crustáceos se realizó utilizando nuestra colección de referencia (Laboratorio EcoPT CADIC), y siguiendo las claves en Guglielmo & Ianora (1997), Vinogradov (1999) y Gibbons et al. (1999). Los cuerpos de los crustáceos enteros y los pares de ojos fueron contabilizados para estimar el número total de individuos consumidos. El largo total de todos los crustáceos en la submuestra que no estaban digeridos fue medido utilizando una lupa con una gratícula en una de sus lentes. *Euphausia* sp. incluye tanto a *E. vallentini* como a *E. lucens*, ya que fue difícil identificarlas a nivel de especie debido al grado de digestión.

Los cefalópodos fueron identificados y se estimó la cantidad a partir de los picos inferiores, utilizando nuestra colección de referencia (Laboratorio EcoPT CADIC), la colección de referencia de la Falkland Conservation, Islas Malvinas y Clarke (1986). Los picos fueron encontrados sueltos en las muestras (libre), dentro de las masas bucales o dentro de las masas bucales y con las coronas y fueron clasificados de acuerdo a su grado de digestión siguiendo el criterio de Hull (1999a): 1. Removidos de la masa bucal 2. Libre en la muestra sin erosión severa 3. Libre en la muestra con alguna evidencia de erosión. 4. Libre en la muestra con erosión severa.

Los peces fueron identificados a partir de individuos enteros, otolitos o huesos craneales utilizando muestras de referencia propias y siguiendo a Fischer & Hureau (1985) y Williams & McEldowney (1990).

La dieta fue descripta en términos de frecuencia de ocurrencia, porcentaje numérico y de masa, para independizarse de cualquier sesgo de cada una de estas aproximaciones (Hyslop 1980; Duffy & Jackson 1986). La composición numérica fue establecida utilizando los picos inferiores de cefalópodos, el número de crustáceos y el número de otolitos o huesos craneales pares divididos por dos para estimar el número de peces. La masa original de cada ítem presa ingerido fue estimada utilizando ecuaciones de regresión para los picos de cefalópodos (largo rostral inferior) y largo de cuerpo de los crustáceos (del borde anterior de los ojos a la punta del telson) en función de la masa (Clarke 1986; Ridoux 1994). No fue posible estimar la proporción relativa de la masa de toda la dieta, ya que la masa reconstituida de los peces no pudo ser calculada debido a que las relaciones entre la masa de

los peces y el largo de los otolitos y huesos craneales no se encontró en la literatura para el tamaño y/o la especie.

Por las razones que se mencionaron en el párrafo anterior, se presentan solo las proporciones en masa de cefalópodos y crustáceos para el periodo de cuidado temprano. Esto fue realizado para mostrar, al menos parcialmente, la contribución real de cada ítem presa especie/ taxón a la dieta sin sobrestimar las presas pequeñas utilizando el análisis numérico. En el análisis de la etapa de cuidado tardío debido al alto grado de digestión en las presas no se pudo realizar la proporción en masa de ninguno de los ítems presa.

Análisis de los datos

Se evaluó la variación interanual en la cantidad de alimento para ambas etapas, cuidado temprano y tardío, utilizando ANOVA de una vía (factor año, cuidado temprano) o dos vías (factores: año y sexo, cuidado tardío) y comparaciones múltiples de Tukey. Para examinar la variabilidad en la composición en la dieta, la frecuencia numérica de cada ítem presa fue comparada entre años utilizando ANOVA y comparaciones múltiples y la frecuencia de ocurrencia de cada especie fue comparada utilizando la prueba de chi-cuadrado. Asimismo, se comparó la dieta entre periodos utilizando ANOVA de dos vías (año y período).

El índice de diversidad de Shannon-Wiener (H) fue calculado para cada año en las diferentes etapas, entre etapas y entre sexos y las diferencias de diversidad en la dieta evaluadas utilizando ANOVA. El grado de digestión de

los diferentes ítems presa fue comparado entre años utilizando también la prueba de chi-cuadrado. Las diferencias en la frecuencia de largos de picos inferiores y largos estándar de crustáceos fueron evaluadas mediante ANOVA de una vía y la prueba de Kruskal-Wallis cuando las varianzas no fueron homogéneas y la prueba de t para dos años en el caso de *Moroteuthis ingens* y *Thysanoessa gregaria* durante la etapa de cuidado temprano.

Resultados

Cuidado temprano

Masa de las muestras

Se colectaron un total de 51 contenidos estomacales de hembras del pingüino penacho amarillo en la etapa de cuidado temprano durante el periodo de estudio. La masa de los contenidos no varió significativamente entre años ($F_{2,48}$= 0,98, p=0,381) (Tabla 1). La misma representó en promedio el 5,6%; 8,7% y 6,4% del peso de los adultos durante las tres temporadas reproductivas estudiadas, respectivamente.

	1999	**2000**	**2001**
Nro. Contenidos estomacales	20	11	20
Peso promedio de las hembras	2,48 ± 0,16	2,30 ± 0,24	2,44 ± 0,15
Peso promedio de los contenidos estomacales	131,43 ± 55	203,64 ± 142.3	150,34 ± 64.9

Tabla 1. Número de contenidos estomacales colectados, masa promedio de hembras (kg) y masa de los contenidos estomacales (g) por año (x ± DS) durante la etapa de cuidado temprano.

Composición general

En el año 1999 se encontraron cefalópodos en todas las muestras, mientras que los crustáceos y los peces se encontraron en el 95% y el 80% de las muestras, respectivamente. En el año 2000 los crustáceos y los peces estuvieron presentes en todas las muestras mientras que los cefalópodos ocurrieron en el 91% de las mismas. Por último, en el año 2001 los tres ítems presa ocurrieron en todas las muestras. A lo largo de las tres temporadas de estudio se identificaron un total de 101.671 ítems de 15 taxa (especies o grupos de especies), tres especies de crustáceos, siete especies de cefalópodos y cinco especies de peces (Tabla 2).

Taxa	1999		2000		2001	
	n	(%)	n	(%)	n	(%)
Crustáceos	24588	90,6	27492	80,5	33524	82,9
Anfípodos						
Hyperiidae						
Themisto gaudichaudii	2336	8,6	5160	15,1	960	2,4
Eufáusidos						
Euphausia sp.	7434	27,4	9508	27,9	14123	34,9
Thysanoessa gregaria	14817	54,65	8036	23,5	18441	45,6
Eufáusido ni	0		4788	14.0	0	
Cefalópodos	1709	6,3	5405	15,0	2201	5,4
Gonatidae						
Gonatus antarcticus	614	2,26	4752	13,9	1030	2,5
Onychoteuthidae						
Moroteuthis ingens	80	< 0,5	8	< 0,5	436	1,1
Loliginidae						
Loligo gahi	12	< 0,5	37	< 0,5	10	< 0,5
Omnastrephidae						
Martialia hyadesi	1	< 0,5	0		0	
Sepiolidae						
Semirossia sp.	1	< 0,5	0		2	< 0,5
Todarodes filippovae	2	< 0,5	0		0	
Octopodidae						
Enteroctopus megalocyathus	999	3,68	608	1,8	723	1,8
Peces	818	3,01	1237	3,6	4697	11,6
Harpagifer bispinis	789	2,91	766	2,2	4304	10,6
Salilota australis	28	< 0,5	454	1,3	152	0,4
Agonopsis chiloensis	0		6	< 0,5	0	
Mictofidos	1	< 0,5	16	< 0,5	20	< 0,5
Sprattus fuegensis	0		0		221	0,6

Tabla 2. La composición y el porcentaje numérico de los diferentes ítems presa en la dieta de la hembra del pingüino penacho amarillo durante la etapa de cuidado temprano. Los eufáusidos no identificados pueden pertenecer a la especie *Euphausia* sp o *Thysanoessa gregaria*.

Los crustáceos fueron la principal categoría de presas en términos numéricos (80-90% de los ítems presa), encontrándose una mayor cantidad de individuos de *Thysanoessa gregaria* y *Euphausia vallentini* que de la especie *Themisto gaudichaudii* (Tabla 2). Los cefalópodos contribuyeron en un 6% en 1999, 15% en 2000 y 5% en 2001 mientras que los peces representaron un 3% de la dieta en 1999 y 2000 y su porcentaje se incrementó a un 12% en 2001 (Tabla 2).

En términos de biomasa los cefalópodos contribuyeron en mayor medida a la dieta que los crustáceos (Tabla 3) siendo *Enteroctopus megalocyathus*, *Loligo gahi* y *Gonatus antarcticus* los que más contribuyeron dependiendo del año. La diferencia en la contribución de una especie teniendo en cuenta el número de individuos o la biomasa de ellos se ejemplifica claramente en el caso de *Loligo gahi* quien contribuyó en menos del 1% a la dieta en términos numéricos, pero en más del 20% en términos de biomasa en los tres años.

	1999				2000				2001			
	g	%	n	%	g	%	n	%	g	%	n	%
Themisto gaudichaudii	86,7	4	2336	9	205,6	7	5160	16	40,4	2	960	3
Euphausia sp.	134,5	7	7434	28	115,8	4	9508	29	305,7	15	14123	40
Thysanoessa gregaria	303,4	15	14817	56	9,8	<1	8036	24	318,1	16	18441	52
Eufáusidos no identificados				0	86,7	3	4788	15				0
Gonatus antarcticus	67	3	614	2	1373,5	46	4752	14	54	3	1030	3
Moroteuthis ingens	278,7	14	80	<1		0	8	<1	312,9	16	436	1
Loligo gahi	456,4	23	12	<1	733	25	37	<1	687	34	10	<1
Enteroctopus megalocyathus	673	34	999	4	466	16	608	2	282	14	723	2

Tabla 3. Composición en masa y numérica de los crustáceos y cefalópodos en la dieta de la hembra del pingüino penacho amarillo. El porcentaje numérico, en esta tabla, se refiere solo a los crustáceos y cefalópodos.

Crustáceos

Thysanoessa gregaria fue el más numeroso en 1999 y 2001, y *Euphausia* sp. en el año 2000. El anfípodo hipérido *Themisto gaudichaudii* fue el segundo ítem más importante luego de los eufáusidos en porcentaje numérico en 1999 y 2000 (8,6 y 15,1%, respectivamente, Tabla 2).

La mayoría de los crustáceos encontrados en las muestras eran adultos, teniendo en cuenta el largo estándar (Tabla 4). El tamaño medio de la especie *Thysanoessa gregaria* en los contenidos estomacales no difirió entre los años 1999 y 2001. Los individuos de *Euphausia* sp. en la dieta fueron más pequeños en el año 2000 comparado con los otros dos años. *Themisto gaudichaudii* fue más pequeño en 1999 comparado con el 2001 pero del mismo tamaño que los encontrados en el 2000 (Tabla 4). Se encontraron en las muestras larvas y juveniles de crustáceos, pero se suponen presas de peces y cefalópodos consumidos de forma secundaria por los pingüinos ya que se encontraron generalmente entre la carne de los peces y de los cefalópodos.

	1999	**2000**	**2001**	
Themisto gaudichaudii	13,1 ± 1,4	13,4 ± 1,4	13,7 ± 1,3	$F_{2,308}$=6, p= 0,01
Euphausia sp.	15,6 ± 1,7	13,8 ± 2,2	15,9 ± 2,9	$F_{2,172}$=6,2, p= 0,01
Thysanoessa gregaria	15,7 ± 2,1		15,2 ± 1,7	t =1,94, p> 0,05

Tabla 4. Largo estándar de los crustáceos (media ± ds) presas de las hembras del pingüino penacho amarillo en los diferentes años durante la etapa de cuidado temprano.

Cefalópodos

En el año 2000 sólo se registró un individuo de la especie *Moroteuthis ingens* en la submuestra. De los picos inferiores de los cefalópodos encontrados, el 30% se encontró en masas bucales o coronas lo que sugiere que habían sido consumidos recientemente, mientras que el 50% de los picos se encontraron sueltos en las muestras pero sin evidencias de erosión. El grado de erosión de las distintas especies de cefalópodos de los contenidos fue diferente en cada año. *Gonatus antarcticus* fue la especie de cefalópodo más digerida en el año 1999 y junto con *Enteroctopus megalocyathus* fueron las más digeridas en el 2001, mientras que la especie *Loligo gahi* fue la más digerida en el año 2000 (χ^2_6=156,8; χ^2_4=87,5; χ^2_6=148,9, todas p= 0,01, 1999, 2000 y 2001; respectivamente). Se encontraron también diferencias significativas al estudiar la variación interanual en el grado de digestión de los cefalópodos. *Gonatus antarcticus* fue la especie más digerida en el año 1999 mientras que *Loligo gahi* y *Enteroctopus megalocyathus* lo fueron en el año 2000. Finalmente, los individuos de *Moroteuthis ingens* y *Loligo gahi* se encontraron más digeridos en el año 2001 (Fig. 1).

La distribución de frecuencias de los largos rostrales inferiores (LRI) de los cefalópodos consumidos en el año 2000 difirió de la distribución de los años 1999 y 2001. Los tamaños de *Loligo gahi* consumidos en el año 2000 fueron más pequeños que los de los otros dos años. En contraste, los tamaños de *Gonatus antarcticus* fueron mayores en el año 2000 comparado con los otros dos años. Los tamaños de *Enteroctopus megalocyathus* consumidos fueron menores en el 2001 comparado con los otros dos años. Los tamaños de los

picos de *Moroteuthis ingens* fueron mayores en el año 1999 comparados con los consumidos en el 2001 (Tabla 5). Se verificó una correlación positiva entre el tamaño de *Gonatus antarcticus* y el número de individuos de esta especie consumidos (R^2=0,8, p< 0,01), mientras que lo opuesto se observó en el caso de *Loligo gahi* (R^2=0,66, p<0,01). No se registraron otras relaciones significativas entre las otras especies consumidas.

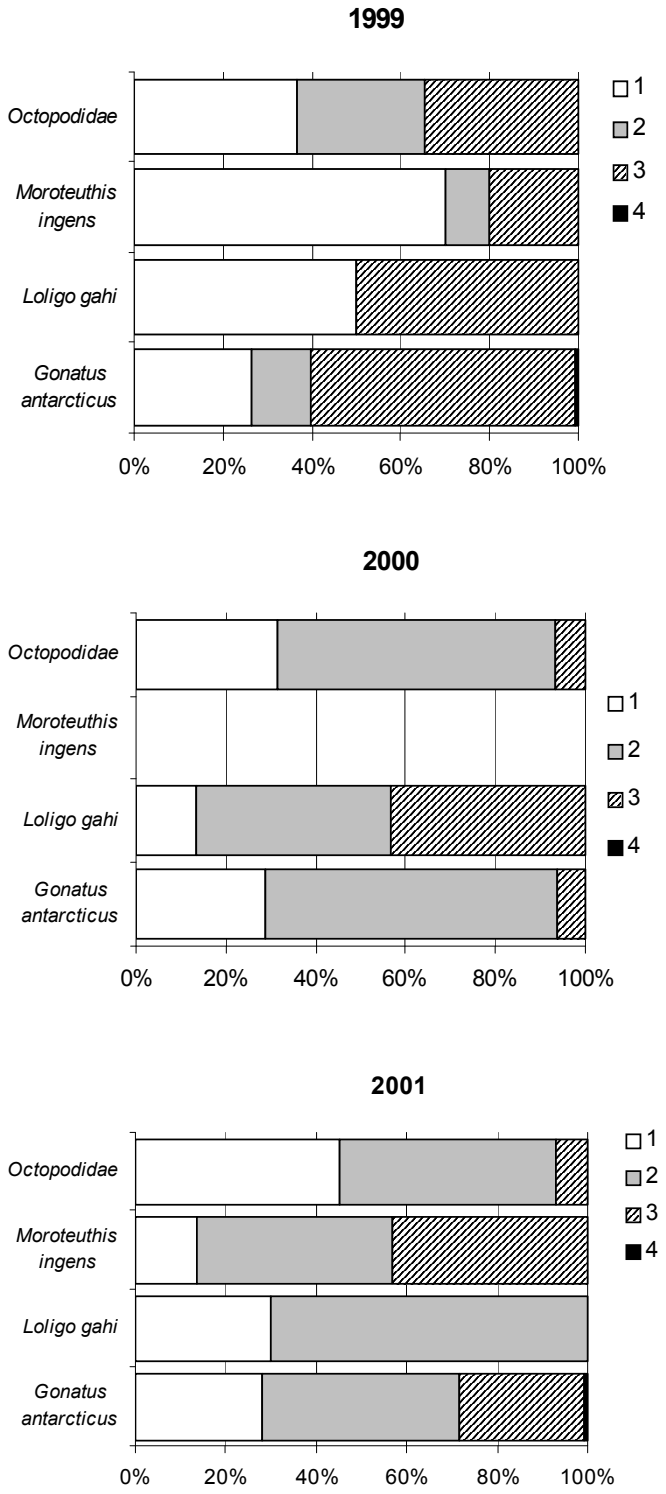


Figura 1. Proporciones de los grados de erosión de los picos inferiores de cefalópodos encontrados en la dieta de la hembra del pingüino penacho amarillo durante la etapa de cuidado temprano clasificados como: 1. Removidos de masa bucal o corona 2. Libres sin erosión 3. Libres con alguna evidencia de erosión 4. Libres con erosión severa.

	1999	2000	2001	
Gonatus antarcticus	0,6 ± 0,2	0,8 ± 0,2	0,4 ± 0,1	H=1631,61, p< 0,01
Loligo gahi	1,2 ± 0,5	0,8 ± 0,5	1,6 ± 0,5	$F_{2,56}$=10,63, p= 0,01
Enteroctopus megalocyathus	0,5 ± 0,1	0,5 ± 0,1	0,4 ± 0,04	H=403,61, p= 0,01
Moroteuthis ingens	0,8 ± 0,7		0,5 ± 0,4	t= 3,78, p= 0,01

Tabla 5. Largos rostrales inferiores (media ± ds) de los picos de cefalópodos encontrados en la dieta en los diferentes años durante la etapa de cuidado temprano. H: Kruskall-Wallis

Peces

Harpagifer bispinis fue el pez más numeroso durante los tres años del estudio representando el 90% de los peces consumidos en el año 1999 y 2001 pero sólo el 62% en el año 2000 cuando *Salilota australis* contribuyó en un 37% a la dieta dentro del total de peces consumidos.

Diversidad y patrones de variabilidad

Los índices de diversidad medios de Shannon-Wiener presentaron diferencias significativas entre los años (0,045, 0,094 y 0,043 para los años 1999, 2000 y 2001 respectivamente: $F_{2,48}$=9,31, p= 0,01). El mayor valor en el 2000 parece estar relacionado con una mayor equidad en las contribuciones de las especies y a la mayor contribución en la dieta de *Euphausia* sp., *Gonatus antarcticus* y *Salilota australis*.

La frecuencia de ocurrencia de los principales ítems presa presentó diferencias significativas entre los años (χ^2_{18}=36,8, p<0,05), como así también la frecuencia numérica de las especies presa que contribuyeron más en porcentaje numérico para cada año de estudio ($F_{6,350}$=8,32 p< 0,01). La evaluación de la variación interanual en la proporción de cada ítem presa por separado mostró que cinco de ellos presentaban diferencias significativas:

Gonatus antarcticus, *Moroteuthis ingens*, *Thysanoessa gregaria*, *Euphausia* sp. y *Salilota australis* ($F_{2,47}$=2,72; 3,33; 2,52; 4,52 y 3,94, respectivamente, $p<$ 0,01).

Analizando las proporciones estandarizadas (número total de una especie presa en función del número total de presas consumidas para cada año), *Gonatus antarcticus, Salilota australis* y *Euphausia* sp. presentaron un patrón similar entre años, con un pico en el año 2000 (Fig. 2) mientras que *Moroteuthis ingens* y *Thysanoessa gregaria* mostraron un patrón inverso al anterior.

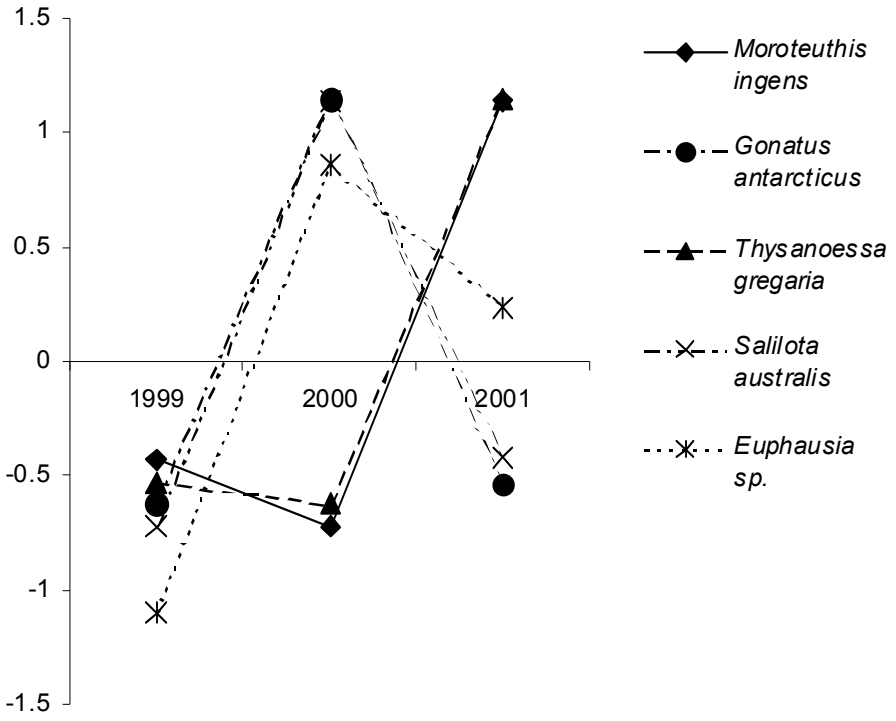


Figura 2. Cambios en la proporción de los ítems presa principales en la dieta de la hembra del pingüino penacho amarillo en los años 1999, 2000 y 2001. Las proporciones están dadas como el número de individuos de un ítem presa en relación al número total de individuos de todas las especies en ese año y todos los valores fueron estandarizados (sustracción de la media y dividiéndolo por el desvío estándar).

Cuidado tardío

Masa de las muestras

Se colectaron en total 28 contenidos estomacales de machos y 34 de hembras durante la etapa de cuidado tardío en los tres años estudiados. Las masas de los contenidos estomacales difirieron entre años, de modo tal que los pingüinos entregaron menor cantidad de alimento en el 2003, y no se encontraron diferencias entre machos y hembras (ANOVA de dos vías: año $F_{2,56}$=4,68, p=0,01; sexo $F_{1, 56}$=0,04, p=0,835; año*sexo $F_{2, 56}$=1,2, p=0,309) (Tabla 6). La misma representó en promedio el 5,5 % del peso de los machos y el 6,4 % del peso de las hembras durante la etapa de cuidado tardío en los años estudiados.

	2003		**2004**		**2005**	
	macho	hembra	macho	hembra	macho	hembra
Número de contenidos estomacales	8	8	10	11	10	15
Peso individuos (kg)	2,72 ± 0,2	2,59 ± 0,1	2,47 ± 0,4	2,31 ± 0,2	2,72 ± 0,3	2,46 ± 0,2
Peso contenidos (gr)	102,2 ± 52,7	104,4 ± 65,6	178,1 ± 116,2	224,1 ± 138,9	156,25± 79,2	146,6 ± 91,2

Tabla 6. Número de contenidos estomacales colectados, masa promedio de machos y hembras (kg) y masa de los contenidos estomacales (g) por año (media ± DS) durante la etapa de cuidado tardío.

Composición general

En el año 2003 se encontraron crustáceos y peces en todas las muestras ambos sexos, mientras que los cefalópodos se encontraron en el 89% y el 43% de las muestras de los machos y las hembras, respectivamente. En el año 2004 los machos presentaron una mayor frecuencia de ocurrencia de

cefalópodos y de peces que las hembras mientras que las hembras presentaron en consecuencia una mayor frecuencia de ocurrencia de crustáceos. Por ultimo, en el año 2005 los crustáceos ocurrieron en todas las muestras y los peces en más del 90% de las muestras de ambos sexos. A lo largo de las tres temporadas de estudio se identificaron un total de 107.644 ítems de 13 taxa (especies o grupos de especies), los crustáceos se identificaron solo a nivel de eufáusidos y anfípodos, mientras que se determinaron cuatro especies de cefalópodos y tres grupos y tres especies de peces (Tabla 7).

	2003				**2004**				**2005**			
	macho		hembra		macho		hembra		macho		hembra	
	FO	% num	FO	% num	FO	% num	FO	% num	FO	% num	FO	% num
Crustáceos	**100**	**67**	**100**	**77**	**70**	**73**	**91**	**84**	**100**	**94**	**100**	**90**
Eufáusidos	63	63	88	15	70	54	82	79	100	81	100	77
Themisto gaudichaudii	100	4	63	62	40	20	45	5	90	13	80	13
Cefalópodos	**89**	**19**	**43**	**13**	**100**	**15**	**82**	**5**	**90**	**2**	**73**	**4**
Gonatus antarcticus	75	12	25	5	100	7	82	2	60	1	53	1
Loligo gahi	25	0,04	13	0,02	20	0,02	0	0	20	0,1	13	0,01
Moroteuthis ingens	63	3	38	2	80	4	45	2	20	0,1	33	0,2
Enteroctopus megalocyathus	50	4	50	5	20	5	27	1	80	1	73	3
Peces	**100**	**14**	**100**	**11**	**80**	**12**	**73**	**11**	**90**	**4**	**93**	**6**
Mictófidos	25	0,2	0	0	40	1	27	0,3	10	0,04	27	0,1
Nototénidos	50	5	63	4	80	6	73	7	90	2	87	3
Gadiformes	13	0,5	13	0,1	50	1	64	1	70	1	67	0,4
Harpagifer bispinis	0	0	0	0	20	1	18	0,1	0	0	0	0
Agonopsis chiloensis	25	1	0	0	50	3	45	2	80	1	73	2
Sprattus fueguensis	88	7	88	6	0	0	0	0	60	1	27	0,2
no identificado	25	0,5	0	0	20	0,3	45	1	30	0,2	27	0,2

Tabla 7. La composición y el porcentaje numérico de los diferentes ítems presas en la dieta de los machos y las hembras del pingüino penacho amarillo durante la etapa de cuidado tardío. FO: frecuencia de ocurrencia.

Crustáceos

Los crustáceos fueron quienes más aportaron a la dieta en términos numéricos en todos los años, más del 65 % en ambos sexos. Los pingüinos consumieron más eufáusidos que anfípodos en todos los años con excepción del año 2003 cuando las hembras consumieron un 62% de anfípodos y sólo un 15% de eufáusidos (Tabla 7). Los anfípodos fueron en su totalidad *Themisto gaudichaudii*, mientras que entre los eufáusidos se encontraron tanto *Euphausia* sp. como *Thysanoessa gregaria*. Dado el grado de digestión de los individuos no se pudo establecer la proporción de cada especie ni medirlos para estimar la contribución en masa. No obstante, se pudo establecer que los individuos consumidos eran adultos dado el tamaño de los ojos o de los restos de cuerpo.

Cefalópodos

En términos de frecuencia numérica los cefalópodos estuvieron menos representados en el 2005 que en los otros dos años. En general, los machos consumieron más del calamar *Gonatus antarcticus* mientras que las hembras predaron más sobre los pulpos *Enteroctopus megalocyathus*. El grado de erosión de las distintas especies de cefalópodos difirió entre años (χ^2_4=12,73, p=0,013). En general, los cefalópodos presentes en las muestras estuvieron más digeridos en el 2004 y el 2005 en donde más del 50% de los mismos se encontraron como picos sueltos. *Gonatus antarcticus* fue la especie de cefalópodo más digerida en el año 2003 y en conjunto con *Enteroctopus megalocyathus* en el 2004, mientras que en el año 2005 no se encontraron

diferencias en la digestión entre *Gonatus antarcticus*, *Enteroctopus megalocyathus* y *Moroteuthis ingens* (χ^2_4=73,3; χ^2_4=68,3 p <0,001; χ^2_2=0,06, p= 0,9; 2003, 2004 y 2005; respectivamente, Fig. 3).

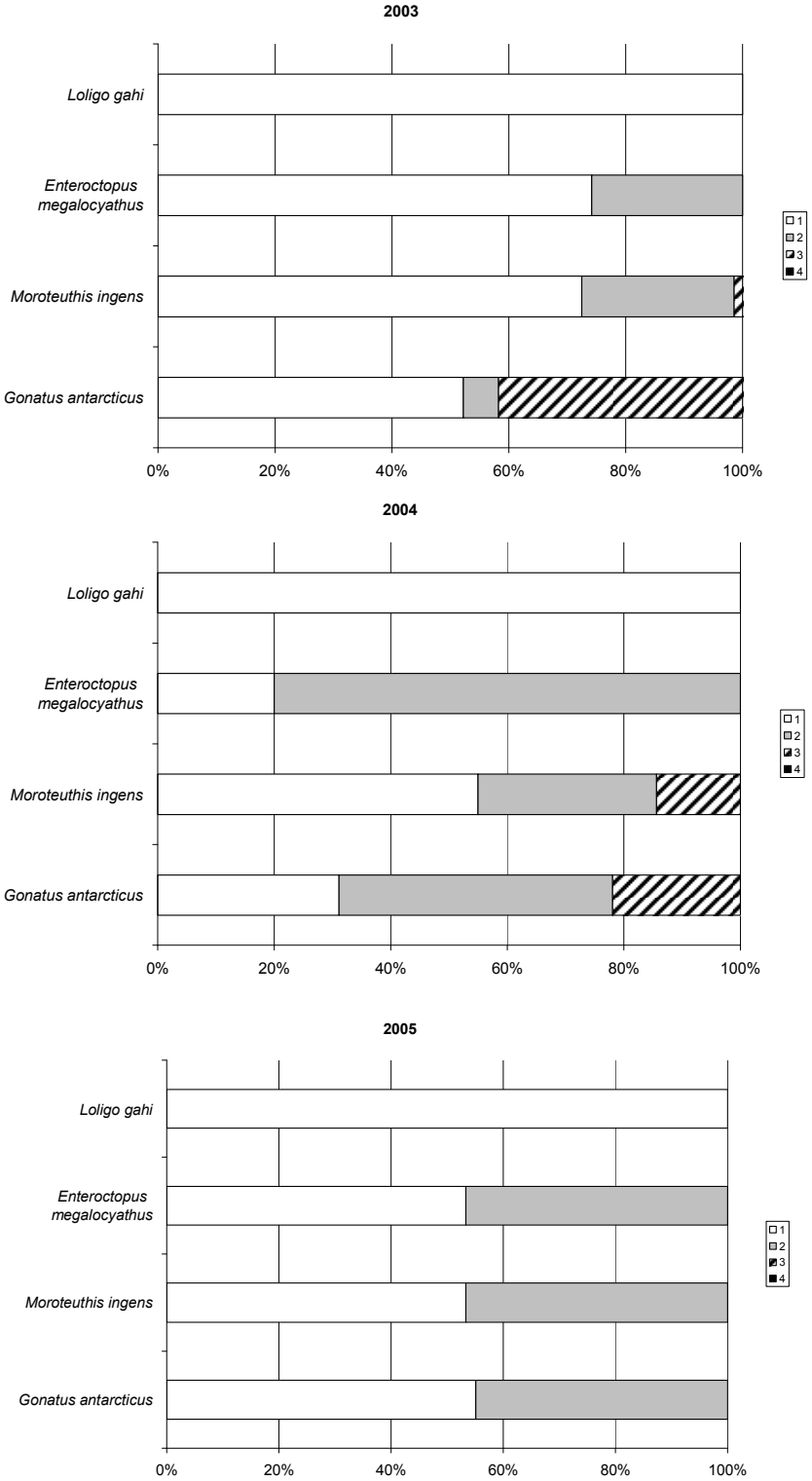


Figura 3. Proporción del grado de erosión de los picos inferiores de los cefalópodos encontrados en la dieta de machos y hembras del pingüino penacho amarillo durante la etapa de cuidado tardío clasificados como: 1. Removidos de masa bucal o corona 2. Libres sin erosión 3. Libres con alguna evidencia de erosión 4. Libres con erosión severa.

La distribución de frecuencias de los largos rostrales inferiores (LRI) de los cefalópodos consumidos difirió entre años para cada especie. Los tamaños de *Gonatus antarcticus* consumidos en el año 2004fueron mayores que los del 2003 y estos a su vez mayores a los del 2005. En contraste, tanto los tamaños de *Enteroctopus megalocyathus* como los tamaños de los picos de *Moroteuthis ingens* fueron menores en el año 2005 no difiriendo en tamaño los consumidos en el 2003 y 2004 (Tabla 8).

	2003	**2004**	**2005**	
Gonatus antarcticus	0,6 ± 0,3	0,9 ± 0,4	0,5 ± 0,3	$F_{2,407}$=57,6, p< 0,01
Enteroctopus megalocyathus	0,6 ± 0,1	0,6 ± 0,1	0,5 ± 0,3	$F_{2,434}$=53,6, p< 0,01
Moroteuthis ingens	0,7 ± 0,3	1,0 ± 0,4	0,5 ± 0,1	$F_{2,163}$=9,4, p< 0,01

Tabla 8. Largos rostrales inferiores (media ± ds) de los picos de cefalópodos encontrados en la dieta en los diferentes años durante la etapa de cuidado tardío tanto en machos como en hembras.

Peces

Sprattus fueguensis fue el pez más consumido en el 2003 tanto por los machos como por las hembras representando más del 50% de los peces consumidos, mientras que en el 2005 contribuyó en un 16% y un 4% en la dieta de los machos y las hembras, respectivamente. En el año 2004, los Nototénidos conformaron más del 50% de los peces en la dieta de machos y hembras, y en segundo lugar el pez *Agonopsis chiloensis* fue el más consumido representando el 20% de la dieta de ambos sexos. *Sprattus fueguensis* estuvo ausente en el 2004. Si bien es difícil determinar a nivel de especie los nototénidos encontrados debido a las similitudes entre estas especies y a que los consumidos eran juveniles, realizando comparaciones

entre los huesos encontrados con las muestras de referencia podrían tratarse en su mayoría de *Eleginops maclovinus*. En el año 2005 el 40% de los peces consumidos por ambos sexos pertenecieron al orden Nototeniformes, los machos consumieron más del 15% de otras especies como Gadiformes, *Sprattus fueguensis* y *Agonopsis chiloensis*, mientras que las hembras consumieron un 30% de *Agonopsis chiloensis*.

Diversidad y patrones de variabilidad

Los índices de diversidad medios de Shannon-Wiener presentaron diferencias significativas entre los años sin presentar diferencias entre sexos (0,0054, 0,025 y 0,04 para los años 2003, 2004 y 2005 respectivamente: Anova año $F_{2,54}$=14,47, p< 0,01, sexo: $F_{1,54}$=0,25, p= 0,617, año*sexo: $F_{2,54}$=0,08, p= 0,924). El mayor valor en el 2005 parece estar relacionado al aumento en la cantidad de ítems presa y a que los porcentajes están más equitativamente distribuidos entre los ítems (disminuye la dominancia de las dos categorías de crustáceos).

La frecuencia de ocurrencia de los principales ítems presa presentó diferencias significativas entre los años (χ^2_{24}=55,6, p<0,001), sin encontrar diferencias en las presas consumidas por machos y hembras (χ^2_{11}=0,07, p>0,001). La evaluación de la frecuencia de ocurrencia de cada ítem presa por separado mostró que algunos de ellos presentaban diferencias significativas, en particular los peces: Gadiformes, *Harpagifer bispinis*, *Sprattus fueguensis* y *Agonopsis chiloensis*. La evaluación de la frecuencia numérica de los ítems presa en función de los años, sexo y presas se realizó excluyendo a los

crustáceos dado el aporte mayoritario de este ítem presa en la dieta de ambos sexos en todos los años. Se encontraron diferencias significativas en la frecuencia numérica de las presas consumidas entre años, que fueron distintas para los dos sexos (interacción año*sexo) y distintas para cada presa (interacción año*presa) (GLM tres factores, año: $F_{2,603}$=1,1 p= 0,333, sexo: $F_{1,603}$=0,23 p= 0,632, presas: $F_{10,603}$=8,7 p< 0,01, año*sexo: $F_{2,603}$=4,17 p= 0,01, año*presa: $F_{20,603}$=2,56 p< 0,001, sexo*presa: $F_{10,603}$=1,47 p= 0, 145). En general los machos en el 2005 consumieron un menor número tanto de cefalópodos como de peces respecto a lo consumido por machos y hembras en los otros dos años y por las hembras en el 2005. *Gonatus antarcticus* fue el ítem presa más consumido luego de los crustáceos en el 2003 y los nototénidos en el 2005. Los contenidos estomacales en el 2003 se encontraron más digeridos que los contenidos de los otros dos años (χ^2_4=26,3, p<0,001).

Comparación de la dieta entre cuidado temprano y tardío

La masa de los contenidos estomacales no difirió entre las etapas de cuidado temprano (154,4 ± 86,7) y tardío (156,7 ± 101,3) (ANOVA un factor $F_{1,111}$=0,02 p= 0,898). La diversidad en función del número de presas y la proporción de las mismas fue mayor en la etapa de cuidado temprano (0,054) que en la etapa de cuidado tardío (0,025) (ANOVA un factor $F_{1,109}$=22,39 p< 0,001).

La frecuencia de ocurrencia de los ítems presa difirió entre las etapas (χ^2_{12}=212,6, p<0,001). Los cefalópodos fueron más consumidos durante la

etapa de cuidado temprano mientras que una mayor variedad de peces fue consumida durante la etapa de cuidado tardío. Los nototénidos fueron los peces más consumidos en ambas etapas a excepción del 2003 cuando se encontró una alta frecuencia de *Sprattus fueguensis* durante la etapa de cuidado tardío. No obstante, la especie más frecuente de nototénidos fue diferente entre etapas: durante la etapa de cuidado temprano se encontró una alta frecuencia de ocurrencia del pez *Harpagifer bispinis* mientras que otros nototénidos ocurrieron en mayor frecuencia en los contenidos estomacales de cuidado tardío, posiblemente *Eleginops maclovinus*.

Discusión

El pingüino penacho amarillo del sur en Isla de los Estados se alimentó de un rango amplio de cefalópodos, peces y crustáceos durante las dos etapas en cada uno de los años de estudio. Desafortunadamente, el grado de digestión en las muestras no permitió determinar la contribución relativa en masa de los peces con respecto a la de los otros ítems presa durante la etapa de cuidado temprano y de ninguno de los ítems durante la etapa de cuidado tardío. De todos modos, la metodología utilizada permitió realizar una comparación interanual y entre etapas de las diferentes especies encontradas. Basándonos en los resultados, la composición de la dieta difirió entre años. Así, más que poder describir una dieta “típica” para algún año, sobre la cual se puedan medir cambios, se propone que la dieta es altamente variable (al menos a nivel de especie). Estos cambios en la composición de la dieta

probablemente reflejen cambios en la composición del zooplancton marino dentro del rango de alimentación de la colonia de pingüinos o bien podrían reflejar variaciones en el comportamiento de alimentación de los pingüinos.

En promedio, tanto los machos como las hembras del pingüino penacho amarillo traen a la colonia entre el 5 y 10% de su masa corporal como contenido estomacal. Esta es una carga similar a la descripta en los pingüinos penacho amarillo del sur de las Islas Beauchene, Islas Malvinas (Croxall et al. 1985) y también en otras especies de pingüinos, especialmente durante las primeras semanas luego de la eclosión (Croxall & Lishman 1987, Hull 1999a). La cantidad de alimento en función de la masa corporal se utiliza como indicador del esfuerzo parental, por lo que se sugiere que ambos padres realizan el mismo esfuerzo durante la etapa de cuidado tardío, con un levemente menor esfuerzo por parte de los machos, lo que fue observado en el pingüino penacho amarillo de la Isla Macquarie (Hull 1999a). Si bien la cantidad de alimento durante la etapa de cuidado tardío es similar a la entregada durante la etapa de cuidado temprano, en la segunda etapa ambos padres traen alimento por lo que el pichón recibe el doble de comida. Por último, durante la etapa de cuidado tardío la hembra realiza viajes más largos (Capitulo III de esta tesis) aunque la cantidad de alimento traída a la colonia es la misma que durante la etapa de cuidado temprano. Este resultado puede tener dos explicaciones: por un lado las hembras pueden estar alimentándose más lejos de la colonia o bien, dado que durante este período también los machos están alimentando al pichón, ambos padres pueden alimentarse para reestablecer su estado físico (Hull 1999a).

Los pingüinos penacho amarillo del sur en Isla de los Estados parecen estar alimentándose de modo oportunista de los cardúmenes de zooplancton, tal cual fuera indicado en estudios previos (Croxall et al. 1985; Hull 1999a). La dieta aquí descripta fue similar a la reportada para otras localidades, las cuales exhiben una gran proporción de peces y crustáceos, aunque en Isla de los Estados se registró un consumo relativamente mayor de cefalópodos. Clausen & Pütz (2002) encontraron un patrón similar de la variación entre los años 1986 y 2000 para la misma especie en las Islas Malvinas, demostrando que, en términos de biomasas, los peces contribuyeron más a la dieta desde el año 1995 excepto en la temporada 1997/98, mientras que entre 1988 y 1994, los crustáceos y algunos calamares fueron los ítems más importantes. No se pueden realizar comparaciones directas ya que en este estudio no se pudo estimar la biomasa de peces consumida. De todos modos, el patrón general parece ser similar. En este estudio se encontraron pocas diferencias en los ítems presas consumidos entre etapas, al igual que en la Isla Macquarie (Hindell 1988, Hull 1999a), a diferencia de lo encontrado en el pingüino penacho amarillo de la Isla Marion donde una dieta casi exclusivamente constituida por crustáceos fue observada durante las últimas semanas de cuidado tardío (Brown & Klages 1987).

Características de las especies presa: distribución y hábitos alimenticios

Para entender mejor la ecología trófica del pingüino penacho amarillo de Isla de los Estados, es importante considerar la biología de las especie presa. Es particularmente importante comprender si los cambios en la composición de

la dieta reflejan, o bien cambios en la abundancia y/o distribución de las especies presas en el océano o bien cambios en el comportamiento de alimentación de los pingüinos o una combinación de ambos.

Los crustáceos identificados en la dieta presentan una distribución circumpolar y están asociados a las aguas subantárticas, aunque la especie *Themisto gaudichaudii* se encuentra también en aguas antárticas. Los eufáusidos y el anfípodo de la familia Hiperiidae registrados en este estudio suelen encontrarse en cardúmenes interespecíficos o cardúmenes muy cercanos unos de otros, habiendo sido capturados juntos en redes de muestreo (Dadon & Boltovskoy 1982, Tarling et al. 1995). Todos ellos se encuentran en profundidades menores a 100 m y se conoce que migran verticalmente en la columna de agua a la superficie por la noche. Aunque no fue posible distinguir entre *Euphausia vallentini* y *E. lucens* debido al grado de digestión de los contenidos, en base a la distribución de estas dos especies se supone que la mayoría podrían ser *E. vallentini*. Estos eufáusidos son relativamente grandes y dominan frecuentemente las comunidades zooplanctónicas, especialmente sobre la plataforma continental y en regiones de alta productividad. Su dieta es amplia y comprende desde dinoflagelados, diatomeas y tintínidos a huevos y larvas de peces, como así también detrito. Los eufáusidos no son solo presas de peces sino que también predan significativamente sobre larvas de peces, y es por esto que se cree que tienen un impacto considerable sobre las comunidades mesoplanctónicas (Gibbons et al. 1999). Más aún, *T. gaudichaudii* es el anfípodo más abundante en el océano sur (Jazdzewski 1982). Los resultados de este estudio también muestran el rol de *T.*

gaudichaudii en la cadena trófica del océano sur, como lo mostró Bocher et al. (2001) quienes describieron la asociación entre *Themisto gaudichaudii* y los calamares, peces, aves y mamíferos marinos en el Océano Índico.

El diablito *H. bispinis* es un pez del litoral costero y habita las aguas alrededor de Isla de los Estados (Gon & Heemstra 1990). Su dieta ha sido descripta para el archipiélago de las Islas Shetland del Sur (Duarte & Moreno 1981) y para la región antártica (Wyanski & Targett 1981). Es un predador del tipo “me siento y espero” que consume principalmente anfípodos, predando sobre organismos que se mueven activamente, lo que ocurre tanto en la columna de agua cerca del fondo como en los sedimentos del fondo. En los contenidos estomacales del pingüino penacho amarillo se encontraron ocasionalmente organismos enteros durante la etapa de cuidado temprano, de longitud media de 3 cm y, si hubiera sido posible estimar la masa, hubiera representado uno de los componentes mayoritarios en la dieta. *Salilota australis* y *Sprattus fuegensis* habitan la plataforma patagónica y están asociados con la Corriente de Malvinas. Ehrlich et al. (1999) encontraron alrededor de Isla de los Estados densidades de *Sprattus fuegensis* y de *Agonopsis chiloensis* de 102- 1.000 y 11- 100 larvas cada $10m^2$, respectivamente. Durante la etapa de cuidado tardío los nototénidos, posiblemente *Eleginops maclovinus*, fueron el grupo dominante con la excepción del año 2003 donde los pingüinos consumieron principalmente *Sprattus fueguensis*. *Eleginops maclovinus* habita las aguas de la plataforma patagónica, se alimenta de crustáceos y los juveniles habitan zonas de estuarios o desembocaduras de ríos (Paves et al. 2005).

Los cefalópodos consumidos mayoritariamente fueron *Gonatus antarcticus*, *Moroteuthis ingens* y *Enteroctopus megalocyathus*. La mayoría de los picos de cefalópodos encontrados en ambas etapas eran transparentes y muy pequeños lo que indica que eran juveniles. Se encontraron sólo individuos de *Loligo gahi* en tallas comerciales (1,68 mm LRI). En este estudio se encontraron solo unos pocos picos altamente erosionados lo que sugiere que los cefalópodos fueron consumidos cerca de la colonia, especialmente si tenemos en cuenta que la mayoría eran muy pequeños, y no podrían ser retenidos en el estómago por periodos largos (Croxall et al. 1985). El amplio rango en el grado de erosión observado puede indicar también que los cefalópodos se encontraban ampliamente distribuidos en las aguas alrededor de la Isla de los Estados. Asimismo, las diferencias encontradas para cada especie entre años sugieren una variación espacial interanual y entre etapas en la distribución de los cefalópodos.

Se encontró una relación entre la abundancia de presas consumidas y el tamaño de las mismas durante la etapa de cuidado temprano. Los individuos de mayor tamaño de *Gonatus antarcticus* fueron consumidos en el año 2000, cuando su número fue el mayor. También resulta destacable que en el año 2001, cuando los peces fueron el segundo ítem en importancia en términos numéricos, los tamaños de los cefalópodos fueron los más pequeños para todas las especies con excepción de *Loligo gahi*. No hay estudios sobre la distribución y la abundancia de estas especies en el área de estudio. De todos modos, se sabe que estas especies habitan en profundidades intermedias a profundas y que están presentes en la Zona subantártica (Rodhouse et al.

1992, Rodhouse et al. 1996). Si bien la Zona del Frente Polar es un área pobre en calamares se encontraron en gran cantidad pequeños especímenes de *G. antarcticus* (Rodhouse et al. 1992). Más aún, el mismo estudio mostró que los primeros estadios en el ciclo de vida de cefalópodos (paralarvas y juveniles) estaban generalmente asociados con los principales procesos oceanográficos del Océano Atlántico Sudoccidental. La variabilidad interanual en los sistemas físicos puede así tener profundos efectos en la abundancia de una clase de edad determinada de aquellas especies cuyos ciclos de vida están adaptados a estos procesos.

Factores que influyen en la variabilidad interanual durante la etapa de cuidado temprano

La variación interanual en la proporción de los ítems presa durante la etapa de cuidado temprano, resultó aparente solo para algunas especies con una gran proporción de *Thysanoessa gregaria* en 1999, de *Gonatus antarcticus* y *Themisto gaudichaudii* en el año 2000 y de *Harpagifer bispinis*, *Euphausia* sp. y *Thysanoessa gregaria* en el 2001. Estos datos sugieren una alta variabilidad en el recurso presa en el mar durante el periodo de estudio y una falta de especialización en la dieta de este pingüino. Este comportamiento generalista se refleja en la amplia variación en la dieta encontrada en los distintos sitios donde reproducen (Croxall et al. 1985; Hull 1999a, Tremblay & Cherel 2003), lo cual probablemente está relacionado a diferencias de gran escala en la abundancia y disponibilidad de las presas presentes en aguas costeras.

No hay un único factor que emerge de los resultados como explicación a los cambios observados en la dieta en los tres años de estudio. Los pingüinos

en el año 2000 parecen haber permanecido mayor tiempo en el mar, tal vez alimentándose en un área mayor dado que las muestras se encontraron más digeridas (basándonos en los crustáceos no identificados, Tabla 2, la digestión de los cefalópodos, Fig. 1, y los peces) y hubo una mayor diversidad de especies y proporciones de las mismas. Una explicación plausible a los cambios en la composición en la dieta aquí observados podría estar en el grado de mezcla oceánica que ocurre en esta región, causando variaciones en la disponibilidad de los diferentes taxa (ver Capítulo II).

Se encontraron evidencias de algunas presas que muestran cambios asociados en su contribución relativa en la dieta. Se observó que cuando el porcentaje numérico de *Harpagifer bispinis* fue bajo, el de *Themisto gaudichaudii* fue alto, y viceversa, sugiriendo una relación entre la disponibilidad de estas dos especies. Aunque existe poca información sobre la dieta de los calamares presentes en los contenidos estomacales, se sabe que la mayoría de estas especies se alimenta de crustáceos particularmente durante los primeros estadios de vida (Rodhouse et al. 1996). En el año 2000, la composición en masa de los crustáceos fue pequeña comparada con los años 1999 y 2001. En contraposición, la composición numérica y de biomasa de los cefalópodos fue extremadamente alta. Se encontró evidencia adicional sobre la probable existencia de relaciones entre las especies. Algunas de ellas variaron del mismo modo, como por ejemplo *Salilota australis* con *G. antarcticus* por un lado y *Moroteuthis ingens* con *Thysanoessa gregaria.* Algunas de las especies, en particular los crustáceos, dado las relaciones tróficas mencionadas podrían haber sido consumido por los pingüinos de

manera incidental o de forma secundaria al ingerir o perseguir presas que son a su vez predadores de estas otras. Estas relaciones resaltan la importancia de entender las interacciones de la cadena trófica, especialmente aquellas que involucran múltiples niveles tróficos, cuando se intenta determinar el rol de los predadores tope en los ecosistemas marinos. La complejidad de la cadena trófica marina de la región señala la necesidad no solo de contar con información sobre las áreas de alimentación de los pingüinos sino de contar con conocimientos sobre la composición del zooplancton en esas áreas.

Variabilidad interanual durante la etapa de cuidado tardío y comparación entre etapas

En este estudio la comparación entre etapas debe tomarse con cautela ya que los muestreos han sido realizados en diferentes años y como se describió las diferencias interanuales son muy importantes. Las diferencias entre etapas pueden ser sólo reflejo de diferencias entre los años. En este estudio no se encontraron diferencias en las presas consumidas entre sexos al igual que en las otras subespecies de pingüino penacho amarillo (Hull 1999a). Al igual que durante la etapa de cuidado temprano, durante la etapa de cuidado tardío sólo se observó variación interanual en algunas especies presas, sin un patrón definido. En el año 2003 la frecuencia numérica de crustáceos fue menor que en los otros años y la proporción de cefalópodos fue la mayor, indicando una relación predador- presa como se mencionó para la etapa de cuidado temprano. *Sprattus fueguensis* parece ser un recurso variable en el área de estudio, ya que en el 2003 representó un ítem fundamental en la dieta

de ambos sexos luego de los crustáceos, y estuvo ausente en el 2004 y sólo unos pocos individuos fueron consumidos durante el 2005. Los nototénidos ocurrieron con mayor frecuencia en los contenidos estomacales en los dos años que *Sprattus fueguensis* estuvo ausente o en muy baja proporción. Esta variabilidad interanual en las presas y/o la proporción consumida de las mismas ya había sido observado en otras subespecies de pingüino penacho amarillo (Hull 1999a) y en la subespecie del sur en las Islas Malvinas (Pütz et al. 2001) y en todos los casos se resalta el oportunismo de este especie en consumir lo que está disponible.

Capítulo V: Estudio del buceo en la hembra de *Eudyptes chrysocome chrysocome* durante la etapa de cuidado temprano

Métodos

Colocación de instrumentos

Las aves fueron equipadas en la colonia de Punta Tello con registradores de tiempo y profundidad (TDRs, sus siglas en inglés), desde el 6 al 16 de diciembre en la temporada reproductiva 2000/2001, durante la segunda mitad de la etapa de cuidado temprano.

Se utilizaron TDRs Lotek LTD-100 equipados también con sensores lumínicos para colectar información sobre el buceo. Los registradores pesan 16 g en el aire y presentan forma hidrodinámica para reducir el efecto de rozamiento. Se colocaron tres registradores en once hembras en forma consecutiva. Los TDRs se colocaron utilizando cinta Tesa® (Beiersdorf AG, Hamburg, Alemania) en el dorso del animal tal como fue descripto en Wilson et al. (1997a). Durante la primera sesión de colocación los registradores fueron colocados por uno o dos días considerando que las hembras de pingüino penacho amarillo realizaban viajes diarios durante las horas de luz. Al determinarse que la duración de los viajes superaba el día los registradores se colocaron durante periodos más largos. Los TDRs fueron programados para muestrear profundidad y luz de forma continua cada dos segundos.

Análisis de los datos en la etapa de cuidado temprano

Se analizaron los datos de buceo utilizando el programa MultiTrace (Jensen Software Systems). Los datos fueron corregidos por el corrimiento en

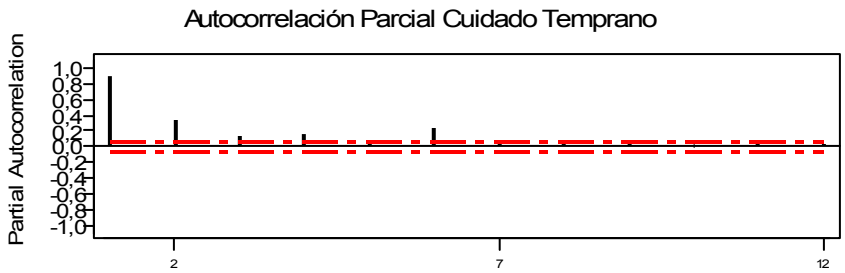
el nivel de superficie causado por vientos, corrientes, mareas, etc. Se consideró un buceo cuando la profundidad máxima fue ≥3 m (siguiendo el criterio utilizado por Chappel et al. 1993, Cherel et al. 1999, Tremblay & Cherel 2000 y 2003). El programa calcula para cada buceo el horario de comienzo, la duración, la profundidad máxima, el intervalo anterior al buceo (del cual derivamos el intervalo posterior al buceo), el tiempo en el fondo (el tiempo que permanece por debajo del 75% de la profundidad máxima de ese buceo, siguiendo a Cherel et al. (1999), Tremblay & Cherel (2000) y Tremblay & Cherel (2003), la tasa de descenso (desde el comienzo de buceo hasta el comienzo de la fase de fondo), la tasa de ascenso (desde el final de la fase de fondo hasta el final del buceo). La distancia total vertical recorrida (DTV) fue definida como dos veces la suma de las profundidades máximas de buceo para todos los buceos en cada viaje de alimentación (Horning & Trillmich 1997). La eficiencia de buceo (la proporción de tiempo en el fondo en base a un ciclo completo de buceo) fue estimada siguiendo a Ydenberg & Clark (1989): eficiencia de buceo = tiempo en el fondo : (duración del buceo + intervalo posterior al buceo). Se compararon los parámetros de buceo con aquellos presentados por Cherel et al. (1999), considerando los parámetros para aquellos buceos ≥ 3 m por lo mencionado anteriormente. Para comparar con los parámetros de buceos presentados por Tremblay & Cherel (2003), se calcularon los parámetros para aquellos buceos con una profundidad máxima > 5 m, el límite impuesto por estos autores para considerar buceos de alimentación y diferenciarlos de los buceos de traslación. Los datos presentados por Hull (2000) no fueron utilizados ya que se usaron buceos de una profundidad >6 m y debido a que en los datos se encuentran promediados los buceos de todos los periodos

reproductivos y de ambos sexos.

Se evaluaron los cambios temporales para varios de los parámetros del comportamiento de buceo, considerando el tiempo desde el día de la eclosión (establecido en el 27 de noviembre) al punto medio de cada viaje de alimentación como la variable independiente. Se estableció si un animal se encontraba en tierra o en el agua considerando al mismo tiempo los registros de buceo y lumínicos. Un animal se encuentra en tierra cuando las lecturas de luz presentan un patrón parejo mientras que se considera que está descansando en la superficie del mar cuando el canal de luminosidad presenta un patrón errático (lo que se supone que representa movimientos del animal en la superficie del agua). Esto fue confirmado por medio de las lecturas de animales equipados con TDRs e implantados con transmisores, los cuales fueron registrados mediante el sistema de detección automática de datos (ver segundo apartado de este capítulo).

Los datos de buceos sucesivos se encuentran parcialmente autocorrelacionados, ya que, la profundidad máxima de un buceo está afectada por la profundidad máxima del buceo precedente. Así, los datos se encuentran temporalmente pseudoreplicados (Hurlbert 1984). Para evitar la pseudoreplicación se procedió según Tremblay & Cherel (2003). Se realizaron análisis de autocorrelación parcial, verificando que la profundidad de buceo perdía correlación luego de cuatro buceos sucesivos (Fig.1). Luego, tomando un buceo cada cuatro se subsanaría la autocorrelación. Por otro lado, no todas las aves presentaron el mismo peso estadístico debido a los distintos números de viajes y de buceos por viaje registrados. Por esta razón, para examinar los parámetros de los buceos se consideró como unidad de muestreo al ave en

lugar de al viaje. Dado que el viaje con menor número de buceos presentó 262 buceos, se muestrearon 65 buceos de cada ave al azar del submuestreo de uno cada cuatro sucesivos. Los 520 buceos resultantes fueron utilizados para el análisis de las características de los buceos.



Lag	PAC	T	Lag	PAC	T
1	0,88	24,69	8	0,09	2,47
2	0,33	9,29	9	0,01	0,39
3	0,14	3,88	10	0,01	0,18
4	0,15	4,11	11	0,06	1,60
5	0,06	1,66	12	0,03	0,74
6	0,23	6,41			
7	0,04	1,26			

Figura 1. Función de autocorrelación parcial. Las líneas rojas indican el intervalo de confianza con α= 0.05. Lag: retardo, PAC: coeficiente de autocorrelación parcial, T: estadístico t.

Se estimó la distancia recorrida desde la colonia hacia el área de alimentación considerando el momento desde el primer buceo hasta el momento en donde el animal realizó los tres primeros buceos consecutivos a una profundidad $\geq$10m (siguiendo a Cherel et al. 1999). Esta es una medida estándar, ampliamente utilizada en análisis de buceo en pingüinos, no obstante es probable que se sobreestime la distancia. Se supone que los pingüinos viajan continuamente a una velocidad constante de 7,4 km h^{-1} (Brown 1987) y en línea recta. Siguiendo el mismo criterio se estimó el viaje de retorno desde el momento en que el animal realizó sus últimos tres buceos consecutivos a $\geq$

10 m de profundidad y el último buceo. El momento de salida y puesta del sol en el lugar de estudio y al momento medio de la colocación de los registradores (12 de diciembre) fue 04:35 y 21:49 respectivamente (hora local: GMT-3), dando una duración del día de 16,75 hrs. Los horarios de amanecer y atardecer fueron 01:28 y 01:00 respectivamente según la definición náutica, cuando el sol se encuentra 12° por debajo del horizonte. Así, la noche se restringe a 28 minutos. Todos los valores medios se presentan ± sus desvíos estándar.

Resultados

Características de los viajes de alimentación

De las once hembras a las cuales se les colocaron registradores una no regresó esa temporada (se observó en la siguiente sin el registrador), y otras dos hembras no salieron de la colonia, de acuerdo a los registros de profundidad y luz. Se obtuvieron así datos de ocho hembras durante 15 viajes de alimentación que incluyeron 11.819 buceos realizados durante 390,3 hs en el mar. Una de las hembras se encontraba en el mar cuando el TDR comenzó a registrar (a las 00:00 del 10 de diciembre) y sus datos se consideraron solo para los análisis de las características de los buceos.

Ocho de los viajes (53%) incluyeron alimentación durante las horas de la noche, y uno de ellos incluyó dos noches en el mar. La duración de los viajes de alimentación (excluyendo el viaje del cual se tienen los datos incompletos) fue de 25,3 ± 12,0 h. Los viajes que se realizaron durante el día difirieron en la duración de aquellos que incluyeron buceos nocturnos (15,7 ± 5,1 h, n = 7 vs. 34,8 ± 8,7 h, n = 7 respectivamente, prueba de t, $T_9 = 5$, p = 0,001, Tabla 1). La mayoría de las salidas (71%, n = 14) ocurrió entre la 01:00 y las 05:00 hrs, con

un pico entre las 03:00 y las 04:00 hrs (43%, n = 14). Los horarios de llegada ocurrieron entre las 10:00 y las 24:00 hrs, el 47% entre las 10:00 y las 19:00 hrs y un pico entre las 23:00 y las 24:00 hrs (27%, n = 15). No se encontraron diferencias en los horarios de salida y llegada entre los pingüinos que realizaron viajes durante el día con los que pasaron una o dos noches en el mar (prueba de t horario de salida, T_{12} = -1,20, p = 0,21; horario de llegada, T_{13} = 2,11, p = 0,058). Los periodos en tierra (se registraron para siete de los viajes) fueron de 4,4 ± 1,9 h, cuatro de las estadías realizadas durante la noche y tres durante el día.

El tiempo de viaje hasta las áreas de alimentación fue de 1,1 ± 0,8 h (excluyendo el viaje incompleto), y el tiempo de retorno fue de 0,7 ± 0,6 h (n = 15). Estos dos tiempos no difirieron significativamente (prueba de t, T_{13} = 1,82, p = 0,09). La duración de los viajes hacia y desde las áreas de alimentación no difirió significativamente entre los viajes diarios y los que incluían noche (prueba de t, viajes hacia, T_{12} = 0,91, p = 0,38; viajes desde, T_{11} = 0,97, p = 0,35). La distancia a las áreas de alimentación, estimada a partir del cálculo de la duración de los viajes hacia y desde estas áreas, fue de 8,2 ± 6,2 km y 5,3 ± 4,6 km con máximos de 20,2 y 16,4 km, respectivamente.

El número de buceos >3m por viaje de alimentación fue de 745 ± 339 y la tasa de buceos promedio (en relación a la duración del viaje) fue estimada en 30,4 ± 5,0 buceos h^{-1} (excluyendo el viaje incompleto con 1385 buceos). La tasa de buceo fue de 32,7 ± 5,7 y 28,0 ± 2,0 buceos h^{-1} para los viajes diarios y con una noche, respectivamente (Tabla 1) y no presentaron diferencias significativas (prueba de t, T_7 = 2,05, p = 0,08). Los buceos que se realizan durante el día (entre el amanecer y el atardecer) representan el 99,6% de los

520 buceos muestreados. De todos modos, 121 de los buceos muestreados (23%) se realizaron durante las horas de crepúsculo.

Localidad	Isla de los Estados	Amsterdam	Amsterdam	Kerguelen	Crozet
Subespecie	ssp. *chrysocome*	ssp. *moseleyi*	ssp. *moseleyi*	ssp. *filholi*	ssp. *filholi*
Fuente	Este estudio	Cherel et al. (1999)	Tremblay & Cherel (2003)	Tremblay & Cherel (2003)	Tremblay & Cherel (2003)
		Buceos >= 3m	Buceos > 5 m	Buceos > 5 m	Buceos > 5 m
Duración del viaje (h)					
Viajes diarios	15,7 ± 5,1 (n=7)	12,2 ± 2,1 (n=27)	12,2 ± 2,47 (n=107)	11,9 ± 2,0 (n=123)	11,2 ± 3,6 (n=125)
Viajes con noche	34,8 ± 8,7 (n=7)	21,7 y 35.6 (n=2)	35,6 ± 6,6 (n=12)	no	28,6 ± 5,0 (n=13)
Viajes con noche, %	53% (n=15)	7% (n=29)	11% (n=119)	no	10% (n=138)
Tiempo hacia las áreas de alimentación (h)					
Viajes diarios	1,1 ± 0,9	no registrado	0,51± 0,29	0,21 ± 0,30	0,41± 0,45
Viajes con noche	1,1 ± 0,4	no registrado	0,57 ± 0,26	no	0,58 ± 0,57
Tiempo desde as áreas de alimentación (h)					
Viajes diarios	0,6 ± 0,4	no registrado	0,56 ± 0,40	0,69 ± 0,85	0,38 ± 0,44
Viajes con noche	0,8 ± 0,8	no registrado	0,43 ± 0,19	no	1,04 ± 1,84
Tasa de buceo (buceos/h)					
Viajes diarios	32,7 ±5,7	44,4 ± 10,4	37,2 ±9,5	29,6 ± 8,9	27,1 ±5,9
Viajes con noche	28,0 ± 2,0	31,5 ± 6,9	31,2 ± 4,7	no	26,2 ± 3,9
Profundidad máxima de buceo (m)	28,9 ± 24,6 (≥ 3m) 32,5 ± 24,3 (>5m)	18,4 ± 4,7	22,5 ± 15,7	29,1 ± 14,1	40,4 ± 17,6
Buceo más profundo (m)	113	109	93	85	104
Distancia Total Vertical (km)					
Viajes diarios	27,8 ± 14,2	18,37±10,8	16,02 ± 3,97	17,38 ± 4,68	20,06 ± 7,47
Viajes con noche	60,0 ± 17,8	24,87 y 32,71	35,27 ± 4,66	no	39,5 ± 8,83
Tiempo como % de la duración del viaje					
Viajes diarios	68,9 ± 5,2 (n=7)	68,6 ± 6,7	63,9 ± 8,1	61,9 ± 8,8	64,2 ± 8,5
Viajes con noche	63,4 ± 5,7 (n=7)	43,3 y 42,4	49,7 ± 3,9	no	26,2 ± 3,9
Duración del buceo (s)	79 ± 30 (≥ 3m) 84 ± 29 (>5m)	57,0 ± 34,0	78,4 ± 34,8	87,4 ± 26,2	101,0 ± 27,0
Intervalo postbuceo (s)	20 ± 11 (≥ 3m) [a] 23 ± 18 (>5m) [b]	21,0 ± 10,0	25,2 ± 15,1	33,3 ± 15,3	36,0 ± 17,5
Tiempo en el fondo (s)	35 ± 17 (≥ 3m) 37 ± 16 (>5m)	28,4 ± 19,3	41,8 ± 20,8	54,7 ± 20,8	57,4 ± 19,1
Eficiencia de buceo	0,36 ± 0,13 (≥ 3m) [a] 0,35 ± 0,12 (>5m) [b]	0,34 ± 0,15	0,40 ± 0,13	0,45 ± 0,12	0,42 ± 0,11
Tasa de descenso (ms^{-1})	1,2 ± 0,5 (≥ 3m) 1,1 ± 0,4 (>5m)	1,2 ± 0,4	1,1 ± 0,5	1,6 ± 0,5	1,7 ± 0,6
Tasa de ascenso (ms^{-1})	0,8 ± 0,5 (≥ 3m) 0,9 ± 0,4 (>5m)	1,0 ± 0,5	0,9 ± 0,5	1,3 ± 0,5	1,3 ± 0,5
Tamaño de la muestra para los Parámetros de buceo	520 (≥ 3m) **454 (>5m**)	3500	1632	1622	1693

[a] Intervalos postbuceo ≤ 180 seg (n = 509) fueron tomados en cuenta (el criterio utilizado por Tremblay & Cherel 2003). [b] Intervalos postbuceo ≤ 60 seg (n = 488) fueron tomados en cuenta (criterio utilizado por Cherel et al. 1999).

Tabla 1. Resumen de parámetros de buceo para las hembras del pingüino penacho amarillo en diferentes localidades. Todos los valores son medias ± DS

Características de los buceos

La profundidad máxima de buceo fue de 113 m y la duración máxima de 164 s entre los buceos realizados a más de tres metros. La profundidad máxima promedio fue de 28,9 ± 24,6 m, la distribución de frecuencia de las profundidades presentó un pico entre los 4 y los 6 m de profundidad (13%) y el 50% de los buceos se realizaron a profundidades ≤19 m (Fig. 2). La proporción de buceos de alimentación (>5 m de profundidad) para todos los viajes en *chrysocome* fue de 89,9 ± 3,8% (n=14 excluyendo el viaje incompleto).

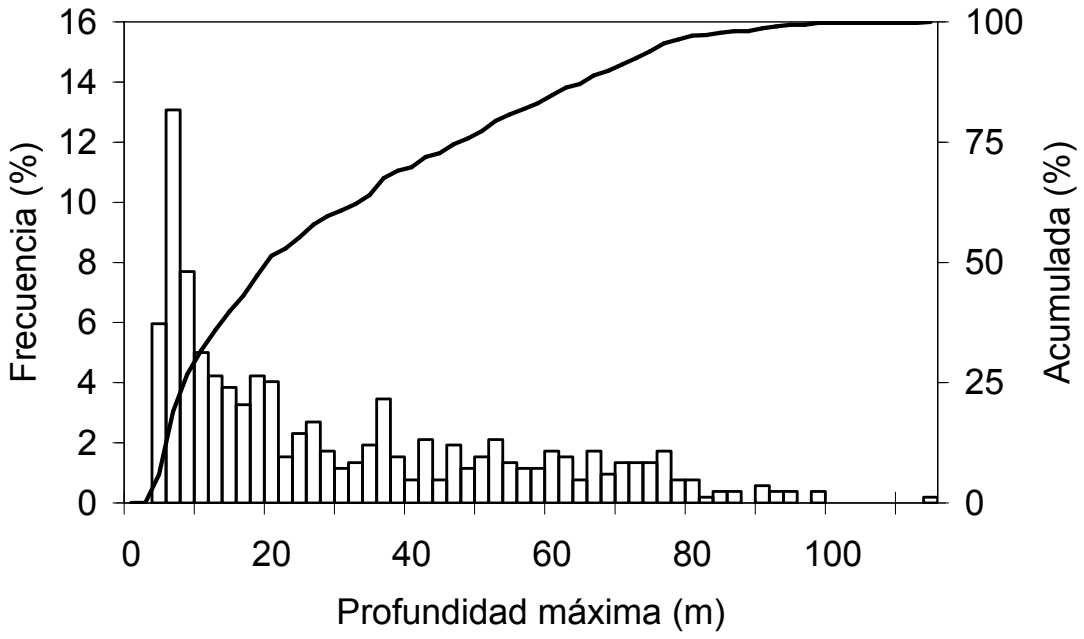


Figura 2. Distribución de frecuencia y acumulada de las profundidades de buceo

Sólo dos buceos de la submuestra fueron realizados durante la noche bajo los conceptos de amanecer y atardecer definidos en el Capítulo II (5,4 y 6,1 m de profundidad). Durante las horas de luz, las profundidades máximas de buceo y sus proporciones fueron relativamente estables (Fig. 3), aunque durante las horas del crepúsculo y por la noche las mismas fueron menores (Fig. 4). La duración media de los buceos fue de 79 ± 30 s, con el 50% de los

buceos de una duración ≤78 s. La distribución de frecuencias de duración de buceos presentó un pico entre los 62-64 s. Comparando los buceos realizados durante el crepúsculo con los realizados durante el día, los buceos durante las horas del crepúsculo se realizaron a profundidades más someras (9,6 ± 9,8 m vs 34,8 ± 24,7 m, prueba de t: T_{516} = 10,96, p<0,001), la duración de los buceos fue más corta (57 ± 21 s vs. 86 ± 30 s, prueba de t: T_{516} = -9,75, p<0,001), y presentaron menor cantidad de buceos de alimentación (> 5 m de profundidad), 76% contra 90%. La proporción de los buceos de alimentación (>5 m de profundidad) por cada viaje no difirió entre los viajes diurnos y los que incluían una noche (Tabla 1, prueba de t: T_9 = -0,25, p = 0,8).

La duración de los buceos estuvo positivamente relacionada a la profundidad del buceo (regresión no lineal: duración= (130,1 * profundidad) / (profundidad + 11,5), R^2 = 0.72, Fig. 5). Los datos que resultaron fuera de rango representados por viajes largos (90-140 s) a profundidades someras (3-10 m) no fueron utilizados en los análisis ya que se supone un error de interpretación del programa de análisis de buceo que consideró varios viajes someros como uno sólo debido al corrimiento del 0 de superficie.

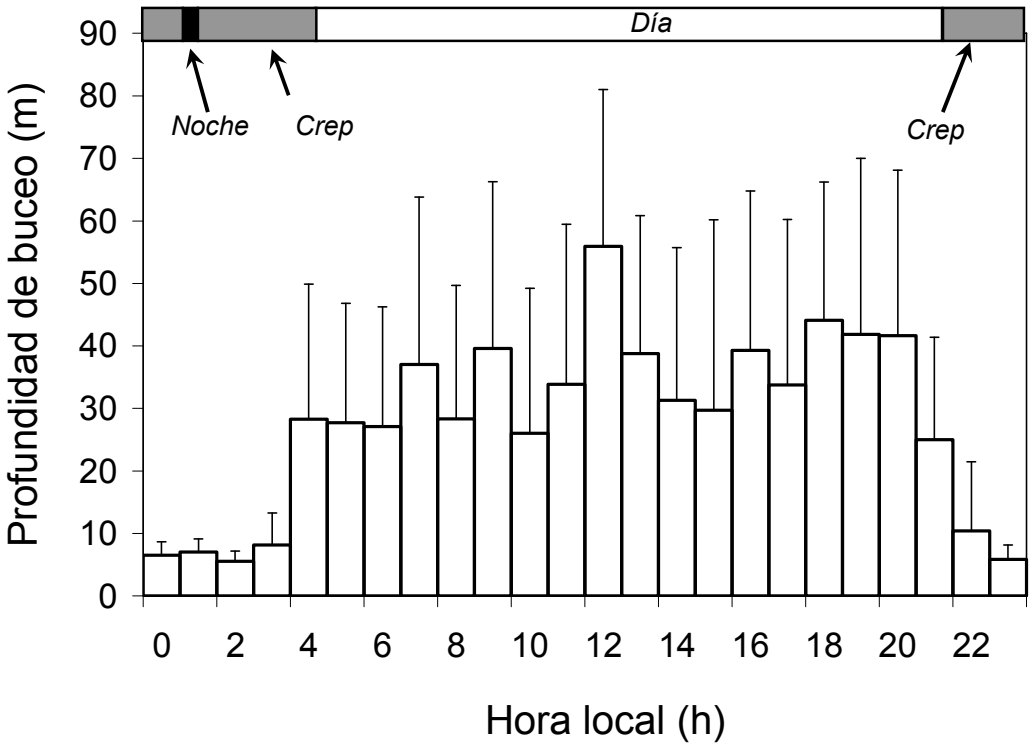


Figura 3. Profundidad de buceo (media + DS) en relación a la hora del día para los 520 buceos elegidos al azar. La barra sobre el gráfico indica la longitud del día, de la noche y de los periodos de crepúsculo según la definición náutica para Isla de los Estados.

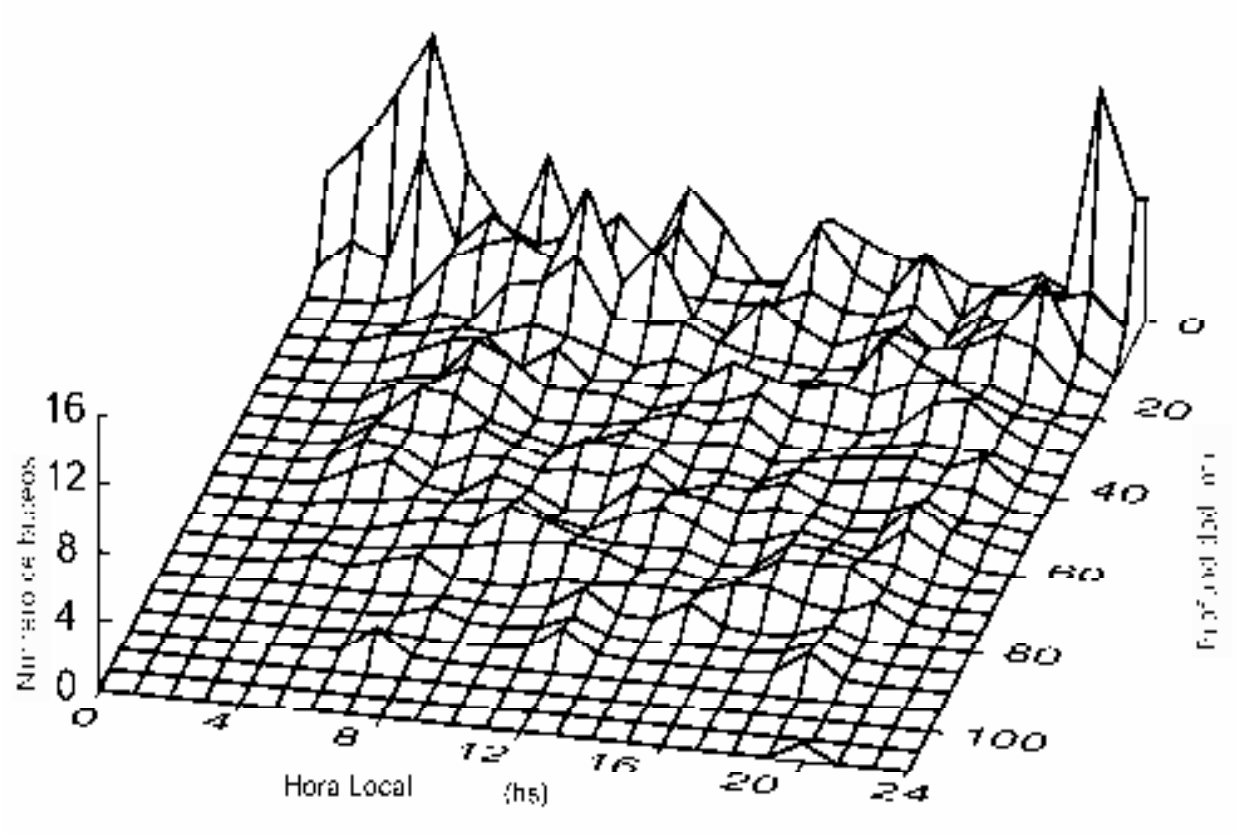
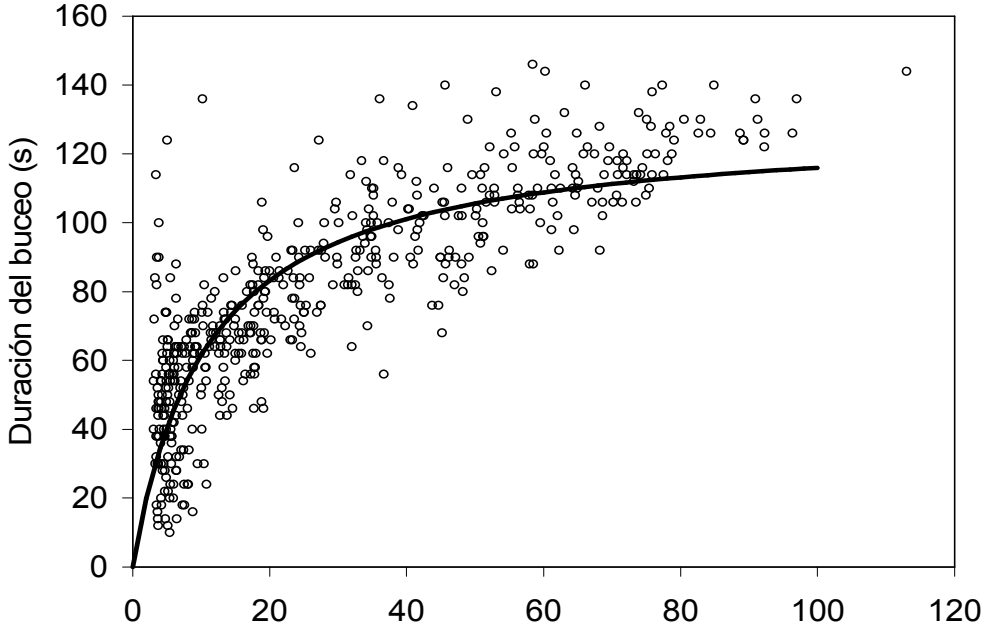


Figura 4. Distribución del número de buceos en relación a la hora del día y la profundidad para los 520 buceos elegidos al azar

Sumando la duración de todos los buceos realizados por cada pingüino en cada viaje, los pingüinos estuvieron en promedio el 66,2 ± 5,9% del tiempo de duración del viaje debajo del agua, y no se encontraron diferencias significativas entre los viajes diarios y nocturnos (prueba de t: T_{11} = -1,86, p = 0,09, Tabla 1). El tiempo en el fondo presentó un pico a los 34 s, con un promedio de 35 ± 17 s por buceo, el 50% de los tiempos en el fondo fue ≤33s. Los pingüinos permanecieron un 37% del tiempo que se encontraron buceando en profundidades entre 0 a 20m. La eficiencia de buceo fue en promedio de 0,34 ± 0,14, y su máximo se alcanzó a los 10 m (Fig. 5). La distribución de los intervalos postbuceo fue unimodal, con un pico entre los 14-24 s, y el 50% de los intervalos postbuceo fue ≤19s. Excluyendo los intervalos > 180 s, los intervalos postbuceo fueron en promedio de 20 ± 11s (n = 509). Los pingüinos penacho amarillo recorrieron en promedio una DTV (distancia total vertical) de 43,9 ± 22,8 km por viaje de alimentación (excluyendo el viaje incompleto). La DTV difirió significativamente entre los viajes diarios y los que incluían noche (Tabla 1, prueba de t: T_{11} = -3,73, p = 0,003). Las tasas medias de descenso y ascenso fueron de 1,2 ± 0,5 m s^{-1} y 0,8 ± 0,5 m s^{-1} respectivamente. Ambas tasas se incrementaron proporcionalmente al incremento en la profundidad máxima del buceo (tasa de descenso = 0,85 + 0,01 * profundidad, $F_{1,19}$ = 57,35; tasa de ascenso = 0,78 + 0,01 * profundidad, $F_{1,19}$ = 85,26; p< 0,001 para ambas). Las tasas de descenso en general fueron más altas que las de ascenso (prueba de t: T_{487} = 47,9, p< 0,001).

a)



b)

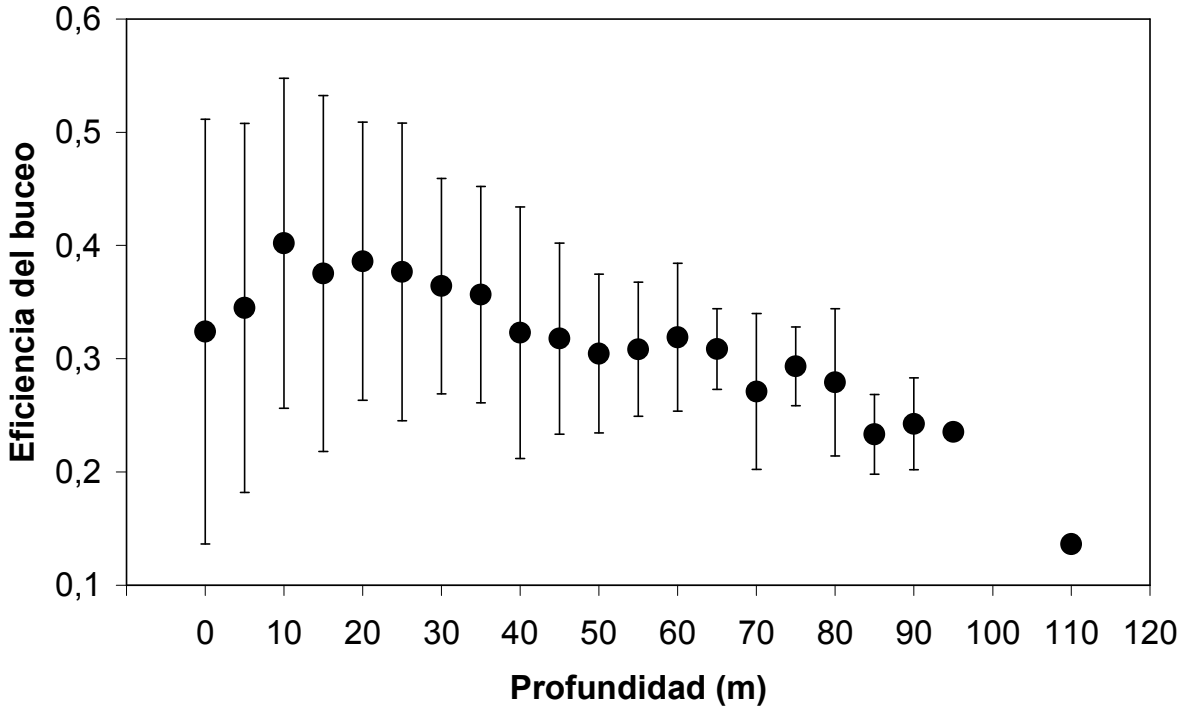
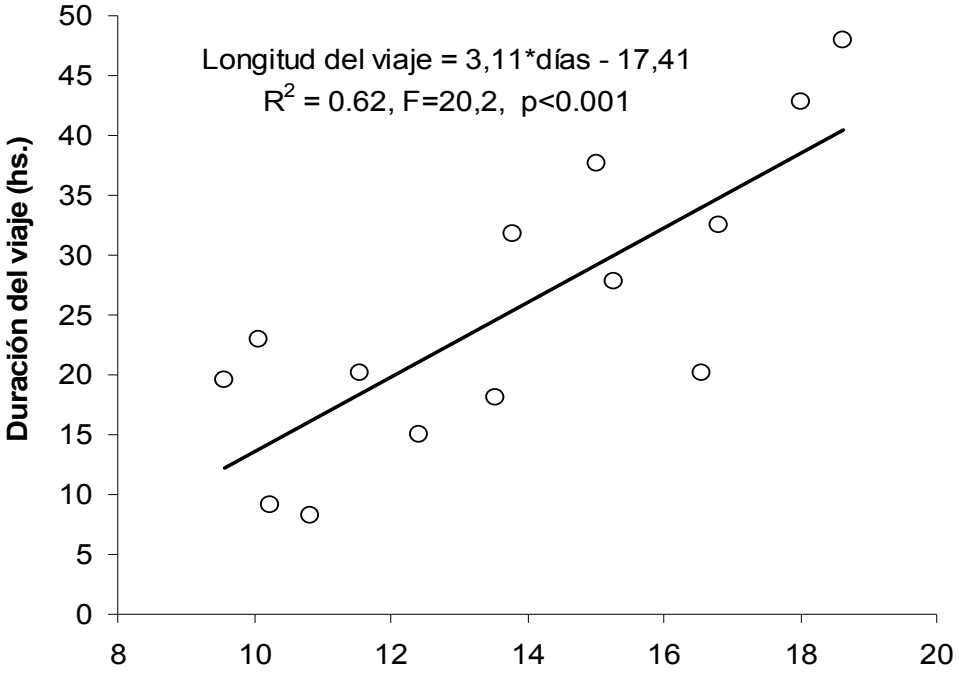


Figura 5. Relaciones entre (a) duración del buceo y la profundidad, y (b) eficiencia del buceo (tiempo en el fondo/[duración del buceo + intervalo postbuceo]) y la profundidad (media ± DS) para los 520 buceos elegidos al azar

Cambios temporales en los comportamientos de alimentación y buceo

La duración del viaje en función de la fecha del mismo, en relación al momento dentro del ciclo reproductivo desde la eclosión (27 de noviembre) se incrementó significativamente (duración del viaje = 3,11 * días – 17,41, r^2=0,62, $F_{1,12}$ = 20,18, p < 0,001, Fig. 6). No obstante, la duración de los viajes hacia y desde las áreas de alimentación no varió (p de la regresión lineal p = 0,72 y p = 0,10 respectivamente). Los parámetros básicos de los buceos no variaron significativamente para cada viaje a lo largo del periodo de estudio (p de la regresión lineal p > 0,1 para todos, con excepción de la tasa de ascenso, 0,05 > p > 0,04). Finalmente, la cantidad de alimento entregada a los pichones no se incrementó desde el momento de la eclosión hasta que finalizó este estudio (Fig. 6., p de la regresión lineal, p = 0,34).

a)



b)

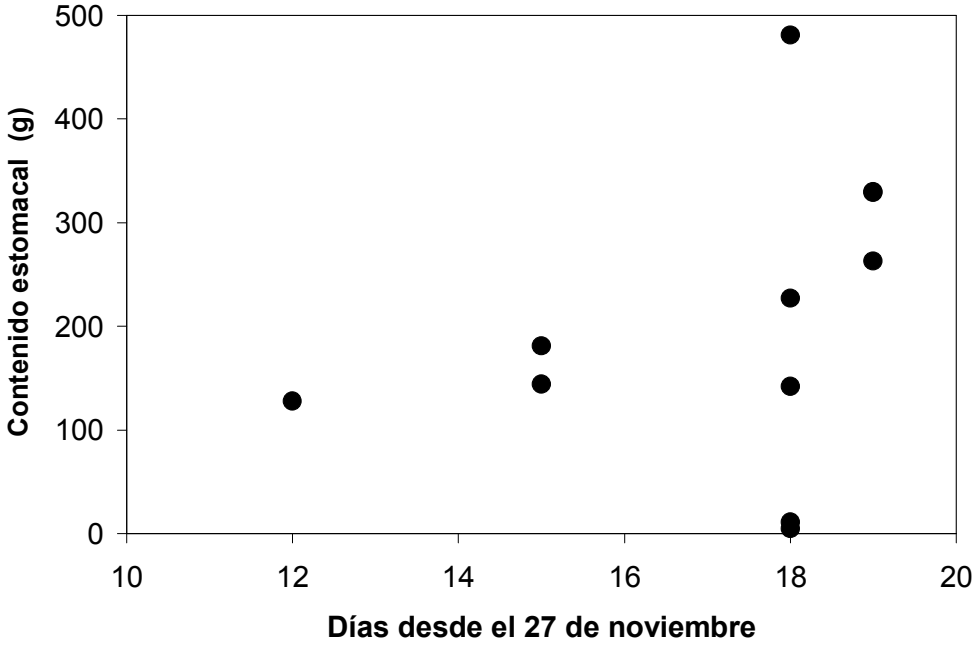


Figura 6. Tiempo en días desde la eclosión (27 de noviembre) hasta la mitad del viaje de alimentación en relación a la duración del viaje y la cantidad de alimento entregada al pichón

Discusión

Los resultados de este estudio revelan que *chrysocome* realiza más viajes que incluyen horas de la noche que otras subespecies (Tabla 1), y que realizan viajes extensos, con una gran dispersión en los horarios de salidas y llegadas, como así también permanecen periodos cortos en tierra. En promedio la duración de los viajes diarios y nocturnos es similar entre las subespecies (Tabla 1), pero mucho más cortos que los 7,0 días (n = 6) o los 6,4 ± 4,5 días (n = 7) encontrados por Hull (1999b y 2000 respectivamente) para las hembras de *filholi* durante la etapa de cuidado temprano en la Isla Macquarie. La duración es llamativa teniendo en cuenta que solo la hembra alimenta al pichón durante esta etapa. Asimismo, Hull (1999b) describió que el pingüino penacho amarillo de la Isla Macquarie se alimenta en la Zona del Frente Polar, un área reconocida por su alta productividad y de recursos alimenticios predecibles como los mictófidos, una presa muy común en la dieta de los pingüinos de esa isla. Una explicación alternativa podría ser que las hembras de *filholi* hubieran permanecido en tierra durante la noche, y que esto no hubiese sido detectado por las lecturas de presión del TDR (en este estudio las lecturas del canal de luz ayudaron a discriminar entre periodos en mar y en tierra). Finalmente, otra explicación podría ser que los registradores en la Isla Macquarie tuvieran un fuerte efecto en la duración de los viajes de alimentación.

Se sabe que los pingüinos son predadores visuales y que dependen de la luz ambiental para localizar a sus presas (Wilson et al. 1989, 1993), y bucean por tanto a menores profundidades durante la noche que durante el día, y aún cuando son exitosos capturando presas el éxito de alimentación disminuye por la noche (Wilson et al. 1993; Jansen et al. 1998). Los viajes de alimentación

que incluyen noche y los buceos nocturnos ya habían sido registrados en varias especies de pingüinos. Aún en localidades a una latitud similar con la de la Isla de los Estados los pingüinos exhiben una gran variabilidad en su comportamiento de alimentación. En efecto, los pingüinos penacho amarillo que nidifican en la Isla Macquarie también bucean de noche, aunque al presentarse los datos promediados durante toda la temporada reproductiva no es posible realizar una comparación detallada (Hull 2000). En las Islas Georgias del Sur, el pingüino rey *Aptenodytes patagonica* realiza buceos nocturnos, pero a profundidades menores que durante el día (Kooyman et al. 1992); las hembras del pingüino Macaroni (*Eudyptes chrysolophus*) durante el periodo reproductivo en las Islas Georgias del Sur se alimentan de noche pero a profundidades menores a 20 m (Croxall et al. 1988); los pingüinos papúa (*Pygoscelis papua*) realizan solo viajes de alimentación durante el día (Croxall et al. 1988). En la Isla Signy, el 26% de los viajes que realizan los pingüinos de barbijo (*Pygoscelis antarctica*) incluyen una noche, en los cuales los buceos nocturnos son tan frecuentes como los diurnos pero a menores profundidades (la noche se define como el periodo entre el amanecer y el atardecer en ese estudio, ver Fig. 7b de Takahashi et al. 2003). Los pingüinos reales (*Eudyptes schlegeli*) en la Isla Macquarie, los pingüinos magallánicos (*Spheniscus magellanicus*) del sur de Chile, los pingüinos Adelia (*Pygoscelis adeliae*) de la Isla Torgersen en Antártida y los pingüinos de barbijo de la Isla Seal también bucean durante el día y la noche pero a menores profundidades (Hull 2000, Radl & Culik 1999, Chappell et al. 1993, Jansen et al. 1998).

El éxito en la captura de presas durante las horas de oscuridad estaría relacionado con la disponibilidad de luz ambiental como así también con la

disponibilidad de presas en la columna de agua. En pocos trabajos se explicita el significado del término “noche” (como ejemplos ver Cherel et al. 1999, Takahashi et al. 2003), y por lo general se supone que la noche representa el tiempo entre el amanecer y el atardecer, sin tener en cuenta las horas del crepúsculo, las cuales son importantes en las zonas de altas latitudes. Se pueden postular varias hipótesis (no mutuamente excluyentes) con respecto a la proporción de los viajes que incluyen una noche y la frecuencia de buceos durante las horas de oscuridad realizados por las hembras de *chrysocome*, cuando se las compara con otras subespecies. Estas hipótesis estarían relacionadas a las diferencias en el tamaño corporal entre las subespecies, a la cantidad de horas de luz en los diferentes lugares durante el periodo de estudio, al tamaño de la población reproductiva, y/o a las condiciones ambientales que influyen en la disponibilidad de alimento en el área. Se sabe que las habilidades de buceo en los mamíferos y aves marinas están relacionadas al tamaño corporal (Kooyman & Kooyman 1995; Schreer & Kovacs 1997). Entre los pingüinos penacho amarillo, la subespecie *chrysocome* es la de menor tamaño (Cooper et al. 1990). No obstante, la longitud del pico (38,3 ± 2,0 mm) y el peso corporal (2,3 ± 0,2 kg) registrados durante la temporada reproductiva del 2000 en 45 hembras de la Isla de los Estados se encuentran dentro de los rangos registrados para las subespecies *moseleyi* y *filholi* (Tremblay & Cherel 2003) y no permiten entonces concluir acerca de alguna relación entre el tamaño del cuerpo y la duración del viaje.

La longitud del día y el periodo de crepúsculo es función de la latitud y del periodo del año. Si la duración de los viajes de alimentación estuviese solo relacionada a la longitud del día, se esperaría una relación directa entre la

ubicación de la colonia y la duración de los viajes de alimentación. Este no fue el caso en relación a los pingüinos penacho amarillo. Las aves de la Isla Kerguelen (alrededor de 49°S latitud) no realizan viajes que incluyan una noche mientras que las aves de las Islas Amsterdam, Crozet, Marion, Macquarie e Isla de los Estados (alrededor de 38°S, 46°S, 49°S y 55°S de latitud respectivamente) los realizan (Brown 1987, Hull 1999b y 2000, Tremblay & Cherel 2003, este estudio). Asimismo, la duración de los viajes representan el 93, 76 y 73% de la longitud del día en Amsterdam, Kerguelen y Crozet respectivamente (Tremblay & Cherel 2003), mostrando que queda algo de tiempo del día disponible para incrementar la duración de los viajes en las Islas Kerguelen y Crozet.

La proporción de buceos muestreados durante el crepúsculo en Isla de los Estados (23,3%) y la proporción de los buceos de alimentación dentro de estos buceos (76%), implica que *chrysocome* encuentra la suficiente luz ambiental durante el extenso crepúsculo, lo que le permite seguir alimentándose en lugar de regresar a la colonia. Esto se refuerza dado la alta tasa de buceo y la gran proporción de tiempo que pasan debajo del agua durante los viajes que incluyen una noche comparándolo con las subespecies *moseleyi* y *filholi* (Tabla 1). Este hallazgo enfatiza la necesidad de analizar los buceos teniendo en cuenta las horas del crepúsculo en las localidades a altas latitudes ya que, para *crhysocome* parece ser que las aves encuentran luz suficiente al menos en términos de lo que necesitan para alimentarse.

Por otro lado, se podría sugerir que la extensa duración de los viajes estaría relacionada al tamaño de la colonia. La distancia a las áreas de alimentación o la duración de los viajes serían proporcionales al tamaño

poblacional. Esto se vería reflejado tanto en la proporción de viajes que incluyen noche como en la duración del viaje de alimentación y/o en la proporción de buceos de traslación vs. los de alimentación. La evidencia sugiere que ninguno de estos parámetros estaría relacionado al tamaño de la colonia. La proporción de viajes que incluyen noche registrados en Amsterdam, Crozet, Kerguelen e Isla de los Estados, 11%, 10%, ninguno y 53% respectivamente (Tremblay & Cherel 2003, este estudio), no se correlacionan con los tamaños de las colonias de 24.890, 60.000, 85.500 y 174.000 parejas reproductivas, respectivamente (coeficiente de correlación de Pearson = 0,86, p = 0,35) (Woehler 1993; Guinard et al. 1998; Schiavini 2000). El tamaño poblacional de la Isla Macquarie fue estimado por diversas fuentes entre 100.000 y 500.000 parejas y es por esto que no se la consideró en el análisis. Por otro lado, la variación en los tiempos del viaje hacia las áreas de alimentación y en la duración de los viajes entre las subespecies de pingüino de penacho amarillo no permite concluir acerca de alguna relación con el tamaño de la colonia (Tabla 1). Por último, la proporción media de los buceos de alimentación en *chrysocome* (>5 m profundidad, 89,9 ± 3,8%) fue similar con lo registrado para las Islas de Amsterdam, Crozet y Kerguelen (79,6 ± 11,7%, 86,1 ± 12,7%, 85,0 ± 13,3% respectivamente, Tremblay & Cherel 2003).

Una explicación complementaria podría estar dada por el ambiente. Tremblay & Cherel (2003) compararon las características de los viajes de alimentación de los pingüinos de Amsterdam, Crozet y Kerguelen, y proponen que los pingüinos que se alimentan en aguas abiertas (Amsterdam y Crozet), realizan viajes que incluyen noche, mientras que los que se alimentan en aguas costeras en Kerguelen no los realizan (las aves que nidifican en Kerguelen se

alimentan en aguas someras y de plataforma del Golfo de Morbihan, Tremblay & Cherel, 2003). Por otro lado, las hembras de *filholi* de la Isla Macquarie se alimentan en aguas oceánicas de la zona del Frente Polar por periodos de 7,0 días durante la etapa de cuidado temprano (Hull 1999b) y también realizan viajes que incluyen noche. Las aves de la Isla de los Estados se alejan hasta 20 km de la colonia, alimentándose en aguas de la plataforma a 100-200 m de profundidad, pero también en aguas pelágicas de un talud de la plataforma cercano ubicado al sur de Isla de los Estados. La duración de los viajes de alimentación de *chrysocome*, que les permite alimentarse tanto en aguas de plataforma como en aguas pelágicas, representa otra evidencia de la plasticidad fenotípica en respuesta a las diferencias en los ambientes marinos, como fue registrado para las otras subespecies (Tremblay & Cherel 2003).

La información de la dieta también sugiere que *chrysocome* puede alimentarse tanto en aguas de plataforma como pelágicas. La cantidad de alimento recuperada en los contenidos de Isla de los Estados (203,6 ± 142,3 g) fue mayor que lo registrado para las aves que se alimentan en aguas abiertas de las Islas Amsterdam y Crozet (107,5 ± 47,5 g y 150,6 ± 50,5 g respectivamente), pero similar a la registrada para la Isla Kerguelen (214,8 ± 62,3 g, Tremblay & Cherel 2003). Esto sugiere que las aguas de la plataforma (en Kerguelen e Isla de los Estados) podrían ser más productivas que las aguas abiertas (en las Islas de Amsterdam o Crozet). El gran desvío estándar de las masas obtenidas en Isla de los Estados podría ser una consecuencia de alimentarse tanto en aguas de la plataforma como en aguas abiertas fuera de la plataforma. El pingüino penacho amarillo de Isla de los Estados se alimenta de modo oportunista en cardúmenes de zooplancton, como fuera reportado

para otras colonias (Croxall et al. 1985; Horne 1985; Brown & Klages 1987; Hindell 1988; Klages et al. 1988, 1989; Cooper et al. 1990; Hull 1999a; Pütz et al. 2001; Clausen & Pütz 2002). La dieta estuvo dominada por crustáceos gregarios, juveniles de calamares y pulpos y larvas y juveniles de peces.

La amplia plataforma al sur de la Patagonia sostiene una importante biomasa de zooplancton e ictioplancton (Sánchez & Ciechomski 1995; Sabatini et al. 1999 y 2001). El efecto combinado de las migraciones verticales y de la advección de zooplancton debido a la transición de la topografía del fondo desde el talud a la plataforma puede contribuir a incrementar la disponibilidad de alimento para los predadores tope. Perissinotto & McQuaid (1992) describieron este fenómeno para el archipiélago Prince Edwards, donde grandes niveles de zooplancton, que migran hacia la superficie por la noche, se vuelve disponible para los predadores visuales como las aves marinas. Un fenómeno similar podría ocurrir en Isla de los Estados donde el talud y la plataforma se encuentran muy cerca de la colonia de pingüinos y por arriba del brazo norte de la corriente circumpolar antártica que entra a la plataforma patagónica dejando el Pasaje Drake para formar la corriente de Malvinas. La disponibilidad de zooplancton combinada con los extensos periodos de crepúsculo en el verano, puede ser lo que diferencie a los ambientes marinos cerca de Isla de los Estados de los de las Islas Amsterdam, Crozet, Kerguelen y Macquarie.

Patrones de buceo

La mayoría de los parámetros de buceo para *chrysocome*, como la profundidad máxima promedio, la duración de los buceos, el tiempo en el fondo

y las tasas de ascenso y descenso, fueron similares con los de las otras subespecies (Tabla 1). La profundidad máxima alanzada en los 15 viajes fue de 113 m y en promedio las profundidades máximas fueron de 81,5 ± 18,5 m, siendo similar entre las subespecies: 66 m para *filholi* en Crozet (Wilson et al. 1997b), 66 ± 28 m y 109 m para *moseleyi* en Amsterdam (Tremblay et al. 1997 y Cherel et al. 1999,Tabla 1). Por otro lado, *chrysocome* presentó una utilización uniforme de las profundidades (Cherel et al. 1999; Hull 2000; Tremblay & Cherel 2003). El buceo a mayor profundidad en *chrysocome* se realizó al mediodía, al igual que fue registrado para *moseleyi* (Cherel et al. 1999; Tremblay & Cherel 2003). Los resultados de este estudio en relación a la profundidad de buceo y la duración de los mismos confirma que los pingüinos penacho amarillo no estarían buceando excediendo su capacidad aeróbica (sensu Chappel et al. 1993), como fue registrado en otras subespecies (Wilson et al. 1997b, Cherel et al. 1999, Tremblay & Cherel 2003).

Chrysocome permanece dos tercios de su viaje de alimentación debajo del agua, una proporción similar con las otras subespecies (Tabla 1) pero mayor que la registrada en la mayoría de las otras especies de pingüinos (Tabla 1 de Cherel et al. 1999 y referencias allí mencionadas) y aún para otros predadores tope (Schreer et al. 2001). Como lo señalaron Cherel et al. (1999), el gran porcentaje de tiempo que permanecen debajo del agua se explica principalmente por la alta tasa de buceo de los pingüinos penacho amarillo. Asimismo, como es una de las especies más pequeñas, el tamaño de las presas está limitado al tamaño del pico, lo cual es evidente en la dieta. Así, los pingüinos penacho amarillo necesitarían desarrollar una alta tasa de buceo para compensar la captura de presas pequeñas. La distribución de la eficiencia

del buceo con la profundidad muestra que *chrysocome* alcanza eficiencias más bajas para una determinada profundidad que *moseleyi* y *filholi* (comparar con la Fig. 7 de Tremblay & Cherel 2003), aunque esto puede deberse a la utilización de la columna de agua más que a diferencias fisiológicas. La mayor distancia total vertical por viaje de alimentación para *chrysocome* en relación a *moseleyi* y *filholi* (Tabla 1) se explica por la utilización uniforme de la columna de agua y por la extensa duración de los viajes.

Los pingüinos penacho amarillo alimentándose y nidificando en Isla de los Estados

Del análisis de toda la información acerca de los viajes de alimentación y las características de buceo, *chrysocome* solo difiere de las otras subespecies en cuanto a la duración de los viajes de alimentación, siendo los parámetros básicos del buceo similares. Este estudio confirma que los pingüinos penacho amarillo en localidades con diferentes longitud del día y periodos de crepúsculo presentan un gran esfuerzo de alimentación y un gran porcentaje del tiempo debajo del agua, como señalaron Cherel et al. (1999). Este gran esfuerzo es también consistente con la masa de alimento entregada a los pichones en cada localidad. Se puede concluir que un incremento en el periodo lumínico implicaría un incremento en la duración del viaje, pero no se refleja en una disminución del esfuerzo de alimentación. Así, la luz podría ser un factor limitante en el comportamiento de alimentación del pingüino penacho amarillo. La excepción podría estar dada por los individuos de la Isla Macquarie, con un periodo similar de luz que Isla de los Estados, en donde Hull (2000) encontró una tasa de buceo de 14,8 ± 9,4 buceos/h. Las diferencias podrían explicarse

tanto por las diferencias en la disponibilidad de alimento y/o por lo mencionado anteriormente en relación a la detección de los periodos en tierra de las lecturas de los TDR.

Durante el periodo de estudio, la duración de los viajes de alimentación se incremento en *chrysocome*, no así la cantidad de alimento entregada a los pichones. No obstante, la edad de los pichones no fue registrada cuando se obtuvieron los contenidos estomacales y la variación presente en la Fig. 6 podría estar afectada por una variación desconocida en la edad de los pichones. Teniendo en cuenta la duración de los viajes y los tiempos de viaje hacia y desde las áreas de alimentación, *chrysocome* se alimenta por periodos mayores que las otras dos subespecies con la excepción de *filholi* de la Isla Macquarie. Esto sustenta lo propuesto por Cherel et al. (1999), quienes sugirieron que en base al comportamiento de alimentación y buceo de *moseleyi*, la única característica del comportamiento de buceo susceptible a variar en relación a la demanda energética y/o la disponibilidad de presas sería la duración de los viajes de alimentación.

Los pingüinos penacho amarillo constituyen las aves marinas buceadoras principales de Isla de los Estados, junto al pingüino magallánico (*Spheniscus magellanicus*), con ca. 100.000 parejas reproductoras (Schiavini et al. 1999). Las colonias de pingüino penacho amarillo más cercanas se encuentran en el extremo sur del archipiélago fueguino y en las Islas Malvinas, lejos del rango de alimentación de las aves de Isla de los Estados. La dieta del pingüino magallánico en el Océano Atlántico sudoccidental difiere de la dieta del pingüino penacho amarillo ya que incluye sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*), polaca (*Micromesistius australis*), pejerrey (*Austroatherina* sp.),

calamar patagónico (*Loligo gahi*) y langostilla (*Munida* sp.), cuyas proporciones varían de acuerdo a la localidad (Thompson 1993; Frere et al. 1996). Así, los pingüinos penacho amarillo de Isla de los Estados no parecen enfrentar ninguna segregación por presión ecológica producto de la competencia interespecífica con otras especies de pingüinos. No obstante, la extensa población de Bahía Franklin con 167.000 parejas reproductoras y los rangos de alimentación de las hembras atendiendo al pichón, implicaría que todo el esfuerzo de alimentación se reduce a un área pequeña y un tiempo relativamente corto. Esto se profundiza ya que los viajes hacia y desde las áreas de alimentación (y por ende los rangos de alimentación) no se incrementan a medida que avanza el periodo reproductivo. La pregunta que surge es si esta población reproductora competiría por el espacio de alimentación, especialmente durante el período en que solo la hembra alimenta al pichón y debe regresar a la colonia a alimentarlo en un lapso breve de tiempo. Se propone que la combinación de los extensos periodos crepusculares, la disponibilidad de alimento en las aguas de la plataforma, incrementado por la disponibilidad de zooplancton más cerca de la superficie debido a las migraciones verticales, ofrecerían a los pingüinos penacho amarillo un periodo más extenso para explotar los recursos alimenticios. Esta disponibilidad extra de tiempo podría contribuir indirectamente a disminuir la competencia intraespecífica. Probar esta hipótesis demandaría, al menos, repetir estos estudios en otras colonias con diferentes tamaños, ubicadas en áreas similares del sur de América del Sur pero en diferentes ambientes, como por ejemplo en islas más oceánicas. La extensa ventana de tiempo para explotar los recursos con que cuenta el pingüino penacho amarillo puede

contribuir a sostener la elevada población reproductiva en el área. Esto ayudaría a comprender las tendencias poblacionales recientes de las colonias reproductivas de las Islas Malvinas e Isla de los Estados, la primera con evidencias de una fuerte disminución y recuperación durante el último siglo (Bingham 1998; Pütz et al. 2001), y la segunda permaneció estable o en aumento (Schiavini 2000).

Capítulo VI: Áreas de alimentación y comportamiento de buceo del pingüino *Eudyptes chrysocome chrysocome* de Isla de los Estados durante la etapa de incubación

Métodos

Se colocaron TDRs (MK7 Wildlife Computers, Redmond, EEUU) a adultos reproductores luego de la puesta de huevos para estudiar los movimientos durante el periodo de incubación. Se capturaron a los animales en su nido, se los pesó y el sexo fue determinado mediante las medidas de su pico (Hull 1996). En la temporada reproductiva 2001/2002 (1 de noviembre) se colocaron ocho registradores en machos, mientras que en la temporada reproductiva 2002/2003 (31 de octubre) se colocaron en cuatro hembras y cuatro machos. Los registradores fueron colocados utilizando cinta Tesa® (Beiersdorf AG, Hamburg, Alemania) en el dorso del animal tal como fue descripto en Wilson et al. (1997a). Durante esta etapa los mismos fueron programados para registrar la luz y la profundidad de forma continua cada ocho segundos. El sensor lumínico registra intensidades en una escala logarítmica en un rango entre $2*10^{-10}$ W cm^{-2} y $1*10^{-10}$ W cm^{-2}.

Posiciones de los animales

Las intensidades lumínicas registradas por el sensor de luz fueron analizadas utilizando el programa MultiTrace (Jensen Software Systems) que permite determinar las posiciones del animal mediante el método de geolocalización (Hill Roger 1994). Se deben establecer las intensidades lumínicas del amanecer y atardecer (se promedian las de los dos primeros días

y los dos últimos) lo que permite derivar la duración del día. Los momentos exactos de amanecer y atardecer son función de la longitud, mientras que la duración del día es función de la latitud para un lugar del planeta dado en un momento determinado. El error de las posiciones derivadas utilizando este método es de alrededor de ± 50 km (Wilson et al. 2004). Luego los datos resultantes fueron transferidos a un programa de Sistema de Información Geográfica (ArcView 3.2, ESRI) para sus análisis posteriores.

Análisis de los datos

Se calculó y se comparó el esfuerzo de alimentación (distancia máxima recorrida y área cubierta) para los machos durante las dos temporadas y para las hembras durante la segunda temporada reproductiva. Se utilizó análisis de kernel para caracterizar la distribución espacial según Wood et al. (2000). Las posiciones dentro de un mismo viaje no son independientes, no obstante los rangos establecidos utilizando el procedimiento de las densidades de kernel no requiere la independencia serial de los datos (De Solla et al. 1999). Se definen las áreas de actividad como el 95% y las áreas de alimentación las que incluyen el 50% de las posiciones (Wood et al. 2000). Se calcularon las superposiciones para cada categoría y para cada sexo, esto es, el porcentaje del rango de actividad de los machos en el 2001 que se superpone con el del 2002, y el porcentaje del rango de actividad de los machos en el 2002 que se superpone con el del 2001. Los cálculos de superposición deben ser evaluados para cada año y sexo ya que el área de superposición representará diferentes porcentajes dependiendo del área total del rango de actividad de un sexo y de un año debido a que estas relaciones no son simétricas. Los resultados se

expresan como medias a menos que se indique otra cosa.

Definición de los ambientes pelágicos del Océano Atlántico Sudoccidental

Se caracterizaron los ambientes marinos del Océano Atlántico Sudoccidental para los meses de noviembre de 2001 y 2002 utilizando tres parámetros oceanográficos: temperatura superficial del agua (SST), concentración de clorofila (chla) y batimetría. Aunque estas variables suelen estar correlacionadas se las consideró separadas para estos análisis. Se utilizaron imágenes (producto MODIS ocean de la NASA) de promedio mensual de radiometría avanzada de muy alta resolución (AVHRR) de SST, con una resolución espacial de 4,5 km. Se consideraron cinco masas de agua definidas en base a la temperatura superficial del mar: aguas subtropicales (>8°C), aguas subantárticas (8 a 6°C), aguas de la zona del Frente Polar (6 a 4°C), aguas del Frente Polar (4 a 2°C) y aguas antárticas (<2°C) (en base a Orsi et al. 1995). Se utilizaron imágenes (MODIS ocean) mensuales de concentraciones de clorofila a de 4,5 km de resolución. Se consideraron cuatro regímenes de productividad basados en los datos de sensores remotos (siguiendo el criterio utilizado por Hyrenbach et al. 2002): oligotrófico (baja productividad) aguas con concentraciones de clorofila menores a 0,1 mg m^{-3}; mesotrófico (productividad intermedia) aguas que poseen entre 0,1 y 0,3 mg m^{-3}, eutróficas (alta productividad) aguas entre 0,3 y 1 mg m^{-3}; y enriquecidas aguas con concentraciones de clorofila mayores a 1 mg m^{-3}. Los datos batimétricos se obtuvieron de una imagen de ETOPO de dos minutos de resolución. Se dividió al área de estudio en cuatro dominios batimétricos: aguas pelágicas (> 3000 m de profundidad); aguas del talud (entre 1000 y 3000 m);

aguas de plataforma (entre 200 y 1000 m) y aguas costeras (< 200 m).

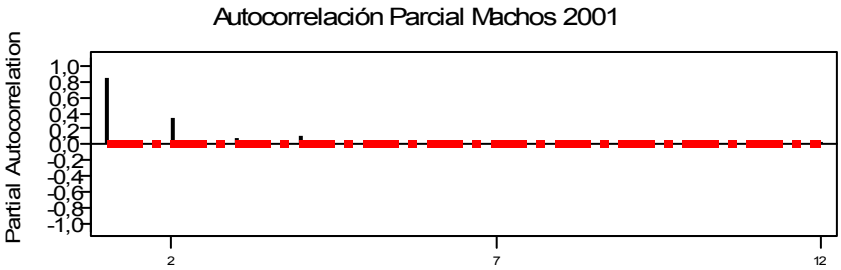
Patrón de uso del hábitat

Se integraron los datos de telemetría ambiental utilizando el Sistema de Información Geográfica ArcView 3.2 (ESRI Inc., Redlands, EEUU). Más específicamente, se superpusieron las rutas de los animales junto a los mapas de batimetría, temperatura superficial del mar y concentración de clorofila. Luego, se calculó cuánto tiempo permanecieron los pingüinos en cada dominio batimétrico, masa de agua y régimen de productividad respectivamente, suponiendo que los pingüinos se mueven en línea recta entre dos puntos consecutivos. Se utilizó ANOVA de dos vías y comparaciones múltiples para comparar el uso de los ambientes entre sexos y años.

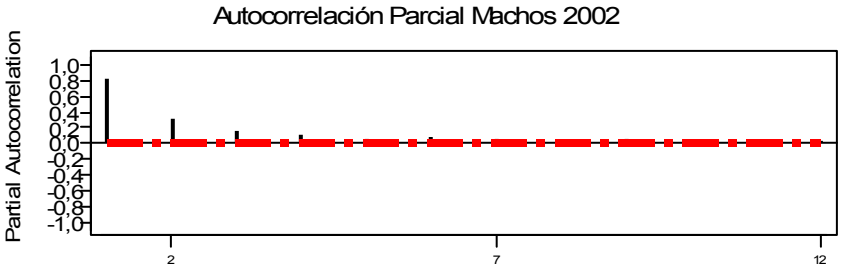
Comportamiento de buceo durante la etapa de incubación

Los parámetros de los buceos se calcularon del mismo modo al descripto para la etapa de cuidado temprano en el Capítulo V. Para evitar la autocorrelación se procedió del mismo modo que en el caso de cuidado temprano, luego de comprobar que la profundidad de buceo perdía correlación a partir del cuarto buceo. Dado que el viaje con menor número de buceos presentó 6013 buceos, se muestrearon 1503 buceos de cada ave al azar del submuestreo de uno cada cuatro sucesivos (Fig. 1). Debido al bajo número de machos muestreados en la segunda temporada y a que no se encontraron diferencias en los parámetros de buceos en un análisis preliminar, los datos de los machos en las dos temporadas fueron utilizados en conjunto. Se compararon los parámetros de buceo utilizando prueba de t utilizando el

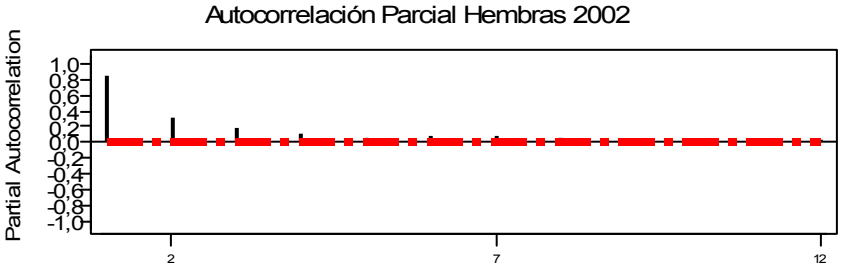
programa Minitab 13.



Lag	PAC	T	Lag	PAC	T
1	0,85	65,95	8	0,06	4,68
2	0,32	25,04	9	0,06	4,66
3	0,08	6,14	10	0,00	0,32
4	0,10	7,75	11	0,02	1,50
5	0,06	4,92	12	0,02	1,78
6	0,06	4,45			
7	0,04	3,12			



Lag	PAC	T	Lag	PAC	T
1	0,81	72,27	8	0,00	0,21
2	0,31	27,60	9	0,04	3,72
3	0,15	13,32	10	0,02	1,71
4	0,11	9,72	11	0,02	1,82
5	0,06	5,53	12	0,03	2,77
6	0,07	5,98			
7	0,06	5,20			



Lag	PAC	T	Lag	PAC	T
1	0,85	75,53	8	0,04	3,73
2	0,30	26,71	9	0,04	3,29
3	0,17	15,00	10	0,02	1,56
4	0,10	9,23	11	-0,01	-0,93
5	0,05	4,73	12	0,04	3,24
6	0,07	6,35			
7	0,07	6,09			

Figura 1. Función de autocorrelación parcial. Las líneas rojas indican el intervalo de confianza con α= 0.05. Lag: retardo, PAC: coeficiente de autocorrelación parcial, T: estadístico t.

Resultados

Viajes de incubación

Se calcularon las posiciones de las aves a partir de los registros lumínicos de aquellos individuos de los cuales se pudo recuperar el registrador: ocho machos en el 2001/2002, dos machos y tres hembras en el 2002/2003. Tanto los machos en las dos temporadas como las hembras se dirigieron hacia el Pasaje Drake y se alimentaron en esta área, entre y en los frentes Polar y Subantártico (Fig. 2). Los viajes de alimentación realizados durante la etapa de incubación fueron más largos en los machos 18 ± 4 días que en las hembras 13 ± 3 días (t=2,15, p=0,05). El esfuerzo de alimentación durante este periodo (teniendo en cuenta la distancia máxima alcanzada y el área total cubierta) no difirió entre machos y hembras. La distancia máxima alcanzada por los machos en promedio no difirió entre años (634,8 ± 227,7 km en la temporada reproductiva 2001/2002 y 516,5 ± 101,5 en la temporada reproductiva 2002/2003, Mann-Whitney U=8, p=0,16). Las hembras presentaron una distancia máxima promedio menor (330,9 ± 29,6 km) que no difirió con la distancia máxima de los machos durante la temporada reproductiva 2002/2003 (Mann-Whitney U =57, p=0,08). El área cubierta promedio por los machos en ambos años (354.061 ± 194.190km^2 en 2001 y 221.943 ± 61.262 km^2 en 2002), no difirió con el área cubierta por las hembras en 2002 (91.710 ± 28.528 km^2, Mann-Whitney U =38, p=0,4 y U=9, p=0,1 comparando machos en los dos años y machos y hembras en la temporada 2002, respectivamente).

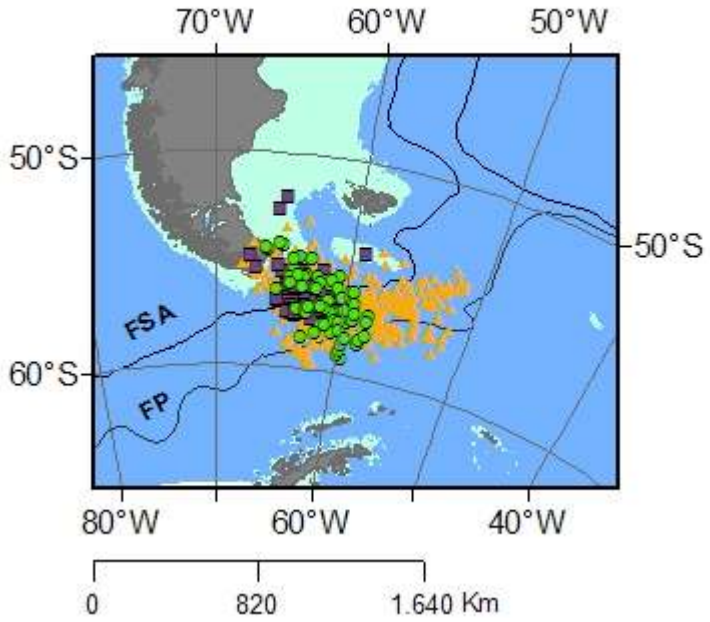


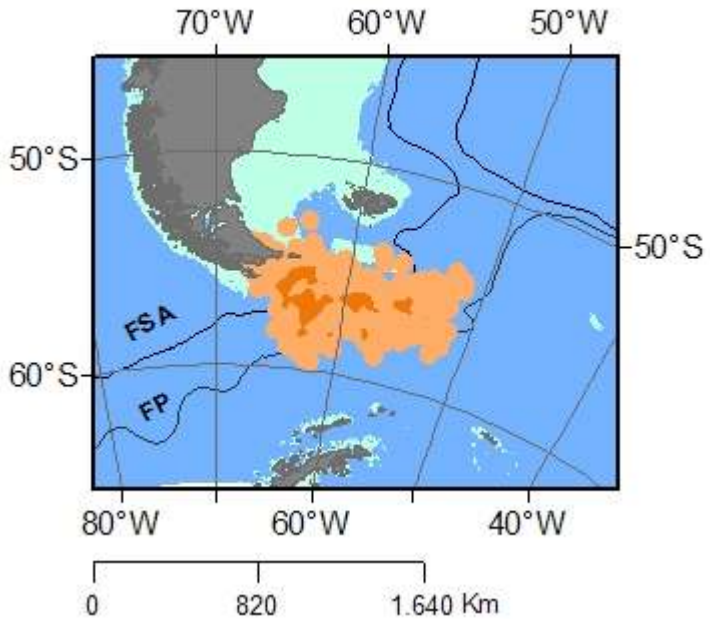
Figura 2. Posiciones de *Eudyptes chrysocome chrysocome* durante los viajes de alimentación en la etapa de incubación: machos 2001 (▲), machos 2002 (●) y hembras 2002 (■). FSA: Frente Subantártico, FP: Frente Polar.

Áreas de alimentación

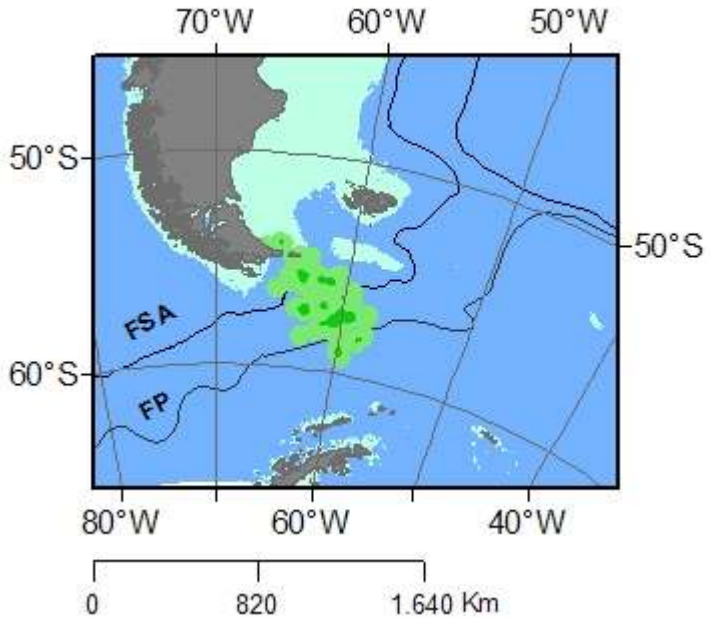
Los gráficos de contorno de la densidad de Kernel definen las áreas de mayor densidad en donde los pingüinos concentrarían sus actividades de alimentación (Fig. 3). Se definen dos áreas en base al análisis de kernel: las áreas de actividad, aquellas que contienen el 95% de las posiciones y el área de alimentación la cual engloba el 50% de las posiciones (*sensu* Wood et al. 2000, Hyrenbach et al. 2002). Las áreas de alimentación totales fueron de 94.748, 48.287 y 30.074 km^2 para los machos durante la temporada reproductiva 2001, los machos durante la temporada reproductiva 2002 y las hembras durante la temporada reproductiva 2002, respectivamente. La

superposición en las áreas de alimentación fue mayor para los machos en los dos años de estudio que comparando machos y hembras durante la temporada reproductiva 2002/2003. La superposición en las áreas de alimentación fue de 42.299 km^2 entre temporadas para los machos y de 7.059 km^2 entre machos y hembras en la temporada reproductiva 2002/2003, con un 45% del rango de los machos del 2001 superpuesto con los del 2002 y un 87% del rango de los machos del 2002 superpuestos al rango de los machos en el 2001. La superposición entre machos y hembras 2002 fue del 15% del rango de los machos superpuesto con el de las hembras y del 23% del de las hembras superpuesto con el de los machos.

a)



b)



c)

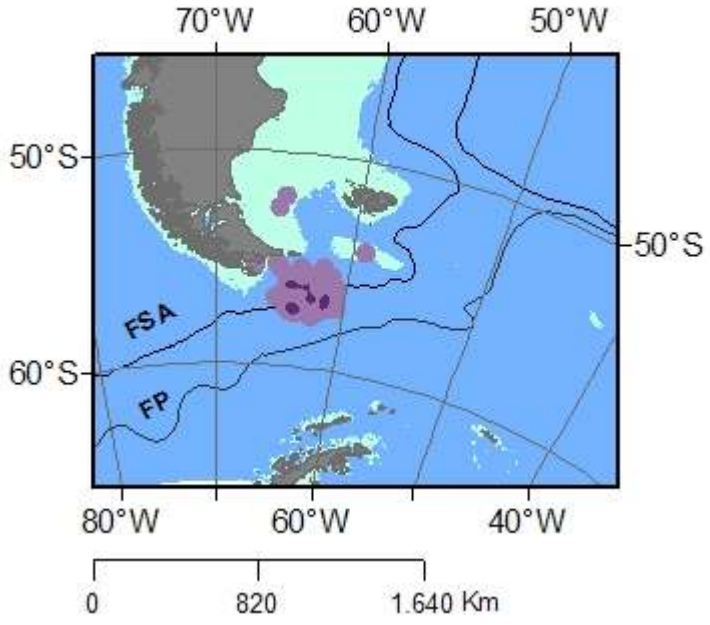


Figura 3. Contornos de densidad de la cantidad de tiempo que los machos en el 2001 (a), los machos en el 2002 (b) y las hembras de *Eudyptes chrysocome chrysocome* en el 2002 (c) permanecieron en el mar durante la etapa de incubación. Las densidades corresponden a dos contornos de densidad: 95% área de actividad (clara) y 50% área de alimentación (oscura).

Ambientes oceanográficos

Durante el periodo de incubación los pingüinos penacho amarillo de Isla de los Estados se alimentaron significativamente más en aguas pelágicas (profundidad: >3000 m), utilizando las aguas del talud, de la plataforma y costeras cercanas a la colonia como zonas de tránsito hacia las aguas profundas de la zona del Frente Polar (Fig. 4). No se encontraron diferencias en cuanto al dominio batimétrico utilizado por los machos entre las dos temporadas (años: $F_{1, 10}$=0,05, p=0,82; profundidad: $F_{3,10}$=47,1, p<0,01; años*prof: F=0,75, p=0,5) ni entre machos y hembras (sexo: $F_{1,5}$=0,4, p=0,5; profundidad: $F_{3,5}$=24,2, p<0,01; sexo*prof: F=0,5, p=0,6) en la temporada reproductiva 2002/2003.

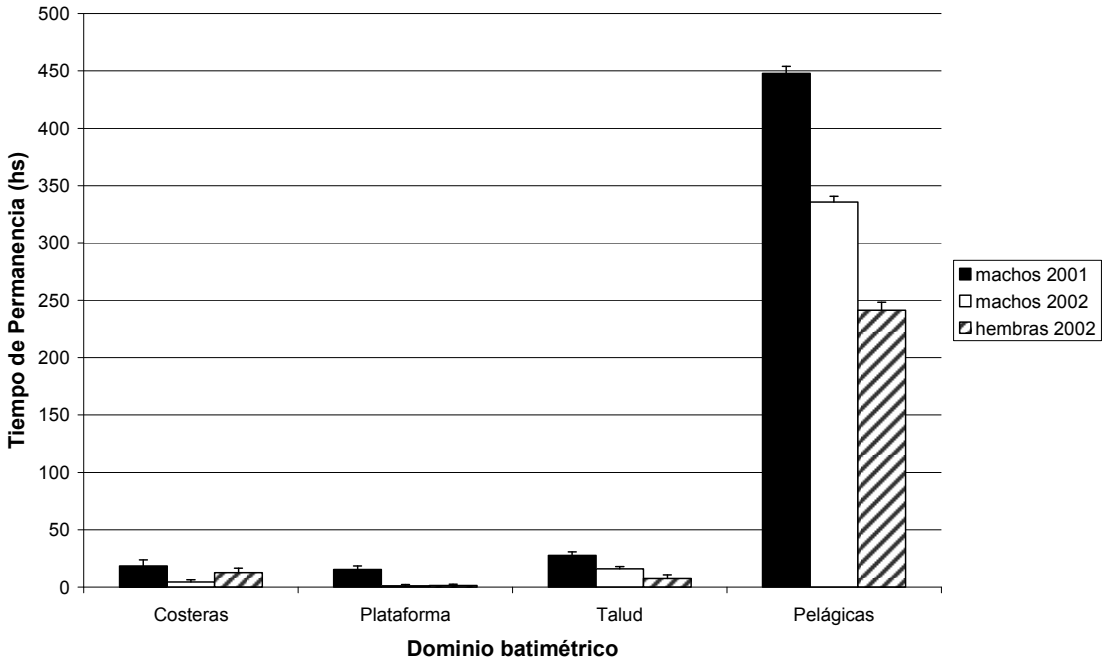


Figura 4. Tiempo de permanencia en el mar (media ± ds) en cada uno de los dominios batimétricos: machos en los dos años y hembras en el 2002.

Las aguas de la zona del Frente Polar, del Frente Polar y las aguas antárticas fueron las más utilizadas por los machos durante sus viajes de incubación y no hubo diferencias entre los años (año: $F_{1,10}$=0,6, p=0,4; zonas: $F_{4,10}$=16,9, p<0,01; año*zona: F=1,02, p=0,4; Fig.5). En la temporada reproductiva 2002/2003 se encontraron diferencias entre las masas de agua en donde se alimentaron machos y hembras durante sus viajes de incubación: ambos sexos se alimentaron en aguas de la zona del Frente Polar y en el Frente Polar, no obstante los machos permanecieron gran parte de su tiempo también en aguas antárticas (sexo: $F_{1,5}$= 8,29, p=0,01; zona $F_{4,5}$=18,45, p=<0,01; sexo*zona F=5,7, p=<0,01; Fig. 5).

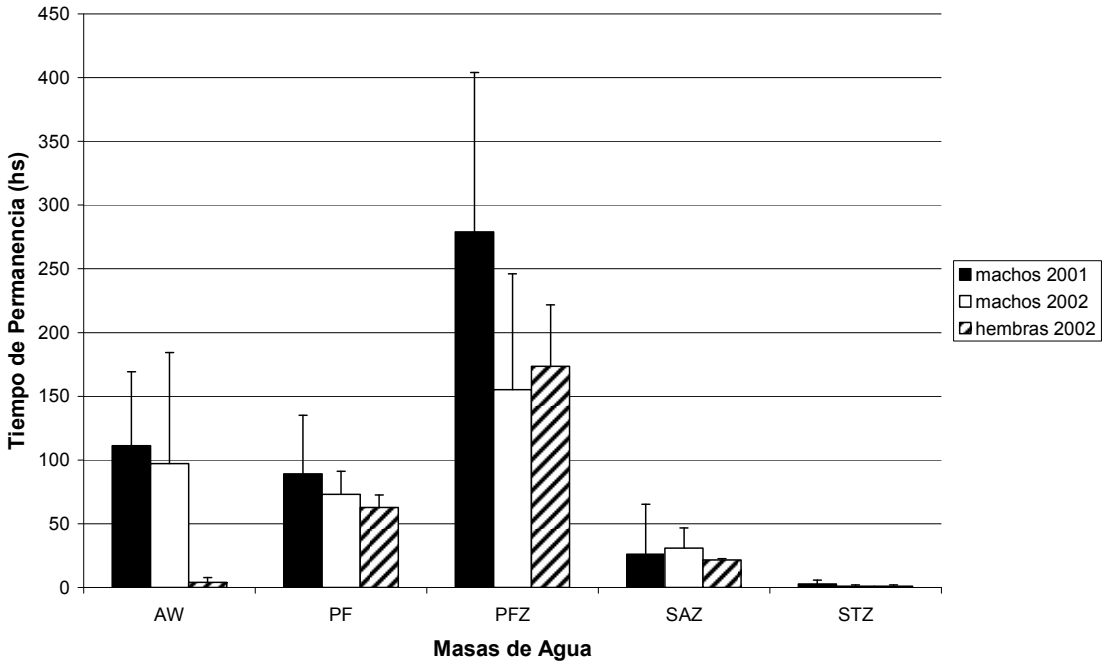


Figura 5. Tiempo de permanencia en el mar (media ± ds) en cada una de las masas de agua: machos en los dos años y hembras en el 2002. AW: aguas antárticas, PF: Frente Polar, PFZ: Zona del Frente Polar, SAZ: Zona Subantártica, STZ: Zona subtropical.

Las aguas utilizadas por los machos en ambas temporadas (años: $F_{1,10}$=3,63, p=0,06; clorofila: $F_{2,10}$=57,41, p<0,01; año*clorofila: F= 0,75, p=0,5) y por ambos sexos en la temporada 2002/2003 (sexo: $F_{1,5}$=0,87, p= 0,3; clorofila: $F_{2,5}$=33,6, p<0,01; sexo*clorofila: F= 0,19, p=0,9) pertenecieron a un régimen mesotrófico de productividad (Fig. 6).

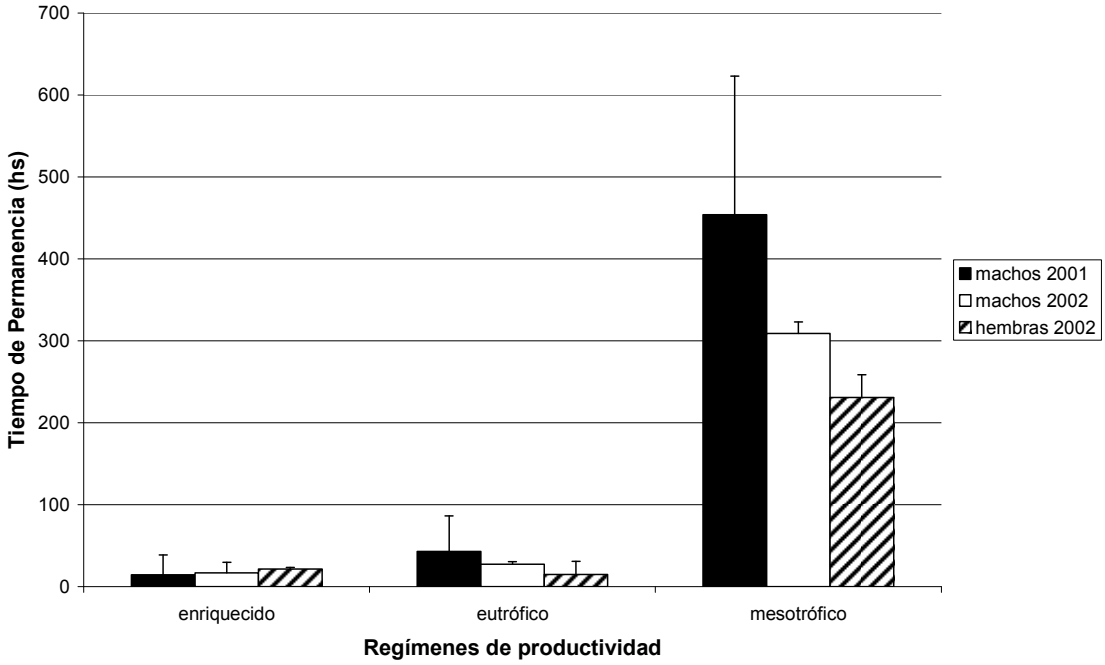


Figura 6. Tiempo de permanencia en el mar (media ± ds) en cada régimen de productividad: machos en los dos años y hembras en el 2002.

Comportamiento de buceo

Características de los viajes de alimentación durante la incubación

Se obtuvieron 116.800 buceos para todas las aves. Dado el bajo número de machos en la temporada 2002/2003 y que no se encontraron diferencias significativas en un primer análisis de los parámetros de buceos, los datos para

los machos se analizaron para los dos años en conjunto. El número de buceos promedio realizados por los machos durante cada viaje de alimentación fue mayor que en las hembras (Tabla 1) lo que es consistente con la mayor duración de esos viajes en machos. No obstante, la tasa de buceos (buceos/hora) fue significativamente mayor en las hembras que en los machos (Tabla1). En ambos sexos la frecuencia de buceos en función de la hora del día estuvo relacionada con el ciclo lumínico diario (Fig. 7). Tanto machos como hembras realizaron un menor número de buceos entre las 0:00 y las 3:00 h. En ambos, la frecuencia de buceos disminuyó entre las 12:00 y las 18:00 h, con máximos durante las horas de crepúsculo (Fig. 7).

	Machos	**Hembras**	**Prueba de t**	**p**
Número de aves	10	3		
Promedio de Buceos > 3 m (n)	9504 ± 1903	7235 ± 1061	2,64	<0,05
Buceos por hora (n)	18,1 ± 1,8	21,9 ± 1,6	-3,46	<0,05
Profundidad Media del Buceo (m)	28,4 ± 21,1	21,2 ± 19,1	4,46	<0,01
Duración Media del Buceo (s)	82,1 ± 26,87	61,5 ± 29,0	7,83	<0,01
Velocidad de descenso (m/s)	0,91 ±0,1	0,84 ± 0,08	1,83	0,1
Velocidad de ascenso (m/s)	0,84 ± 0,4	0,78 ± 0,4	-1,18	0,28
Buceos de alimentación > 5 m (%)	90,3 ± 4,6	70 ± 2,2	10,52	<0,01
Tiempo debajo del agua (%)	37,6 ± 4,0	31,7 ± 3,1	2,66	0,056
Tiempo en el Fondo (s)	29,8 ± 14,7	20,1 ± 12,7	7,86	<0,01
Eficiencia de Buceo	0,28 ± 0,1	0,24 ± 0,1	3,7	<0,05
DVT por hora debajo del agua (m/h)	1021 ± 156	919 ± 63	1,67	0,13

Tabla 1. Características promedio (± desvío estándar) de los viajes de alimentación y de los buceos durante la etapa de incubación de machos y hembras.

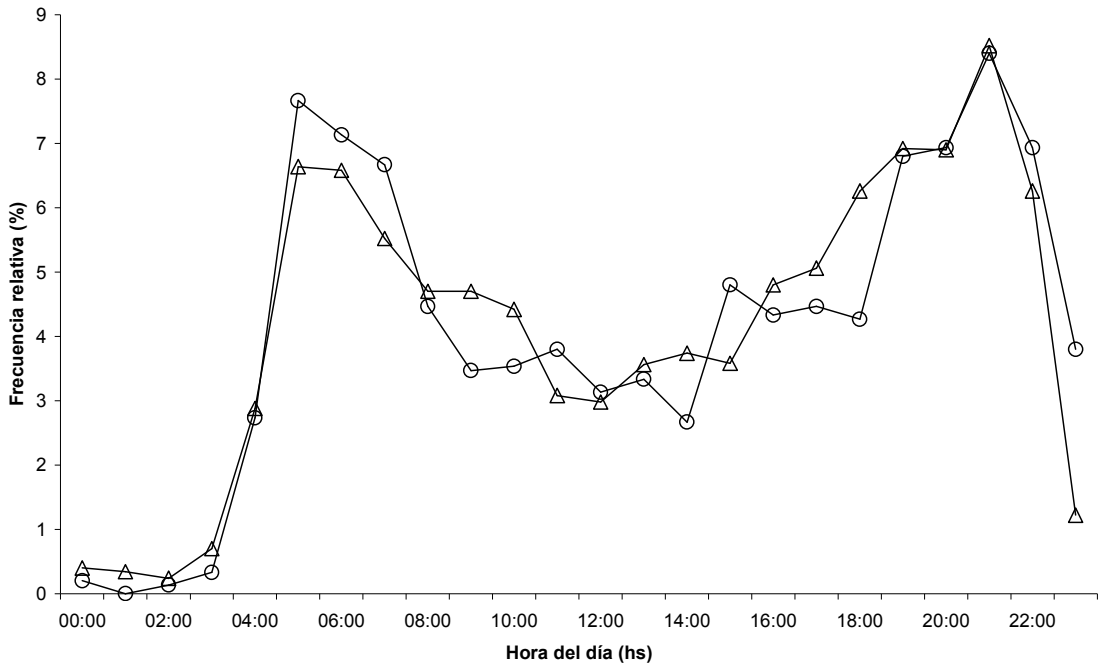


Figura 7. Distribución horaria de frecuencia de los buceos de los machos (▲) y las hembras (●) durante la etapa de incubación.

Características de los buceos

En los machos la duración máxima de los buceos fue de 185 s y la profundidad máxima alcanzada fue de 100,5 m mientras que en las hembras estos valores fueron de 160 s y 79 m, respectivamente. En promedio la profundidad máxima alcanzada en los buceos fue significativamente mayor en los machos que en las hembras (Tabla 1). En los machos el 50% de los buceos se realizó a menos de 20 m y el 80% a menos de 45 m presentando un pico a los 10 m y disminuyendo hasta los 100 m (Fig. 8). Las hembras presentaron un pico a los 5 metros con el 50% de los buceos realizados a menos de 10 m y el 80% a menos de 40 m (Fig. 8). Las profundidades máximas utilizadas en ambos sexos siguieron un ritmo circadiano (Fig. 9). En ambos sexos las profundidades utilizadas fueron más someras durante los períodos de oscuridad entre las 0:00 y las 5:00 h (Fig. 9).

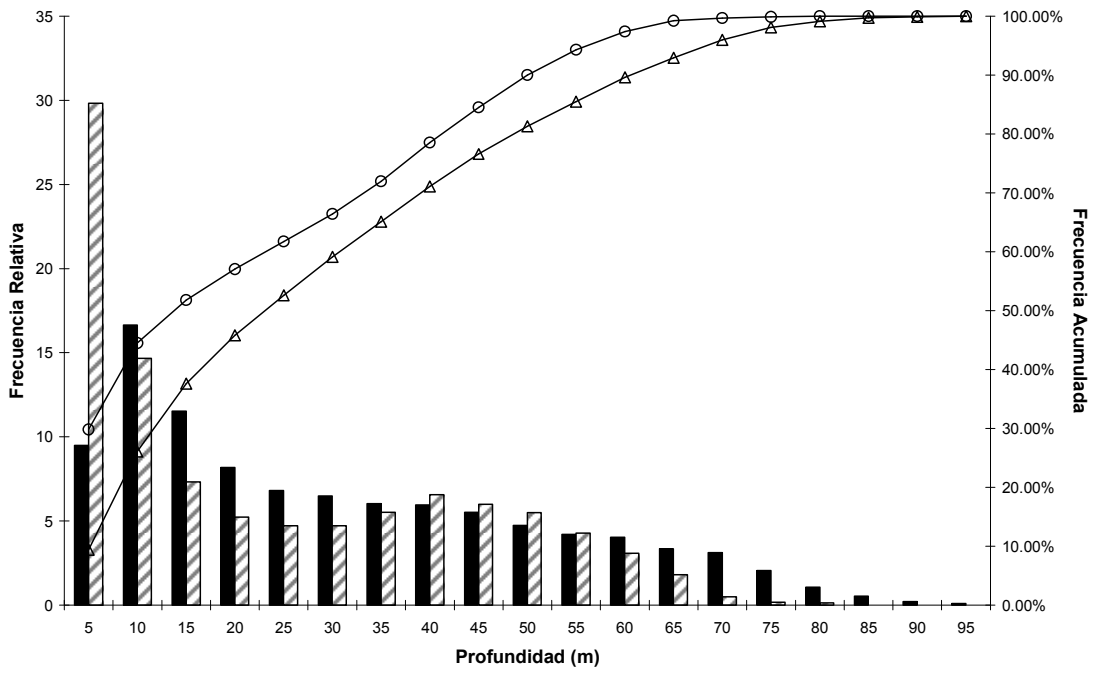


Figura 8. Frecuencia relativa y acumulada de las profundidades utilizadas por los machos (barras negras, línea con triángulos) y las hembras (barras rayadas y línea con círculos) en los buceos.

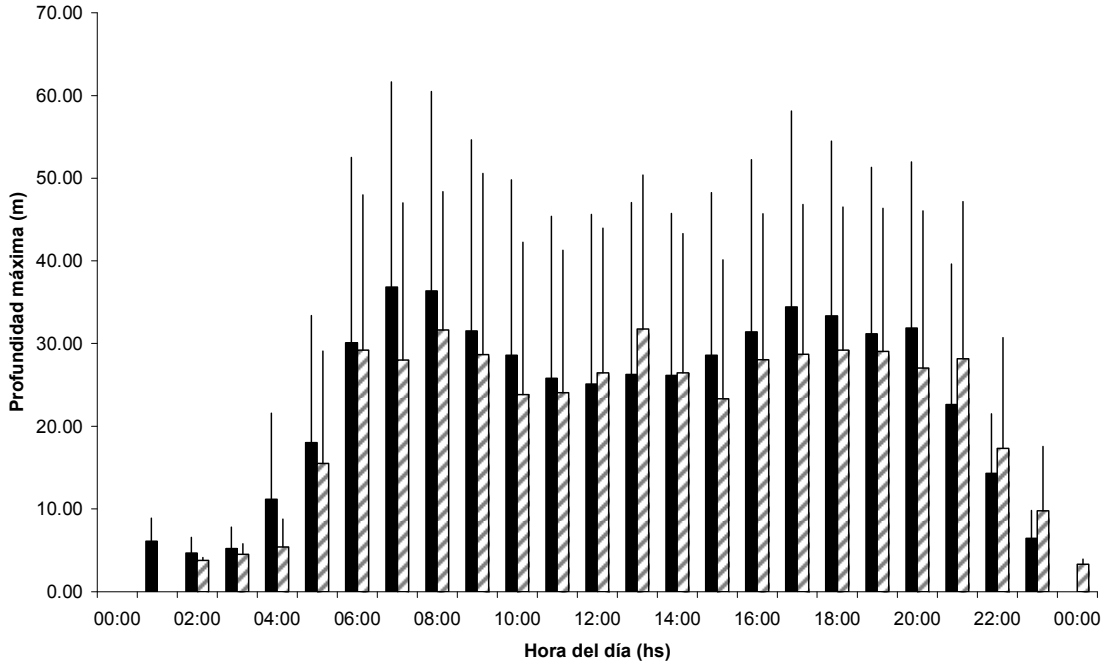


Figura 9. Profundidad (media + ds) utilizada por los machos (barras negras) y las hembras (barras rayadas) en relación a la hora del día.

En promedio la duración de los buceos fue significativamente mayor en los machos que en las hembras (Tabla 1). En los machos la distribución de frecuencia de las duraciones de los buceos mostró un pico a los 80 s, con el 50% de los buceos con una duración menor a 80 s y el 90% inferiores a 110 s (Fig. 10). Las hembras presentaron un patrón similar con un corrimiento hacia menores duraciones, el 50% de los buceos con una duración menor a 60 s y el 90% de los mismos menores a 100 s (Fig. 10). La duración de los buceos estuvo positivamente relacionada con la profundidad máxima alcanzada en los mismos (machos R^2=0,98, hembras R^2=0,96, ambas con $p<0.01$, Fig. 11).

La velocidad de descenso fue mayor que la de ascenso en ambos sexos (Tabla 1) y no se encontraron diferencias significativas en los valores medios de estas tasas entre sexos.

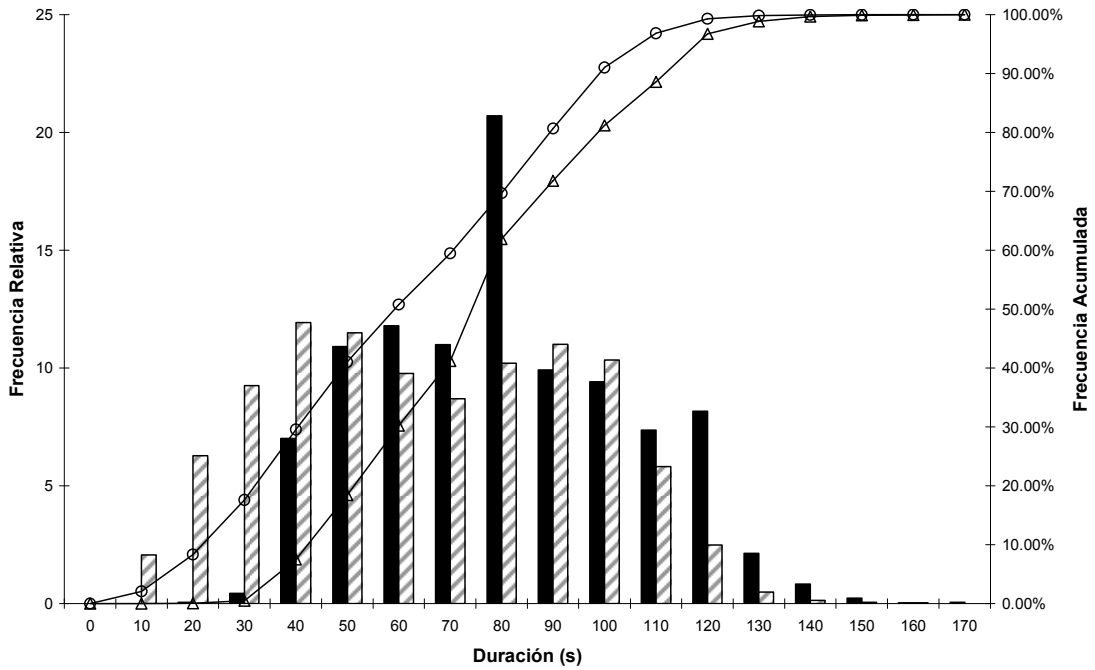


Figura 10. Frecuencia relativa y acumulada de la duración de los buceos en los machos (barras negras, líneas con triángulos) y las hembras (barras rayadas y líneas con círculos).

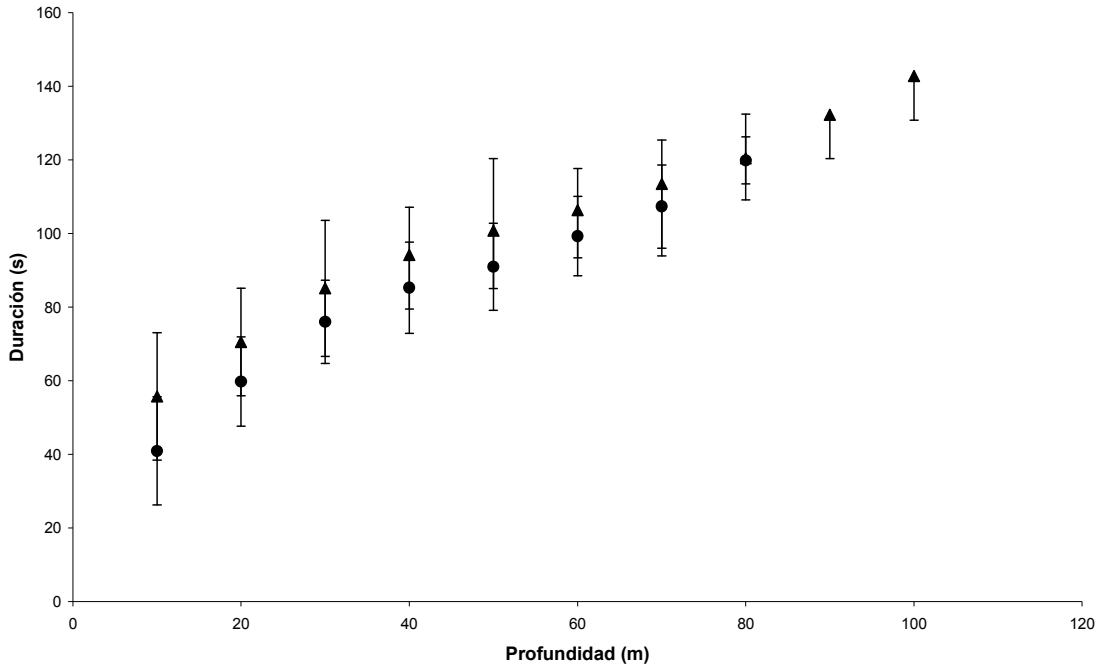


Figura 11. Duración del buceo en función de la profundidad máxima del mismo para los machos (▲) y las hembras (●) (medias ± ds).

Esfuerzo de alimentación

El porcentaje de buceos de alimentación (> 5 m) fue significativamente mayor en los machos que en las hembras (Tabla 1). Los machos permanecieron en promedio mayor tiempo debajo del agua durante sus viajes de incubación que las hembras, aunque la diferencia no fue significativa (Tabla 1). El tiempo de permanencia en la fase de fondo del buceo fue significativamente mayor en los machos que en las hembras (Tabla 1). Los machos presentaron un máximo a los 35 s de tiempo en el fondo presentando el 90% de los buceos un tiempo en el fondo menor a 40 s, mientras que las hembras presentaron un pico a los 20 s y el 90% de los buceos con un tiempo menor a 35 s. En promedio la eficiencia de buceo fue significativamente mayor en los machos que en las hembras (Tabla 1). No obstante, hasta los 65 m de

profundidad el gran desvío estándar hace que los valores de eficiencia se solapen entre sexos, la eficiencia máxima fue alcanzada a los 15 m en las hembras y a los 20 m en los machos (Fig. 12). Teniendo en cuenta sólo los intervalos posteriores al buceo menores a 210 s, el promedio del intervalo post-buceo en ambos sexos fue de 35 ± 65 s, con un pico a los 20 s y el 90% de los mismos menores a 60 s y 50 s en los machos y hembras, respectivamente. No obstante, se encontraron intervalos post-buceo más extensos en promedio de 2 horas (rango 17 min. – 5 horas) tanto en machos como en hembras. Examinando en detalle los viajes individuales se observó que durante esos intervalos extensos los animales se encontraban en la superficie del agua, realizando algunos buceos pero menores a 3 m. La distancia vertical total recorrida (DVT) por hora no difirió significativamente entre machos y hembras (Tabla 1).

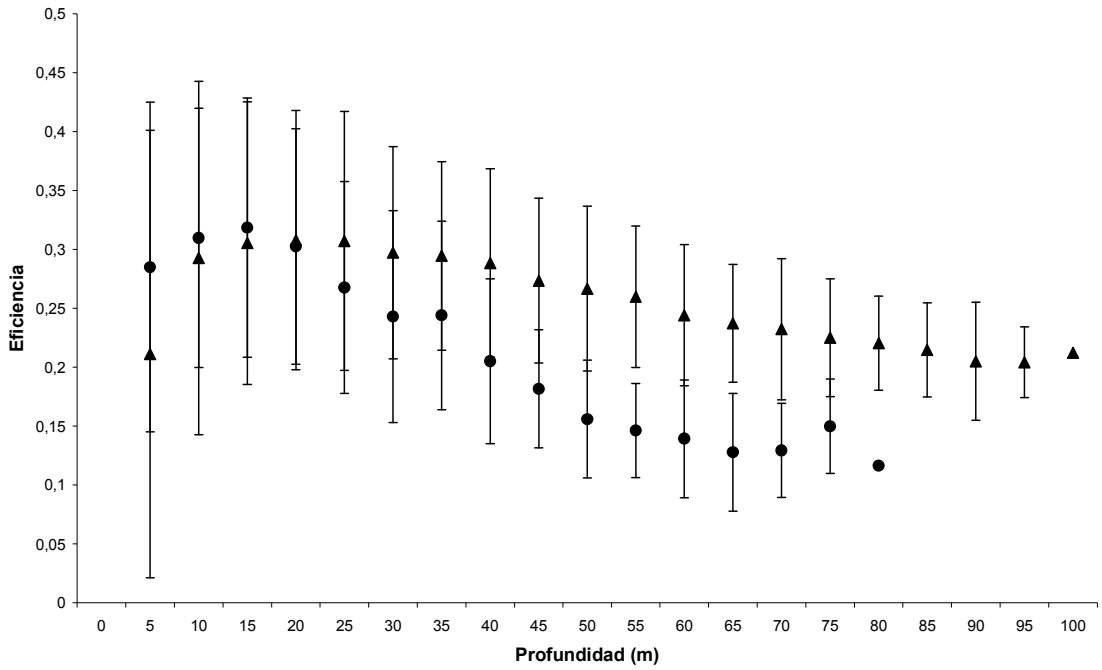


Figura 12. Eficiencia del buceo en relación a la profundidad máxima del mismo para los machos (▲) y las hembras (●) (medias ± ds).

Discusión

Es conocido que la etapa de incubación es un momento crítico del ciclo reproductivo de las aves. La decisión, para un ave, entre continuar la incubación o dejar su nido para alimentarse, usualmente está subordinada al relevo por parte de la pareja. El retraso de alguno de los padres en el relevo o una inadecuada condición física del ave que incuba aportan un factor de riesgo para el éxito reproductivo (González-Solís et al. 2000). Los viajes de alimentación en esta etapa son importantes para que el ave se recupere luego de un largo ayuno y/o para prepararse para un próximo ayuno debido a las diferentes obligaciones parentales. Los resultados obtenidos en este estudio proveen información valiosa acerca del comportamiento de alimentación de los pingüinos durante la etapa de incubación.

Áreas de alimentación y variación interanual

Los pingüinos penacho amarillo de Isla de los Estados de ambos sexos se desplazan lejos de la colonia en dirección sudeste hacia la Zona del Frente Polar. Los machos, realizando viajes más extensos, permanecieron más tiempo dentro de esta zona que las hembras (incluyendo el límite sur de la Zona del Frente Polar), y ambos pasaron periodos extensos en el Frente Subantártico, (según las posiciones de los frentes definidas por Orsi et al. 1995). Como se mencionó en el Capítulo II los frentes y en particular el Frente Polar tienen implicancias biológicas importantes, observándose en su entorno, una alta productividad y organismos de distintos niveles de la cadena trófica (Pereira Brandini et al. 2000, Moore & Abbot 2002, Smetacek et al. 2002, Dubischar et al. 2002).

Las áreas de alimentación y las características de los viajes fueron muy similares durante la etapa de incubación en los dos años de estudio. Sería esperable que la variación en las áreas de alimentación refleje principalmente un cambio en la disponibilidad de presas. Por tanto, al no haber encontrado diferencias en los rangos de alimentación se sugiere que la disponibilidad de macrozooplancton fue similar durante la etapa de incubación en los dos años de estudio.

Diferencias entre sexos y comparación con otras etapas del ciclo reproductivo y con otras especies

Áreas de Alimentación

El esfuerzo de alimentación en términos de duración del viaje durante esta etapa fue mayor en los machos que en las hembras, lo que podría deberse a que los machos deben, por un lado, ayunar por un periodo prolongado (el último turno de incubación) luego de su viaje y, por otro lado, atender al pichón desde la eclosión hasta los 20 días de vida. No obstante, si bien las obligaciones parentales en otras especies del género y otras subespecies de pingüino penacho amarillo, son las mismas que en la subespecie *chrysocome*, se ha registrado que la duración de los viajes durante esta etapa, es diferente. En efecto, en la Isla Macquarie los machos y hembras de la subespecie del este *E. c. filholi* realizan viajes de 10 y 13 días, respectivamente, durante la etapa de incubación, mientras que en el pingüino real *E. schelegeli* tanto machos como hembras realizan viajes de 19 días en promedio durante la etapa de incubación (Hull 1999b). Por su parte, en el

pingüino Macaroni *E. chrysolophus* de las Islas Georgias del Sur los machos y las hembras realizan viajes de 12,7 y 11,1 días, respectivamente (Williams & Croxall 1991). Por último, en las Islas Malvinas los machos de la subespecie del sur de penacho amarillo realizan viajes de 19 días en promedio (Pütz et al. 2003a). La duración de los viajes de las hembras son similares. Sin embargo, existen diferencias en la duración de los viajes de los machos, en particular con el pingüino penacho amarillo del este de la Isla Macquarie. Una característica en común en todas estas especies es que los animales se alimentan en la Zona del Frente Polar durante el periodo de incubación. Así, las diferencias en la duración de los viajes podrían explicarse por la distancia de la colonia a esta zona. En todos los casos es plausible esta explicación con excepción de los extensos viajes observados en el pingüino real (Hull 1999b).

La etapa de incubación es el único momento dentro del periodo reproductivo donde los pingüinos pueden permanecer durante periodos prolongados en el mar y por tanto recorrer grandes distancias, ya que en otras etapas están restringidos en su distribución por la necesidad de proveer de alimento regularmente al pichón. Esta es una diferencia fundamental con respecto al rango de alimentación durante la etapa de cuidado temprano, durante la cual los animales están confinados a las aguas de la plataforma y del talud en las cercanías de Isla de los Estados (Capítulo V).

Comportamiento de buceo

Se encontraron diferencias en el comportamiento de buceo entre los pingüinos machos y hembras. Las diferencias entre sexos eran esperables en esta especie dimórfica que presenta obligaciones parentales diferentes durante

la etapa de cuidado temprano. En promedio la profundidad máxima alcanzada fue mayor en los machos que en las hembras. No obstante, el rango de las profundidades utilizadas en ambos sexos corresponden a la misma zona en la columna de agua y el uso de la misma en función de la hora del día es similar en machos y hembras. Esto sugiere que ambos sexos se alimentan de los mismos ítems presas. Durante la etapa de cuidado del pichón los pingüinos penacho amarillo se alimentan de una gran variedad de macrozooplancton: crustáceos, cefalópodos y larvas y juveniles de peces (Capítulo IV de esta tesis), pero se desconoce la dieta durante la etapa de incubación. Los mictófidos y los cefalópodos son característicos de la Zona del Frente Polar (Hulley 1981, Rodhouse et al. 1996) y podrían conformar la dieta de ambos sexos durante esta etapa. Dado que, tanto los cefalópodos como los mictófidos, presentan migraciones verticales en la columna de agua (Mouat et al. 2001, Robison 2005), el comportamiento de buceo observado (patrón de profundidades utilizadas y buceos en relación a la hora del día) serían consistentes con la migración diaria vertical de esos recursos.

Los machos realizaron buceos más extensos que las hembras lo que puede atribuirse al dimorfismo sexual (Kooyman 1989). Del mismo modo, tanto el menor tiempo en el fondo como la menor eficiencia que presentaron las hembras estarían relacionadas con la restricción fisiológica respecto a la duración máxima del buceo debida a la capacidad aeróbica. Asimismo, no se encontraron diferencias en las velocidades de descenso y ascenso de los buceos lo que es característico del modo de alimentación respecto a las presas consumidas.

Por otro lado, la mayor proporción de buceos de alimentación (> 5m) observados en los machos podría estar relacionada a las diferentes obligaciones parentales, por lo mencionado anteriormente. Sin embargo, no se encontraron diferencias entre sexos en la proporción del tiempo debajo del agua ni en la distancia vertical recorrida por hora. Esto podría explicarse dado la mayor tasa de buceo que presentaron las hembras.

Se observa una marcada diferencia entre el comportamiento de buceo de las hembras durante la etapa de cuidado temprano (Capítulo V de esta tesis, Schiavini & Raya Rey 2004) con respecto a la etapa de incubación en Isla de los Estados. En general, las hembras durante la etapa de cuidado temprano se alimentan con un mayor esfuerzo (32,7 buceos/hora, permanecen un 69% del tiempo del viaje debajo del agua y la distancia vertical recorrida es de 2639 m). Esto es de esperar teniendo en cuenta que durante la etapa de cuidado temprano las hembras se encuentran restringidas en el tiempo dado la necesidad de proveer al pichón con alimento de manera regular. Los parámetros del buceo tales como duración, profundidad máxima, tasas de ascenso y descenso como el tiempo en el fondo son similares en ambos períodos y las pequeñas diferencias observadas pueden atribuirse a un cambio en la distribución de las presas en las cuales se alimentan en cada período.

La ocurrencia de diferencias sexuales en el comportamiento de alimentación parece ser variable entre las diferentes especies de pingüinos. No se han encontrado diferencias en el pingüino papúa (*Pyogoscelis papua*, Croxall et al. 1988), en el pingüino ojos amarillos (*Megadyptes antipodes*, Seddon & van Heezik 1990), en el pingüino real o en el pingüino penacho amarillo del este (Hull 2000). En contraposición, el pingüino enano (*Eudyptula*

minor, Bethge et al. 1997), el pingüino emperador (*Aptenodytes forsteri*, Wienecke & Robertson 1997), el pingüino de Humboldt (*Spheniscus humboldti*, Taylor et al. 2002), el pingüino adelia (*Pygoscelis adeliae*, Chappell et al. 1993 y Clarke et al. 1998) y el pingüino Macaroni (Barlow & Croxall, 2002) presentan diferencias significativas entre machos y hembras en las profundidades utilizadas, duración del buceo, frecuencia del buceo, velocidad de natación, gasto energético, duración del viaje, áreas de alimentación y/o dieta. En la mayoría de los ejemplos en donde se ha encontrado algún grado de segregación sexual en el comportamiento de alimentación, ésta fue atribuida principalmente al dimorfismo sexual. Las diferencias encontradas y atribuidas a una diferenciación en las tareas durante la etapa de cuidado del pichón fueron también observadas en otro pingüino crestado, el pingüino Macaroni (Barlow & Croxall 2002). Asimismo, en el pingüino adelia, donde se observaron diferencias, si bien ambos sexos comparten las tareas durante la etapa de cuidado del pichón, se observó que los machos permanecen más tiempo con los pichones, realizando en consecuencia viajes más cortos, lo que ha sido atribuido a una diferenciación en los roles parentales (Clarke et al. 1998).

El comportamiento de buceo durante la etapa de incubación en los pingüinos crestados ha sido poco estudiado. En el estudio sobre el pingüino penacho amarillo del este (Hull 2000) los datos para las hembras y los machos han sido promediados y se tuvieron en cuenta sólo los buceos mayores a 6 m por lo que es difícil realizar comparaciones. No obstante, se observó al igual que en este estudio un patrón circadiano en la frecuencia de buceo y la utilización de profundidades someras durante el período nocturno. En las Islas Malvinas ha sido estudiado el comportamiento de buceo durante la etapa de

incubación sólo para los machos (Pütz et al. en prensa). La duración media de los buceos, tiempo en el fondo y eficiencia de los machos de las Islas Malvinas son similares con los datos de los machos de este estudio. La diferencia en profundidad, distancia vertical recorrida y velocidades de ascenso y descenso pueden deberse a diferencias en las áreas de alimentación que ambos utilizan durante este período. A diferencia de los machos de la Isla de los Estados, los pingüinos de las Islas Malvinas utilizan aguas de la plataforma continental y del talud para alimentarse durante este período, con profundidades más someras y alejándose menos de la colonia (Pütz et al. enviado). Asimismo, en ese estudio se evaluó el comportamiento de buceo de las hembras de las Islas Malvinas durante la etapa de cuidado temprano, en donde también se observa un mayor esfuerzo de alimentación. Los datos son similares a los de las hembras de Isla de los Estados y a los de las hembras del pingüino penacho amarillo del norte (*Eudptes chrysocome moseleyi*) y del este (Tremblay & Cherel 2003, Schiavini & Raya Rey 2004) atribuyendo las diferencias observadas a la distribución espacial y temporal de las especies presas en las diferentes áreas de alimentación.

En conclusión este estudio confirma la plasticidad fenotípica sugerida por Tremblay & Cherel (2003) teniendo en cuenta las áreas de alimentación. Más aún se extiende esta plasticidad fenotípica en función de la etapa dentro del ciclo reproductivo.

Capítulo VII: Dispersión postreproductiva de *Eudyptes chrysocome chrysocome* de Isla de los Estados

Métodos

Colocación de instrumentos

Los pingüinos penacho amarillo fueron equipados el 21 y 22 de marzo de 2002 (n = 9) y 2003 (n = 15) con transmisores satelitales en su colonia de nidificación de Punta Tello luego de que completaran la muda. Luego de su captura los pingüinos fueron pesados (peso medio de las hembras: 1,8 ± 0,3 kg; peso medio de los machos: 2,1 ± 0,2 kg) y se midieron las dimensiones del pico para determinar el sexo (Hull 1996). Los transmisores satelitales fueron colocados en la línea media del dorso del animal cerca de la cola sin obstruir la glándula del aceite utilizando cinta Tesa y pegamento de neoprene de dos componentes (Deutsche Schlauchbootfabrik, Eschershausen, Alemania) de acuerdo al método descripto por Wilson et al. (1997a). Los transmisores fueron luego cubiertos por una delgada capa de pegamento de contacto rápido (Loctite® 3430, Loctite Deutschland GmbH, München, Alemania) para prevenir que las aves remuevan la cinta con sus picos. Todo el procedimiento demoró unos 20 minutos por ave.

Transmisores satelitales: características generales

Se utilizaron transmisores satelitales KiwiSat 101 (Sirtrack) de forma hidrodinámica cuyas dimensiones son 130 x 35 x 20 mm y se encuentran embebidos en una resina epoxi siguiendo las recomendaciones de Bannasch et al. (1994). Los transmisores satelitales llevan dos baterías AA de litio y pesan aproximadamente 100 g, el equivalente al 5% de la masa promedio de un

pingüino penacho amarillo luego de la muda (2,0 ± 0,2 kg). Para reducir el efecto de rozamiento (Wilson et al. 2004), la antena flexible se dispuso con un ángulo de 45° y sus dimensiones son 170 mm de largo y 3 mm de diámetro.

Para disminuir la energía utilizada por los transmisores satelitales y prolongar su período de funcionamiento, se los programó para transmitir con un periodo de 6 hs encendido y 18 hs apagado con una repetición de señal cada 60 segundos. Además, todos los equipos estaban provistos de un sensor de agua salada para evitar que la señal fuera transmitida debajo del agua, sin poder ser captada por el satélite. Todos los transmisores fueron encendidos a las 22:00 hs hora local (= GMT - 3 hrs). El número medio de posiciones obtenidas por periodo de encendido fue de 12,3 ± 4,3. Los datos de posición se obtuvieron a través de la empresa Argos (CLS, Toulouse, Francia) y fueron clasificados de acuerdo a su calidad, donde las clases de posiciones 0, 1, 2 y 3 representan precisiones de > 1 km, < 1 km, < 350 m y < 150 m, respectivamente (Argos 1996).

Datos oceanográficos

Para determinar las características oceanográficas y ambientales de las áreas de alimentación de los pingüinos durante la dispersión invernal se utilizaron imágenes de composición semanal de radiometría avanzada de muy alta resolución (AVHRR) de temperatura superficial del mar (SST) y color del océano (clorofila a (chla)). Los datos de SST (4,5 km de resolución) utilizados fueron un producto de MODIS Ocean NASA para ambos años. Los datos de chla utilizados en el 2002 fueron SeaWIFS (9 km de resolución) y producto MODIS Ocean NASA (4,5 km de resolución) en el 2003. Se utilizaron imágenes

de promedio histórico de climatología (SST: datos NOAA Pathfinder 5 km de resolución, promedios mensuales entre 1985 y 2003; chla: datos SeaWIFS 9 km de resolución, promedios mensuales entre 1998 y 2004) para evaluar la variabilidad temporal. Los frentes oceánicos fueron identificados utilizando análisis de gradiente, se definió un gradiente fuerte cuando la temperatura variaba más de 1,35º C dentro de un área de 30 x 15 km, siguiendo la aproximación de Moore et al. (1997).

Los datos topográficos se obtuvieron de ETOPO con una resolución espacial de 2 minutos (latitud y longitud). El régimen batimétrico se dividió de la siguiente forma: aguas de la plataforma (< 200 m de profundidad), aguas del talud (200- 2000 m) y oceánicas (> 2000 m).

Análisis de los datos y espacial

Todas las imágenes fueron analizadas utilizando el Sistema de Información Geográfica ArcGis 9.1 y proyectadas en una proyección Lambert de áreas iguales del Polo Sur. Los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa Minitab.

Para cada año y cada mes se confeccionaron los contornos de las densidades para todos los pingüinos y así caracterizar la distribución espacial. Se calcularon las áreas de actividad y alimentación mediante la confección de grillas combinadas utilizando la función de densidad de kernel con la extensión Análisis Espacial del ArcGis 9.1 con un radio de búsqueda de 50 km (5000 km^2) y un tamaño de celda de 5 km^2. Se dividieron las grillas de densidad de kernel en cuatro regiones correspondientes a los porcentajes del 5, 25, 50 y 95% de la estimación de la densidad según las posiciones, donde el 95% es el

área menos utilizada (actividad) y las áreas que engloban el 5, 25 y 50% las de mayor densidad (alimentación). Estas grillas de kernel fueron convertidas en polígonos para las diferentes categorías a fin de realizar los análisis posteriores. Para caracterizar la distribución espacial de las aves en función de los parámetros oceanográficos los polígonos de kernel se superpusieron con las imágenes de SST, chla y batimetría y se calculó el valor medio y el desvío estándar de cada parámetro oceanográfico para cada polígono de kernel. El mismo procedimiento se realizó utilizando las imágenes de parámetros oceanográficos de promedios históricos superponiendo las mismas a los polígonos de kernel mensuales. Se compararon los valores medios de SST y chla en las áreas invernales en el año de los seguimientos con los promedios históricos para cada parámetro utilizando prueba de t pareada. No obstante, los resultados de este análisis deben tomarse con cautela dado que los años en los que se realizó el estudio están incluidos dentro de los promedios históricos. Los análisis de distribución temporal (mensual) y espacial (% de kernel) dentro de cada año y entre años se realizaron mediante un ANOVA jerárquico de medidas repetidas. Las pruebas para los efectos de año y mes se basaron en los residuos de la variación entre mapas (variación entre las medias en la partición año x mes y su contribución para los años y los meses). Las pruebas para los efectos del kernel y sus interacciones con los años y los meses se realizaron utilizando los residuos para la variación dentro de los mapas (cada combinación año x mes se dividió en la contribución de los polígonos de kernel, años, meses y sus interacciones). Asimismo, la variación entre los kernel y los meses se descompuso en sus componentes lineales y no lineales. Debido al amplio rango de las medias de batimetría estos datos fueron transformados con

una transformación logarítmica.

Se evaluó si las áreas de alimentación se encontraban en zonas de gradientes pronunciados de SST, característicos de zonas de frentes. Los polígonos de kernel mensuales fueron superpuestos a las imágenes de gradientes y se contabilizó el número de celdas con gradientes dentro de cada polígono y se estimó el porcentaje de las mismas en función del número total de celdas en cada polígono.

Comparación con los movimientos post-reproductivos de los animales de las Islas Malvinas

Para evaluar el modelo de Hinterland (Cairns 1989) se superpusieron los polígonos de densidad de kernel del 95 % de los individuos de las Islas Malvinas y los de la Isla de los Estados durante el periodo post-reproductivo. Los datos utilizados para los individuos de las Islas Malvinas son los datos de base de Pütz et al. (2002b) provistos por el autor para realizar esta comparación. Se utilizó la extensión Análisis Espacial del programa ArcGis 9.1 para tal fin y se calculó el índice de superposición.

Resultados

Seguimiento satelital

El número promedio de posiciones recibidas por día fue de 12,3 ± 4,3. Se obtuvieron posiciones de los pingüinos equipados con transmisores satelitales por un período de entre 9 y 121 días en el 2002 y de entre 6 y 146 días en el 2003, correspondiendo a parte de la migración postreproductiva. En general, el área de dispersión invernal se extendió desde los 50º S al oeste de las Islas Malvinas hasta los 62º S al norte de las Islas Shetland del Sur, y

desde los 92º W en el Pacífico hasta los 49º W en el Arco de Scotia. La distancia máxima promedio alcanzada desde la colonia fue de 615 ± 548 km en el 2002 y 338 ± 217 km en el 2003. En la Tabla 1 se muestran los datos obtenidos para cada ave y la cantidad de posiciones y aves por mes en la Tabla 2. La distancia promedio mínima cubierta fue de 1.972 ± 1.752 km y 1.440 ± 1.211 km, desplazándose a una velocidad media de viaje de 3,1 ± 0,9 km/h y 2,8 ± 1,1 km/h en el 2002 y 2003, respectivamente. El área total cubierta (mínimo polígono convexo englobando todas las posiciones) fue de 839.111 km^2 en el 2002 y de 625.805 km^2 en el 2003 (25% menor). Asimismo, las aves concentraron sus actividades (basada en el 50% de la densidad de posiciones mediante el análisis de kernel) en un área mayor en el 2002 (33.386 km^2) comparado con el 2003 (14.790 km^2). Más aún, los pingüinos en el 2002 no sólo utilizaron un área más grande sino que utilizaron más áreas (seis áreas de alimentación en el 2002 y sólo dos en el 2003, Fig. 1 y 2).

Pingüino	Sexo	Comienzo migración	Período de transmisión	Máxima distancia a la colonia	Mínima distancia cubierta	Velocidad media ± ds
			(días)	(km)	(km)	(km/h)
1	M	23.04.02	59	2006	3509	3,4 ± 1,7
2	H	24.03.02	9	429	596	4,0 ± 1,3
3	M	24.03.02	10	339	453	3,3 ± 1,6
4	M	24.03.02	82	394	2514	2,3 ± 1,6
5	M	24.03.02	121	411	4064	2,9 ± 2,0
6	M	24.03.02	120	863	4764	4,0 ± 2,3
7	M	25.03.02	9	397	644	4,8 ± 2,1
8	H	25.03.02	14	434	749	4,3 ± 2,4
9	H	26.03.02	17	260	459	1,9 ± 1,1
10	H	21.03.03	44	1020	2304	4,6 ± 2,8
11	M	22.03.03	10	400	511	4,4 ± 1,6
12	M	22.03.03	91	170	1662	1,6 ± 1,8
13	M	22.03.03	32	206	1016	2,5 ± 1,9
14	M	22.03.03	61	143	1420	2,0 ± 1,5
15	H	22.03.03	35	253	621	1,5 ± 1,3
16	M	22.03.03	146	537	5281	3,4 ± 2,1
17	H	23.03.03	12	329	531	3,8 ± 1,2
18	M	23.03.03	6	229	251	4,6 ± 2,1
19	M	23.03.03	12	316	483	4,0 ± 1,9
20	H	23.03.03	59	334	1342	1,9 ± 1,8
21	H	23.03.03	69	344	1587	1,9 ± 1,5
22	H	23.03.03	61	173	1731	2,3 ± 1,9
23	H	23.03.03	68	403	1399	2,1 ± 1,9
24	H	24.03.03	53	218	1462	2,2 ± 1,7

Tabla 1. Parámetros obtenidos de los transmisores satelitales colocados en los pingüinos penacho amarillo de Isla de los Estados. La distancia mínima cubierta es la suma de todas las distancias entre posiciones consecutivas, las velocidades se calcularon teniendo en cuenta el tiempo debajo del agua entre posiciones.

año		marzo	abril	mayo	junio	julio	agosto
2002	aves	9	9	4	4	2	
	posiciones	774	1286	1015	812	365	
2003	aves	15	14	9	3	1	1
	posiciones	1749	3654	2205	478	305	67

Tabla 2. Número de aves y posiciones por mes durante la dispersión invernal en los dos años de estudio.

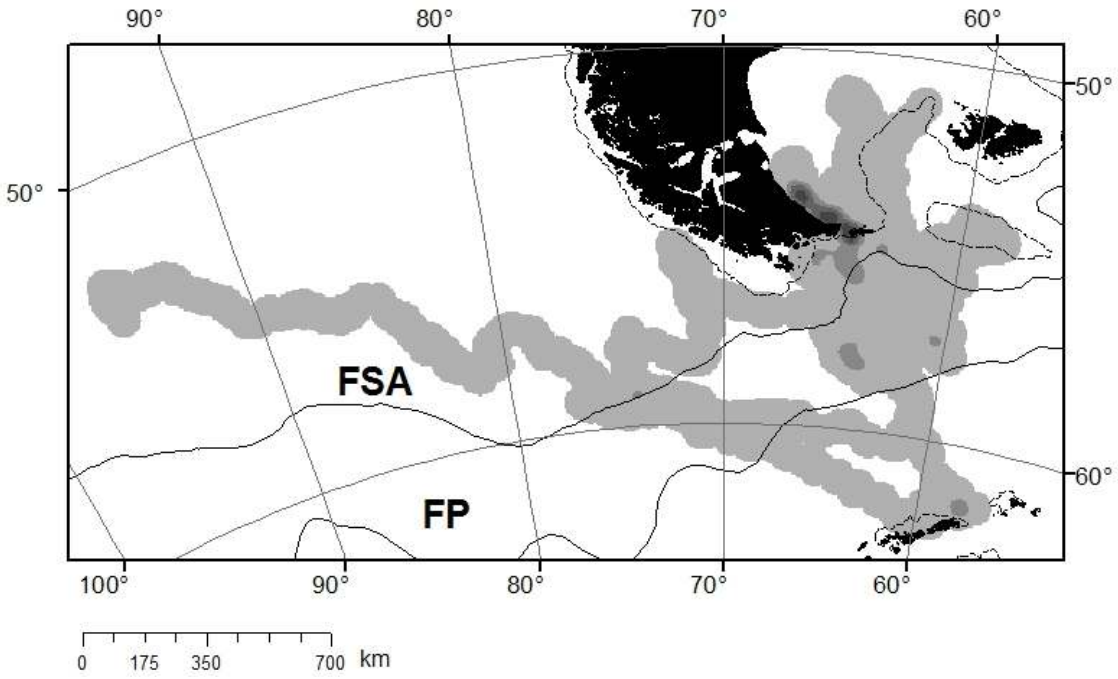


Figura 1. Contornos de densidad de kernel de los pingüinos penacho amarillo durante la dispersión invernal en el año 2002, la zona clara corresponde al 95%, y las zonas oscuras al 50%, 25% y 5% de la densidad. La línea punteada corresponde a la isobata de 200 m. FSA: Frente Subantártico, FP: Frente Polar.

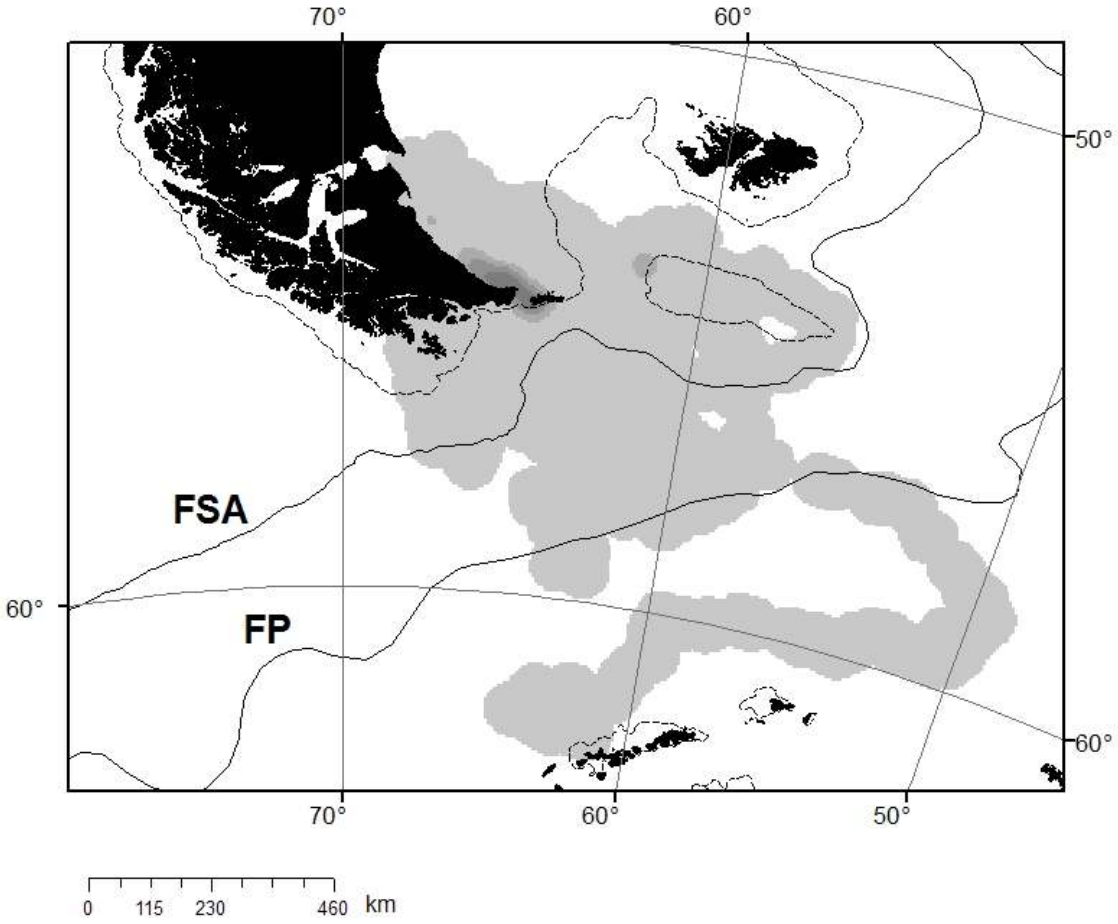
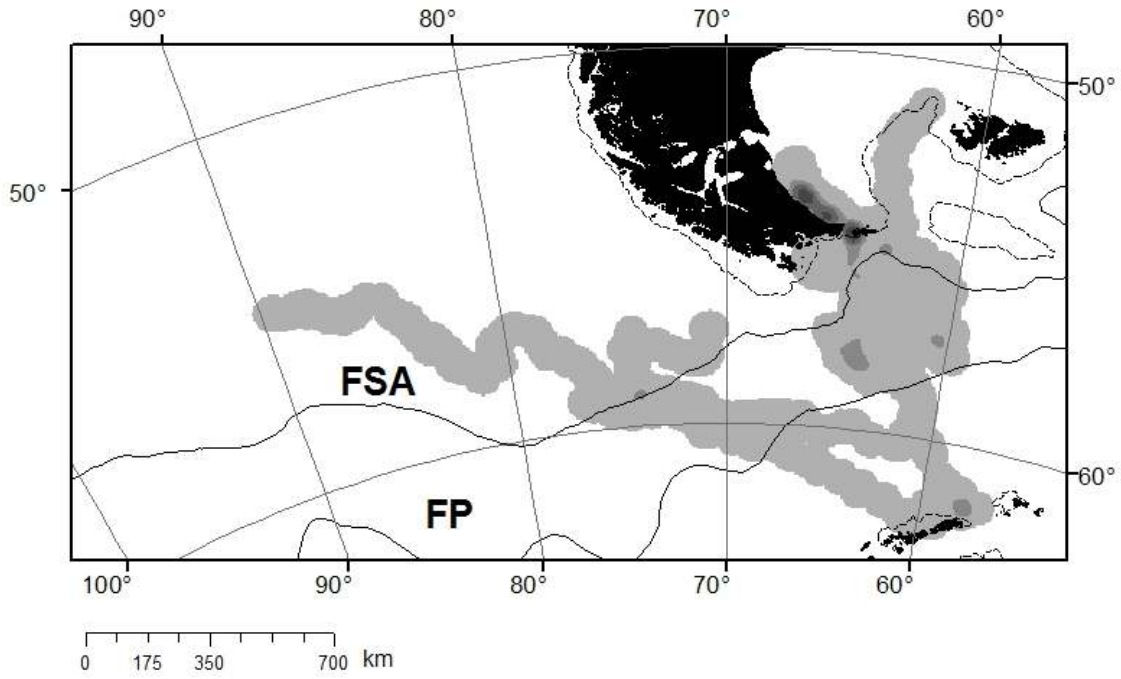


Figura 2. Contornos de densidad de kernel de los pingüinos penacho amarillo durante la dispersión invernal en el año 2003, la zona clara corresponde al 95%, y las zonas oscuras al 50%, 25% y 5% de la densidad. La línea punteada corresponde a la isobata de 200 m. FSA: Frente Subantártico, FP: Frente Polar.

Las áreas de dispersión y de alimentación difieren conforme avanza el invierno y además se observan algunas diferencias entre años. En el 2002 los pingüinos partieron de la colonia hacia diferentes direcciones, algunos pingüinos se dirigieron al sur, otros al norte, al oeste y al noreste. Durante el otoño (marzo a mayo) los pingüinos se alimentaron principalmente en tres zonas: sobre la costa Atlántica de Tierra del Fuego, al norte de las Islas Shetland del Sur y dentro de la Zona del Frente Polar (Fig. 3a). De todos modos, durante el invierno (junio-julio) la actividad de alimentación de los

pingüinos se concentró al norte del Frente Subantártico: en los alrededores de la porción sur del sector chileno de Tierra del Fuego, en el Banco Burdwood y sobre la plataforma Patagónica de Tierra del Fuego (Fig. 3b). En contraste, aunque en el 2003 los pingüinos también se dirigieron hacia diferentes direcciones, sus áreas de alimentación se restringieron a la costa Atlántica de Tierra del Fuego durante el otoño (marzo a mayo, Fig. 4a), alimentándose en las cercanías del Banco Burdwood y al sur de Isla de los Estados cerca del talud durante el invierno (junio a agosto, Fig. 4b).

a)



b)

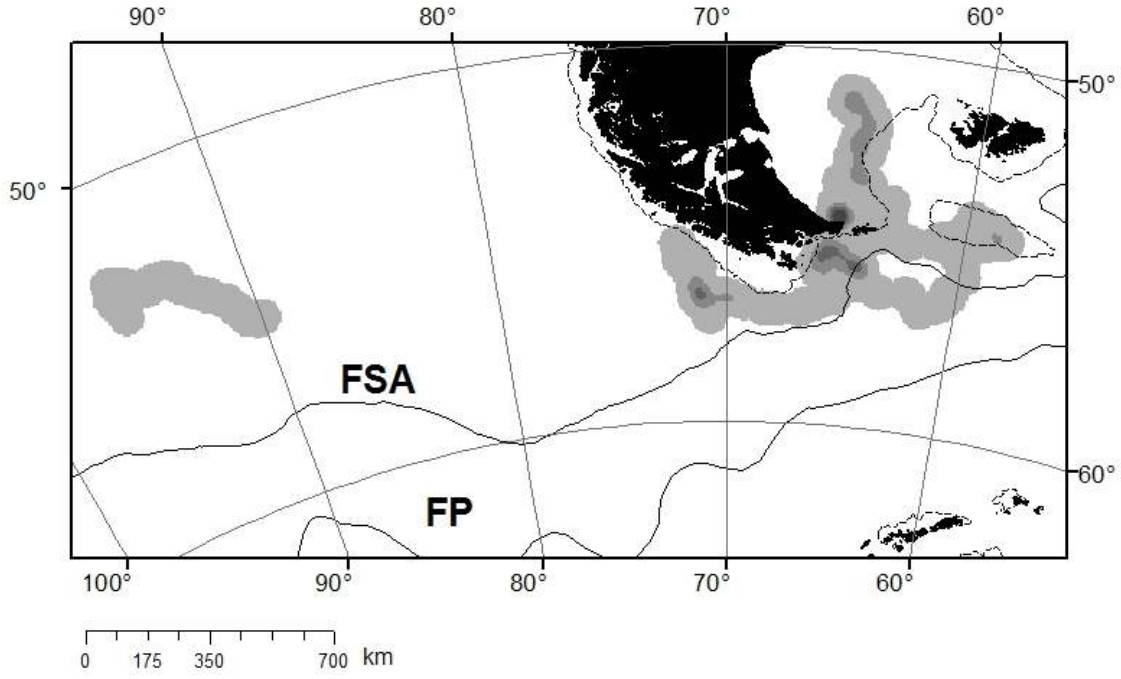
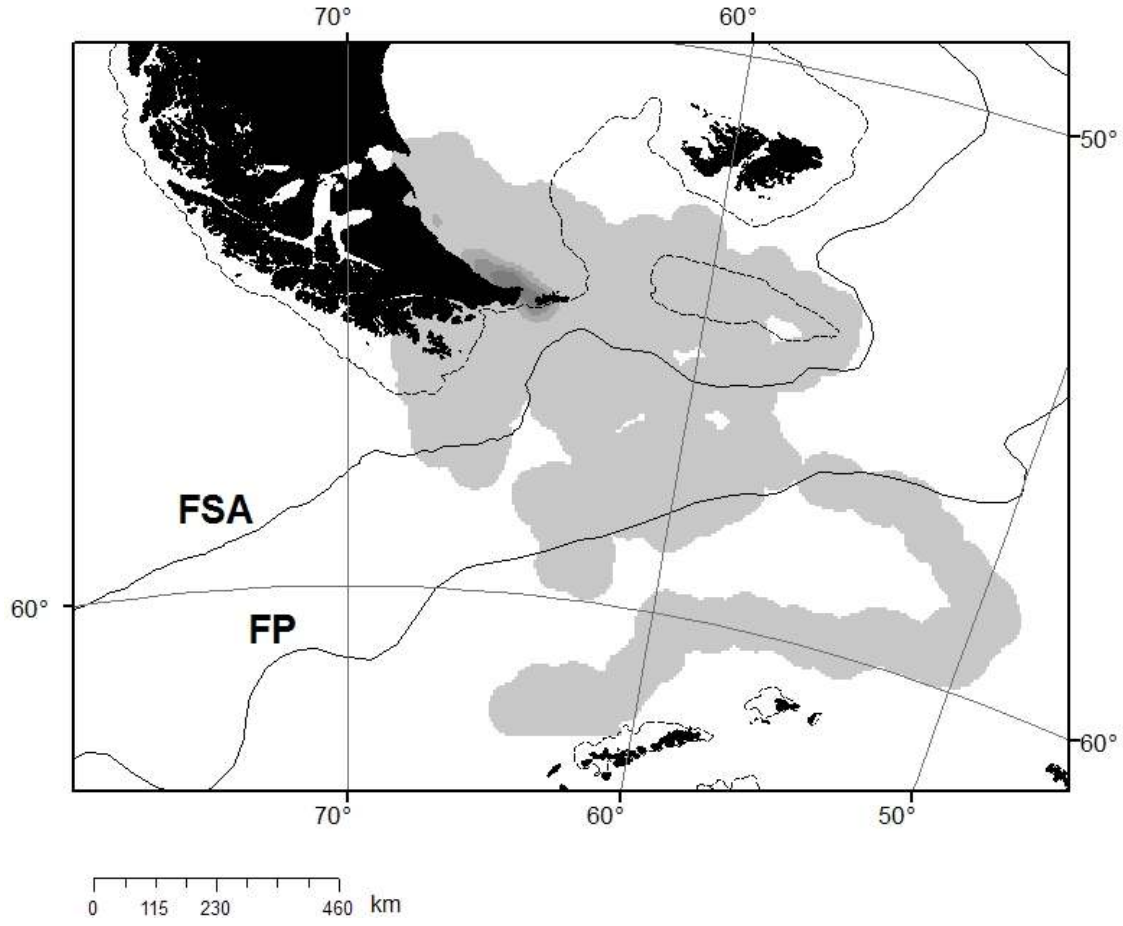


Figura 3. Contornos de densidad de kernel de los movimientos de los pingüinos penacho amarillo durante la dispersión invernal 2002 a) otoño (marzo a mayo), b) invierno (junio-julio), la zona clara corresponde al 95%, y las zonas oscuras al 50%, 25% y 5% de la densidad. La línea punteada corresponde a la isobata de 200 m. FSA: Frente Subantártico, FP: Frente Polar.

a)



b)

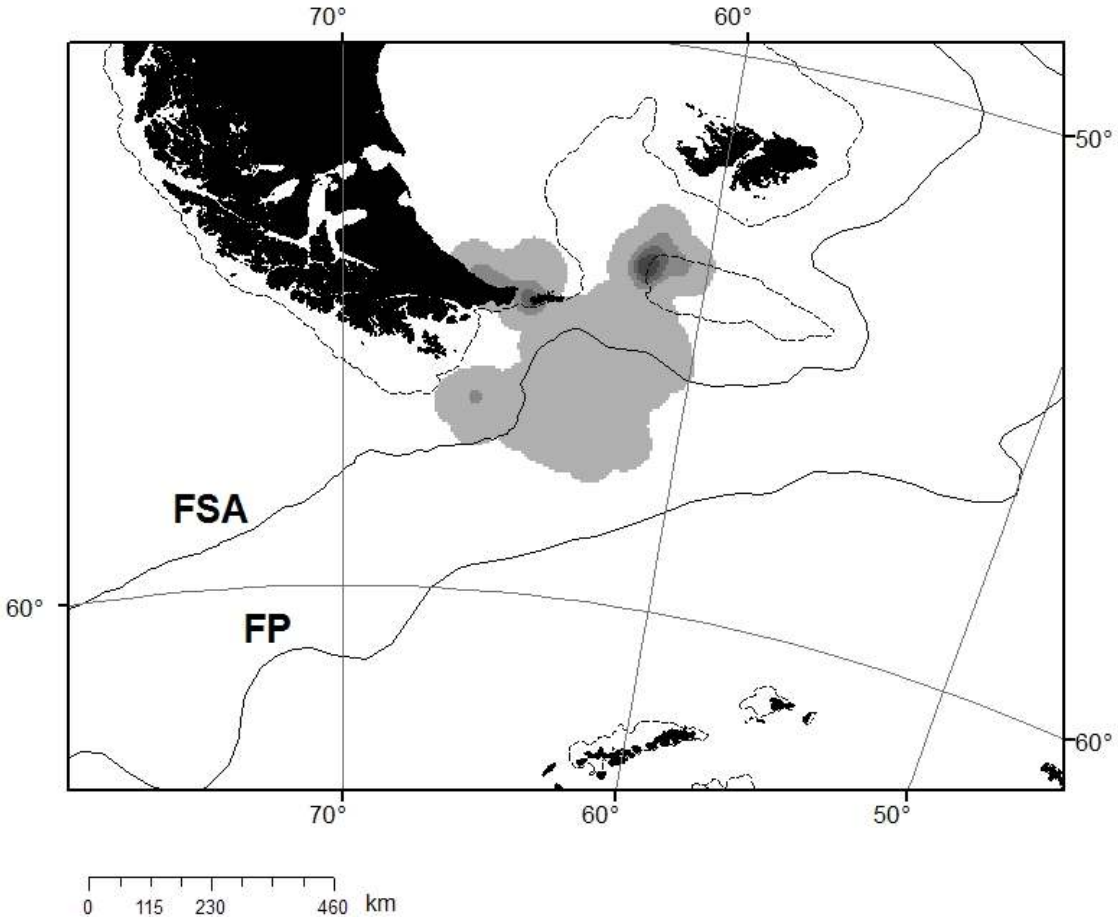


Figura 4. Contornos de densidad de kernel de los movimientos de los pingüinos penacho amarillo durante la dispersión invernal 2003 a) otoño (marzo a mayo), b) invierno (junio-agosto), la zona clara corresponde al 95%, y las zonas oscuras al 50%, 25% y 5% de la densidad. La línea punteada corresponde a la isobata de 200 m. FSA: Frente Subantártico, FP: Frente Polar.

Patrón temporal en función de los promedios históricos

La comparación de los valores de SST en los contornos de kernel mensuales para el 2002 y 2003 con los promedios históricos de SST en la región de estudio (latitud 40 a 60º S y longitud 100 a 40º W), sugiere que las condiciones oceánicas fueron más frías en el 2002. En efecto, en el año 2002 la SST fue menor que el promedio histórico entre 1985 y 2003 (4,9 ± 1.6 º C y 6,1 ± 1.5 º C, para el 2002 y el promedio histórico, respectivamente; prueba de t pareada t=-5,68, p<0,001). Por el contrario, los valores medios mensuales durante el invierno 2003 (marzo-agosto) no difirieron con los promedios históricos para cada mes (6,05 ± 2.5 º C y 6,1 ± 2.1 º C, para el 2003 y el promedio histórico, respectivamente; prueba de t pareada t=-0,88, p=0,391). De todos modos, no se encontró este patrón en la productividad oceánica. La cantidad de clorofila a durante los meses de invierno (marzo a julio) no difirió significativamente en el 2002 (0,6 ± 0,6 mg/m^3) o el 2003 (0,6 ± 0,6 mg/m^3) en comparación con el promedio histórico para este parámetro entre 1998 y 2004 (0,6 ± 0,3 mg/m^3 y 0,6 ± 0,4 mg/m^3, prueba de t pareada t= -0,88, p=0,403 y t= -1,07, p=0,3; 2002 y 2003, respectivamente).

Patrón temporal y espacial en cada invierno estudiado

Se encontraron diferencias en las áreas utilizadas por los pingüinos en términos de los valores de los parámetros oceanográficos durante la dispersión postreproductiva en los dos años de estudio. Los pingüinos se alimentaron en aguas más frías en el 2002 (5,09 ± 1,67º C) que en el 2003 (6,05 ± 2,51º C), lo que es consistente con el análisis de los promedios históricos. Se encontraron diferencias significativas en la SST en los diferentes contornos de kernel

(p=0,002), observándose una tendencia creciente en la SST con un incremento en la densidad de las posiciones (de mayor a menor porcentaje de kernel). Los pingüinos utilizaron aguas más frías en las áreas de dispersión (95% de kernel) y concentraron sus actividades de alimentación en aguas con una SST de entre 5 y 8º C dependiendo del mes (Tabla 3 y 4). No obstante, no se encontraron diferencias en los valores de SST entre los meses (p=0,18), aunque se encontró una tendencia lineal decreciente (p<0,001) cuando se descompuso la variación en sus componentes lineales y no lineales (Tabla 3). En general, y como se esperaba, las temperaturas en las áreas de alimentación fueron menores a medida que se avanzó en el invierno en ambos años (Fig. 5).

	SST (ºC)			Chla (mg mm^{-3})			Batimetría (m)		
Factor	**gl**	**F**	**p**	**df**	**F**	**p**	**df**	**F**	**p**
año	1	8,88	0,041	1	0	1	1	0,84	0,41
mes	4	3,46	0,183	4	1,62	0,33	4	0,82	0,57
lineal	1	13,52	<0,001	1	2,91	0,16	1	0,78	0,57
no lineal	3	0,11	0,76	3	1,19	0,42	4		
Residuo 1	4			4					
Entre mapas	9			9			9		
porcentaje	3	10,27	0,002	3	311,49	0,003	3	9,95	0,001
lineal	1	29,93	<0,001	1	278,88	0,004	1	29,49	<0,001
no lineal	2	0,44	0,66	2	174,56	0,006	2	0,2	0,82
año*porcentaje	3	0,8	0,522	3	55,57	0,018	3	0,13	0,942
mes*porcentaje	12	1,98	0,143	12	57,73	0,017	12	0,94	0,543
mes*lineal	4	4,45	0,025	4	132,16	0,008	4	2,45	0,1
mes*no lineal	8	0,75	0,65	8	20,48	0,047	8	0,18	0,99
Residuo 2	10			2			12		
Entre kernel	28			20			30		
Total	37			29			39		

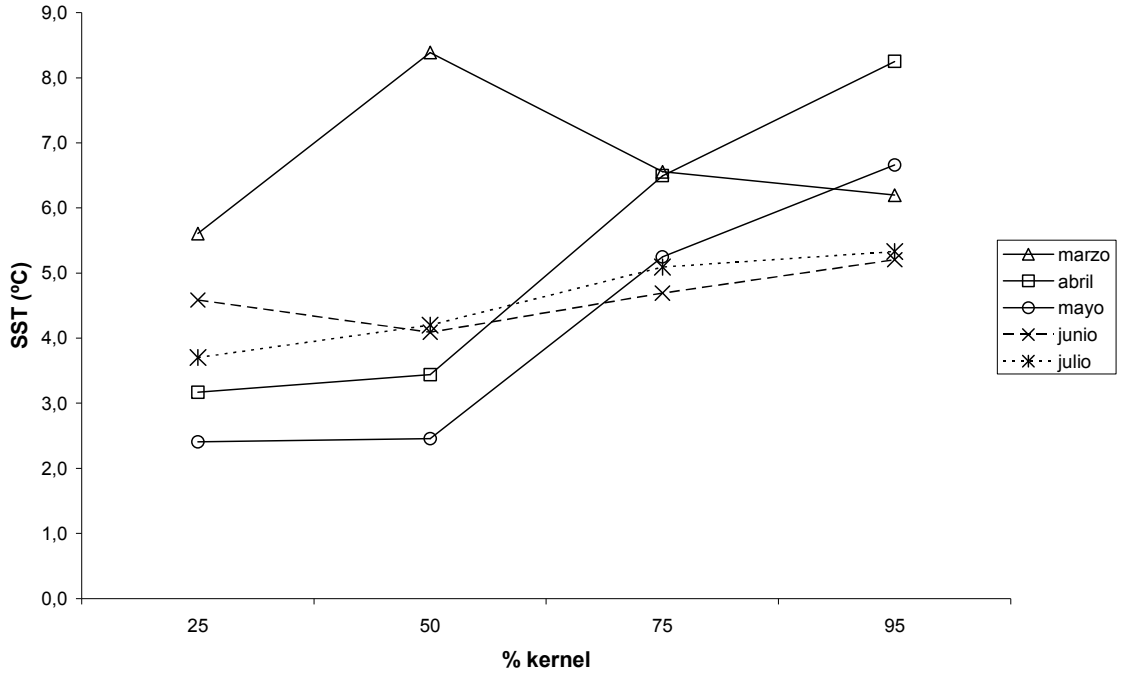
Tabla 3. Análisis de varianza en SST (temperatura superficial del mar, chla (clorofila a) y los valores de batimetría transformados logarítmicamente (utilizando un ANOVA jerárquico) y la contribución por año, mes, porcentaje de kernel y los efectos de interacción. Nota: la falta de datos para el parámetro chla en el año 2002 dejó sólo 2 grados de libertad para evaluar las diferencias entre los porcentajes de kernel.

	2002			2003		
	SST	chla	batimetría	SST	chla	batimetría
95	3,9 ± 1,2	0,4 ± 0,3	2608 ± 558	4,7 ± 1,3	0,2 ± 0,05	2472 ± 1185
50	4,5 ± 2,2	0,7 ± 0,1	876± 966	5,9 ± 2,8	0,5 ± 0,3	1477 ± 1827
25	5,6 ± 0,8	0,7 ± 0,5	524 ± 663	6,6 ± 2,9	0,6 ± 0,5	1398 ± 1941
5	6,3 ± 1,2	0,8 ±0,7	126 ± 131	6,7 ± 2,7	0,5 ±0,5	903± 1779

	2002			2003		
	SST	chla	batimetría	SST	chla	batimetría
marzo	6,3 ± 1,2	0,3 ± 0,02	720 ± 1044	9,7 ± 0,3	0,7 ± 0,5	535 ± 998
abril	8,2 ± 0,4	1,3 ± 0,9	278 ± 499	9,1 ± 0,4	1,2 ± 0,8	173 ± 391
mayo	6,7 ± 0,6		3724 ±1016	8,0 ± 1,4	1,1 ± 0,8	248 ± 527
junio	5,2 ± 0,3		2573 ± 1595	5,7 ± 0,5	0,1 ± 0,1	3704 ± 790
julio	5,3 ± 0,3		531 ± 1097	5,2 ± 0,3	0,2 ±0,1	3952± 161

Tabla 4. Valores de los diferentes parámetros oceanográficos (media ± ds) caracterizando las áreas de alimentación en el espacio (% de kernel) y el tiempo (mes, valores para el kernel del 5%) durante la dispersión invernal del pingüino penacho amarillo en los años 2002 y 2003. SST: temperatura superficial del mar, chla: clorofila a

a)



b)

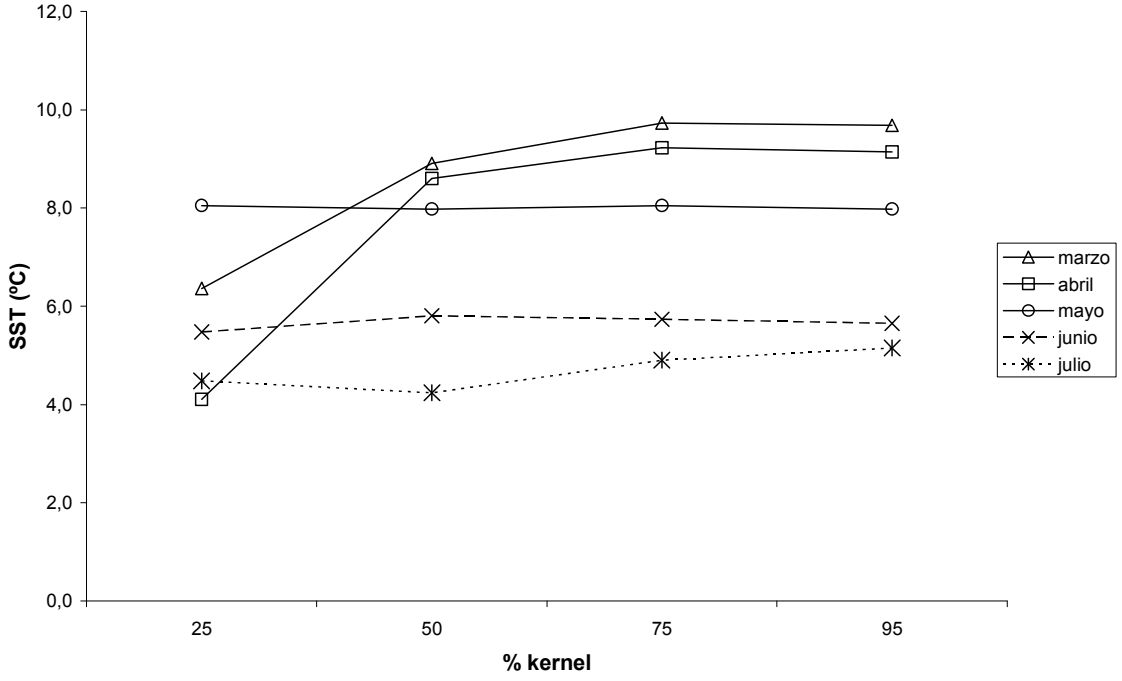
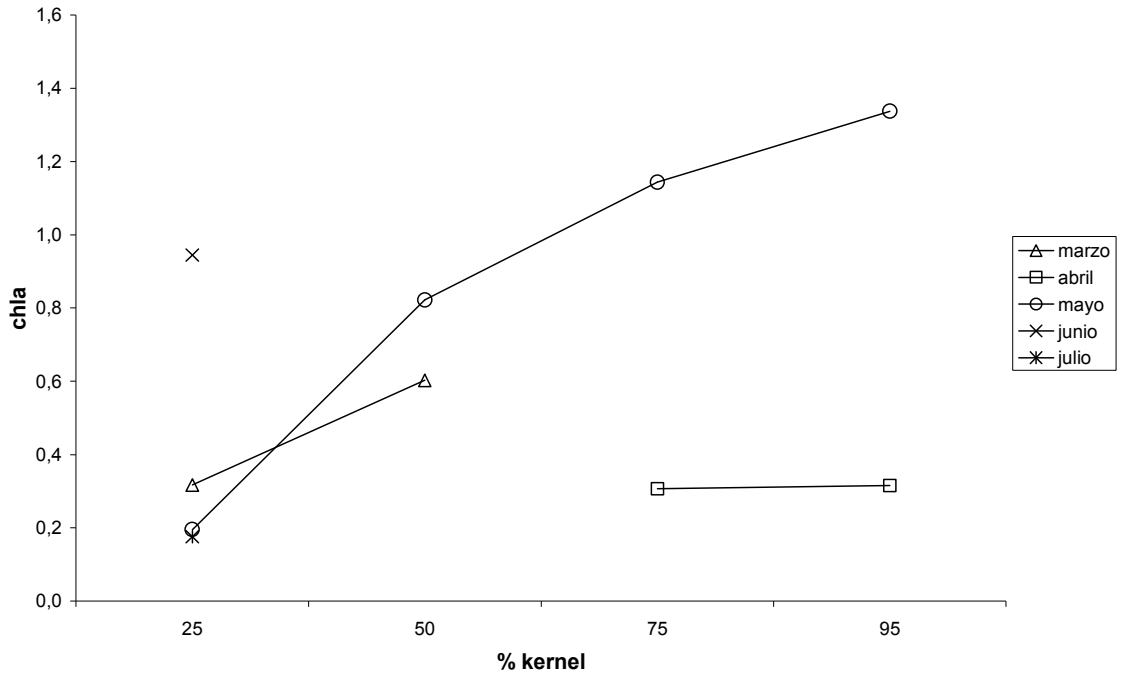


Figura 5. Temperatura superficial del mar (SST) en función de los porcentajes de kernel por mes durante la dispersión invernal del pingüino penacho amarillo en el a) 2002 y b) 2003.

No se encontraron diferencias significativas entre años (p=1,00) o meses (p=0,33) en términos de productividad en las áreas de alimentación utilizadas por los pingüinos (Tabla 3, Fig. 6). De todos modos, sí se encontraron diferencias significativas en los valores de productividad entre los contornos de kernel (p=0,003), y la interacción con los meses (p=0,017). Nuevamente, y como lo observado para la SST la mayor variación entre los kernels se explicó por una tendencia lineal (p=0,004) con una pendiente que varió entre los meses (p=0,008). En general, las áreas de alimentación fueron más productivas (Tabla 3 y 4, Fig. 6).

a)



b)

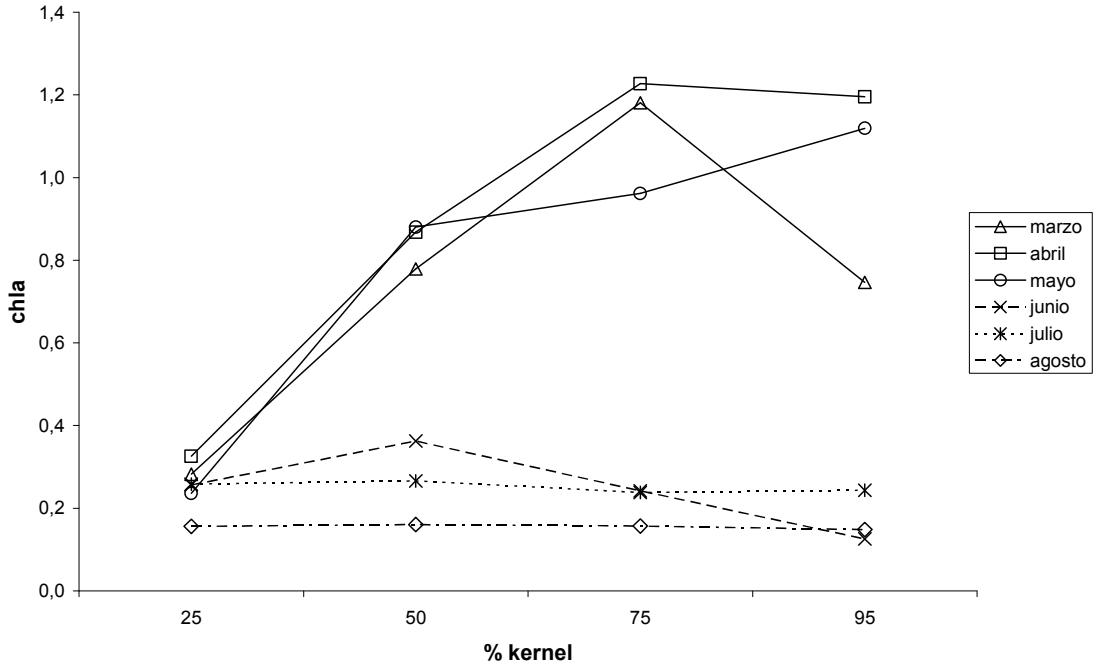
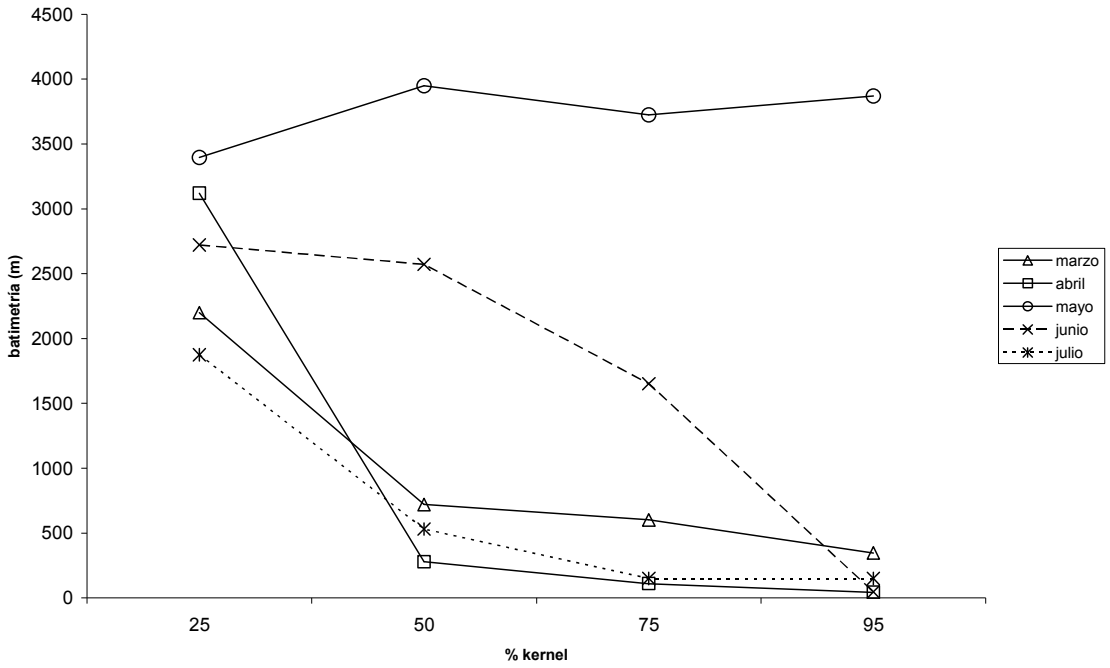


Figura 6. Clorofila a (Chla) en función de los porcentajes de kernel por mes durante la dispersión invernal del pingüino penacho amarillo en el a) 2002 y b) 2003. Nota: en el año 2002 faltan datos debido a las diferentes imágenes utilizadas (ver métodos).

No se encontraron diferencias significativas entre años (p=0,41) o meses (p=0,57) en los regímenes batimétricos utilizados en las áreas de dispersión y alimentación (Tabla 3). De todos modos, al igual que con los otros parámetros se encontraron diferencias significativas entre los kernels (p=0,001), y la variación fue explicada por una tendencia lineal (p<0,001). La actividad de alimentación se concentró principalmente en las zonas costeras y de la plataforma, los pingüinos utilizaron las aguas pelágicas para el desplazamiento (95% kernel) (Tabla 3 y 4, Fig. 7).

a)



b)

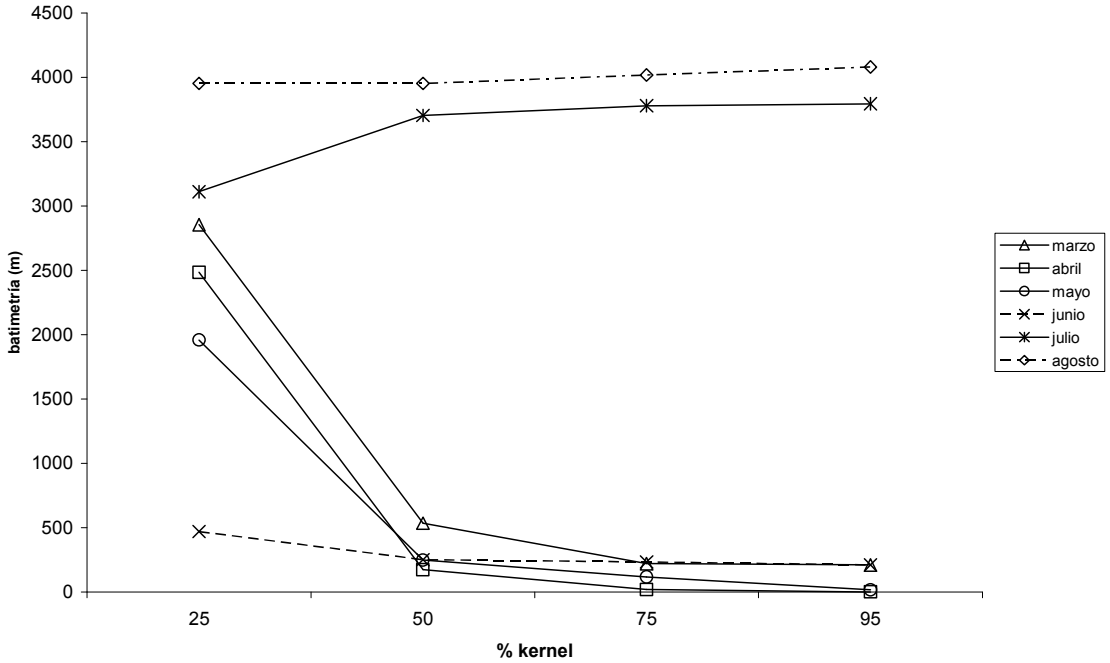


Figura 7. Batimetría en función de los porcentajes de kernel por mes durante la dispersión invernal del pingüino penacho amarillo en el a) 2002 y b) 2003.

Los resultados del análisis de gradiente de la SST indicaron que los pingüinos en el 2002 se alimentaron en áreas con fuertes gradientes de SST; mientras que durante el 2003 las aves ocuparon áreas con menos gradientes (22,8% y 6,8% en el 2002 y 2003, respectivamente, ANOVA jerárquica $F_{1,4}$= 10,67, $p<0,05$).

En la Figura 8 se comparan las distribuciones invernales entre los individuos de Isla de los Estados con los de las Islas Malvinas. En comparación con las aves de Isla de los Estados, las aves de las Islas Malvinas rara vez dejan las aguas de la plataforma durante la migración invernal (Pütz et al. 2002b), aunque su distribución invernal cubre un área de aproximadamente 0,9 millones de km². Se identificaron tres áreas principales de alimentación para los pingüinos de las Islas Malvinas (Pütz et al. 2002b): áreas costeras cercanas a sus colonias de nidificación (el área más importante) comprende 12.000 km², un área a 50 km de la costa de Puerto Deseado (48°S), Argentina y las aguas del Banco Burdwood. Los pingüinos penacho amarillo de Isla de los Estados, según el análisis de kernel, se alimentan alrededor de 400 km más al sur, entre los 53°S y los 56°S, y nunca viajan hasta las aguas vecinas a Puerto Deseado. Si bien Isla de los Estados se encuentra a sólo 400 km de las Islas Malvinas y los pingüinos penacho amarillo tienen la capacidad de desplazarse grandes distancias de sus sitios de nidificación para alimentarse, la superposición de estas áreas es mínima, con lo cual se podría decir que se cumple el Modelo de Hinterland ya que cada una de estas poblaciones se alimenta en su propia área. Sólo el 8,5% de las ubicaciones de alimentación de los pingüinos de las Islas Malvinas están incluidas en el área de los individuos de Isla de los Estados, y el 8% de las ubicaciones de los individuos de Isla de los Estados

están incluidas en el área de alimentación de los individuos de las Islas Malvinas.

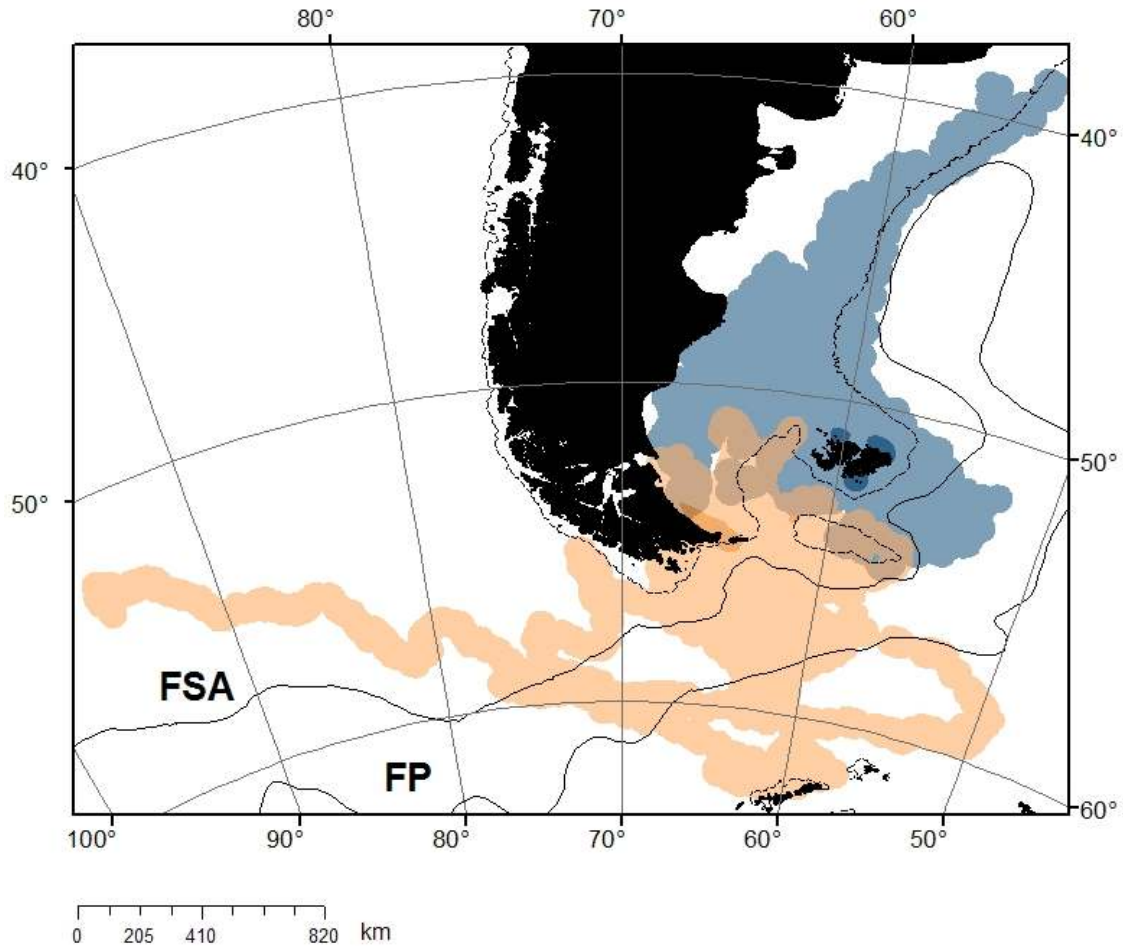


Figura 8. Contornos de kernel para *Eudyptes chrysocome chrysocome* durante la dispersión invernal de Isla de los Estados (naranja) y de Islas Malvinas (celeste), las áreas claras corresponden a las áreas de dispersión (95%) y las oscuras a las áreas alimentación (50%), el área de superposición se muestra con una sombreado violeta. FSA: Frente Subantártico, F P: Frente Polar

Discusión

Comparación con los movimientos post-reproductivos de los animales de las Islas Malvinas

Las poblaciones de pingüino penacho amarillo del sur han disminuido dramáticamente en las Islas Malvinas, con una disminución del 80% con respecto a los valores de la década de 1930 (Pütz et al. 2003b). Asimismo, se

ha registrado una disminución en las poblaciones de las otras subespecies de pingüino penacho amarillo (Moors 1986, Cooper 1992, Cooper et al. 1997, Ellis et al. 1998, Guinard et al. 1998). Las razones de estas disminuciones poblacionales aún no están establecidas, aunque se ha sugerido que la disminución del alimento derivada de un aumento en la SST pudo haber sido una de las causas (Cunningham & Moors 1994, Guinard et al. 1998). En oposición a la tendencia descripta para las poblaciones de las Islas Malvinas, la población de Isla de los Estados parece estar incrementándose o estable desde al menos la década de 1970 (Schiavini 2000). De todos modos, no hay registros históricos para los parámetros poblacionales de esta colonia y por tanto los niveles de variación y la tendencia poblacional permanecen inciertos. En este estudio, se muestra que ambas poblaciones se alimentan principalmente en su propio Hinterland con una leve superposición en dichas áreas. Estas áreas a su vez presentan diferentes actividades humanas las que a su vez podrían ser causa de las tendencias poblacionales opuestas. Las áreas principales de dispersión postreproductiva para ambas poblaciones, una situada en la costa patagónica en el caso de los pingüinos de las Islas Malvinas (Pütz et al. 2002b) y la otra situada en la costa atlántica de Tierra del Fuego en el caso de los individuos de Isla de los Estados (este estudio), se encuentran sujetas a diferentes presiones antrópicas y, en consecuencia, las actividades asociadas tales como la navegación, la pesca y la explotación y transporte de petróleo son diferentes. Los efectos tales como la explotación de los recursos marinos y la polución pueden ser mucho más pronunciados en un lugar que en otro. Como ejemplo, el área patagónica comprende siete ciudades junto a cinco puertos importantes para el transporte del petróleo crudo, mientras que en la

costa de Tierra del Fuego se encuentran solo dos ciudades costeras y tres puertos de petróleo. Asimismo, el esfuerzo pesquero es más pronunciado al norte de los 52° S que más al sur (Crespo et al. 1997, Schiavini et al. 1998).

Eventos recientes en las colonias de las Islas Malvinas indican que estas poblaciones continúan disminuyendo; en el 2002 se encontró un gran número de pingüinos penacho amarillo muertos en las playas lo que fue asociado a una falta de alimento en el Atlántico Sudoccidental previamente a la etapa de muda (Huin 2002). Este evento no fue observado en la población de Isla de los Estados para ese año en particular (observación personal). Los resultados presentados en este estudio sugieren que no sólo el factor humano puede jugar un rol fundamental en las tendencias poblacionales sino también la variabilidad en los parámetros oceanográficos en las diferentes áreas de alimentación, afectando la supervivencia de los adultos y/o el estado físico de los reproductores lo que se traduciría en un menor éxito reproductivo y una disminución poblacional en consecuencia.

Distribución invernal en función de los parámetros oceanográficos

La variabilidad física en el ambiente marino puede ser utilizada para predecir las respuestas en la dinámica de los predadores tope (Trathan et al. 2005). Se ha observado que la temperatura superficial del mar es una de las variables que refleja la variabilidad biológica en los ecosistemas marinos. Por un lado, la distribución de las especies del necton y el plancton se encuentra estrechamente relacionada a ciertos rangos de temperatura del agua, óptimos para cada grupo, especie y/o estadio de la misma (ver Hulley 1981, Hosie et al. 2003).

Por otro lado, se han encontrado relaciones específicas entre la temperatura superficial del mar y las especies de los niveles inferiores de la cadena alimenticia, como una mayor abundancia de krill en años más fríos (Trathan et al. 2003) y un menor reclutamiento de calamares (Waluda et al. 1999 y 2004) y peces (North et al. 1998, North 2004) relacionados a condiciones cálidas del océano. No es sorprendente entonces que los predadores tope estén afectados por el cambio climático en función de cambios en la disponibilidad de alimento. En este estudio, se encontraron pocas diferencias en las áreas de alimentación de los pingüinos penacho amarillo en los dos inviernos estudiados, sin embargo se observaron comportamientos de alimentación contrastantes dadas las diferencias oceanográficas observadas en cada año y evidencias de un efecto sobre el éxito reproductivo y la supervivencia de los adultos. Desafortunadamente, el número de aves de las que se obtuvieron datos disminuyó a medida que avanzaba el tiempo desde la colocación de los instrumentos (Tabla 2). Se sabe que los pingüinos pican y rompen sus plumas para remover los registradores (Wilson et al. 1997a), lo cual fue confirmado ya que en las temporadas reproductivas siguientes se avistaron individuos con zonas de su espalda con evidencias de la colocación de los aparatos. Si bien no se volvieron a observar a todos los individuos equipados con transmisores satelitales, sabemos que los pingüinos penacho amarillo no necesariamente mudan en la subcolonia donde nidifican sino que lo hacen en subcolonias cercanas al mar, por tanto es probable que algunos de los individuos equipados en la subcolonia de estudio al momento de la muda no nidificaran en esa subcolonia.

Los resultados evidenciaron pequeñas diferencias en la distribución espacial y temporal de los pingüinos en relación a los parámetros oceanográficos. No obstante, se encontraron diferencias interanuales en los parámetros oceanográficos estudiados. En general, las áreas de alimentación se caracterizaron por una elevada SST, alta productividad y en zonas de aguas someras o de plataforma en comparación con las áreas de dispersión. De todos modos, no se encontraron diferencias entre años ni meses, sólo una tendencia lineal (hacia valores inferiores) en los parámetros SST y chla conforme se avanzó hacia los meses de invierno. Esto puede indicar que los pingüinos se alimentan en un cierto rango de los parámetros oceanográficos, posiblemente en relación a los valores óptimos donde habitan sus presas en cada mes.

Los únicos estudios que relacionan la variabilidad en los parámetros oceanográficos con la dinámica poblacional de los predadores tope han sido realizados en la región antártica. Si bien el pingüino penacho amarillo es una especie subantártica, utiliza aguas antárticas durante la dispersión postreproductiva y los ejemplos que se mencionan a continuación ayudarían a entender la dinámica poblacional de esta especie en relación con los parámetros oceanográficos. Varios estudios han indicado que la variabilidad en la SST y en el hielo marino durante el invierno parece estar reflejada en la dinámica poblacional de varias especies de aves marinas de Antártida. Trathan et al. (1996) no encontraron una relación sistemática entre el éxito reproductivo de los pingüinos Adelia y barbijo en relación a la extensión local del hielo marino durante la etapa reproductiva, pero sugirieron que el número de parejas reproductoras se encuentra en relación con la condición regional de hielo

marino en el invierno previo a la temporada reproductiva. Asimismo, Jenouvrier et al. (2003) mostraron un incremento en la mortalidad del fulmar austral (*Fulmarus glacialoides*) en aquellos años en que la SST fue mayor y la concentración de hielo marino menor, aunque el impacto de estos factores durante la etapa reproductiva fue menor. Más aún, la fluctuación en el número de adultos reproductores en el fulmar austral demostró tener un fuerte impacto en la dinámica poblacional y explicó en consecuencia una alta tasa de disminución poblacional (Jenouvrier et al. 2005). Por otro lado, se observaron variaciones inter-anuales en el éxito reproductivo del pingüino papúa y del lobo marino Antártico, donde los años de muy bajo éxito reproductivo estuvieron asociados a una elevada SST en el invierno previo (Forcada et al. 2005, Thathan et al. 2005). Más aún, estas anomalías en la SST estuvieron precedidas y correlacionadas con la frecuencia de los eventos de El Niño- La Niña (Trathan & Murphy 2002, Forcada et al. 2005).

Varios factores, consecuencia del cambio climático, han sido identificados como la causa de la disminución poblacional de diversas especies de aves marinas. Sin embargo, las aves marinas presentan dinámicas poblacionales diferentes en respuesta a la variabilidad ambiental (Croxall et al. 2002). Para las aves marinas de ambientes antárticos, una de las primeras hipótesis postuladas sugirió que la disminución de años fríos conlleva condiciones más favorables para las especies no asociadas al hielo marino para alimentarse (tales como el pingüino barbijo), en oposición a lo que sucede con las especies asociadas al hielo (tales como el pingüino Adelia) (Fraser et al. 1992). En oposición, en la Isla Signy las dos especies no asociadas al hielo presentaron tendencias opuestas: mientras que la población del pingüino de

barbijo ha estado disminuyendo, la población de pingüino papúa ha estado aumentando, y la población del pingüino Adelia, la especie asociada al hielo, incrementó hasta 1980 disminuyendo a partir de ese año (Forcada et al. en prensa). Así, las respuestas poblacionales de los pingüinos parecen ser especie-específicas y en la mayoría de los casos estas respuestas no son lineales (Trathan et al. 2005, Forcada et al. en prensa) y aún la misma especie presenta diferentes respuestas poblacionales en función de la variación en las condiciones físicas según la ubicación de la colonia (Trathan et al. 1996).

Diferencias en el comportamiento de alimentación durante la dispersión en años con diferencias en los parámetros oceanográficos

En este estudio se encontraron diferencias en las condiciones ambientales en los dos inviernos estudiados, el 2002 fue un invierno más frío en relación a los promedios históricos y esa diferencia no fue encontrada en el 2003. En términos de eventos oceanográficos a gran escala el invierno del 2002 correspondió al comienzo de una fase creciente en intensidad de El Niño la cual duró hasta comienzos del 2003, mientras que el invierno 2003 coincidió con una fase decreciente de El Niño dirigiéndose a una fase neutral. Dado el mayor número de celdas con gradientes de SST observadas en el área de alimentación de los pingüinos en el 2002, se sugiere que en ese invierno las condiciones oceanográficas fueron más heterogéneas que en el invierno 2003. Los gradientes térmicos en el océano generalmente están asociados a gradientes de salinidad y de densidad (Park et al. 1998). Esta discontinuidad en las propiedades físicas en la columna de agua pueden resultar en un incremento en la productividad debido al “efecto de barrera” de los gradientes

de densidad (Boyd & Arnbornd 1991). El comportamiento de alimentación en los dos inviernos de estudio parece estar afectado por estas diferencias. En ambos años los pingüinos se dirigieron hacia varias direcciones, pero sólo en el 2002 utilizaron más de un área para alimentarse. Esto significa que probablemente en el 2003 los pingüinos no pudieron encontrar los parches de alimento en las áreas comúnmente utilizadas y permanecieron más tiempo desplazándose con relación al 2002. Más aún, encontramos diferencias en la supervivencia de adultos o tasa de retorno y en el éxito reproductivo en la temporada reproductiva siguiente a cada invierno en el cual se realizó el estudio. Tanto la tasa de supervivencia como el éxito reproductivo fueron mayores en la temporada reproductiva 2002/2003 en comparación con la temporada reproductiva 2003/2004 (76%, 31% y 63%, 23%, tasa de supervivencia y éxito reproductivo para el 2003 y 2004, respectivamente, Capítulo III).

Una hipótesis posible sería que en inviernos más fríos y con condiciones oceanográficas heterogéneas (tales como en el 2002) los pingüinos serían capaces de encontrar alimento suficiente para poder llegar en mejores condiciones a la próxima temporada reproductiva. Esto fue también sugerido para el pingüino papúa y el lobo fino Antártico que reproducen en la Isla Bird en Georgias del Sur (Trathan et al. 2005). Más aún, las diferencias en este estudio fueron más pronunciadas durante el otoño (marzo a mayo). Dadas las diferencias en los parámetros reproductivos observadas entre años, se postula que el período otoñal sería el más crítico para los pingüinos penacho amarillo, en el cual la menor disponibilidad de alimento se traduciría en una mortalidad diferencial o bien que no logren alcanzar el peso adecuado para reproducir

exitosamente. Trathan et al. (1996) encontraron que el otoño y el comienzo del invierno es el período crítico para el pingüino Adelia, mientras que el comienzo del invierno es el período crítico para el pingüino de barbijo. De todos modos, no hay datos previos sobre los parámetros reproductivos del pingüino penacho amarillo de Isla de los Estados, por tanto no se puede afirmar que las diferencias en el éxito reproductivo y la tasa de supervivencia no se encuentren dentro de la variabilidad de esa población.

Los resultados que se presentan en este estudio se basan en un análisis de corto plazo. Para poder entender como la variabilidad física y biológica en el ambiente que utilizan los pingüinos afecta los procesos demográficos se necesitan series de tiempo de larga duración. Responder a estos interrogantes requiere estudios de largo plazo sobre la dinámica poblacional de los pingüinos, conocer la dieta de esta población durante el invierno, como así también establecer cómo la variabilidad física del océano afecta la disponibilidad de sus presas.

Capítulo VIII: Conclusiones generales

En esta tesis estudié la ecología trófica de la población de *Eudyptes chrysocome chrysocome* de Isla de los Estados en el mar austral. A partir de los resultados intento establecer las causas de la disminución de esta especie en gran parte de su área de distribución, en particular las Islas Malvinas.

El pingüino penacho amarillo del sur en Isla de los Estados se alimenta de un rango amplio de cefalópodos, crustáceos y peces durante la etapa reproductiva. Encontré diferencias en la presencia y proporción de algunos ítems presa entre etapas y entre los diferentes años de estudio. Sin embargo, no encontré diferencias significativas en la composición de la dieta entre sexos y la variabilidad interanual parece ser el factor que más contribuye a estas diferencias. Los cambios observados en la composición de la dieta reflejarían cambios en la composición del zooplancton marino dentro del rango de alimentación de la colonia de pingüinos antes que una preferencia por parte de las aves. El pingüino penacho amarillo de las Islas Malvinas, a diferencia de lo que encontré para Isla de los Estados, se alimenta en mayor medida de especies y tallas de valor comercial (Pütz et al. 2001). Dado que los pingüinos de las Islas Malvinas se alimentan principalmente cerca de sus colonias y a que la pesca es mayor en esas zonas (Pütz et al. 2002b y 2003a) se postula que estas diferencias en la dieta pueden ser una de las causas de las diferentes tendencias poblacionales observadas entre las Islas Malvinas y la Isla de los Estados.

Los pingüinos penacho amarillo de Isla de los Estados presentan diferencias en el comportamiento de aprovisionamiento entre sexos. En

términos generales, mientras el comportamiento de aprovisionamiento del macho no difirió entre los años, el de las hembras sí difirió. Además, se observó una supervivencia diferencial de los pichones entre años, lo que sugiere que la tasa de aprovisionamiento de la hembra es determinante en el éxito reproductivo, especialmente durante la etapa de cuidado temprano. Los resultados de este estudio sugieren que podría haber existido una menor cantidad de alimento durante la etapa de incubación o que los animales no hayan llegado a reproducir con el peso necesario para ser exitosos debido a una menor cantidad de alimento en las áreas de alimentación del invierno previo (Drent &Daan 1980). Esto se sustenta con la menor tasa de retorno y la mínima tasa de supervivencia encontrada en la temporada en la cual el éxito reproductivo fue menor.

Los resultados de este estudio revelan que el pingüino penacho amarillo de Isla de los Estados realiza más viajes que se extienden durante la noche en relación a otras subespecies, y realizan viajes extensos, con una gran dispersión en los horarios de salidas y llegadas. La proporción de buceos registrados durante el crepúsculo en Isla de los Estados (23,3%) y la proporción de los buceos de alimentación dentro de estos buceos (76%), implica que en esta localidad el pingüino penacho amarillo encuentra luz ambiental suficiente durante el extenso crepúsculo lo que le permite seguir alimentándose. La extensa ventana de tiempo para explotar los recursos con que cuenta el pingüino penacho amarillo en esta localidad puede contribuir a sostener la elevada población reproductiva en el área y ayudaría a comprender las tendencias poblacionales recientes de las colonias reproductivas de las Islas Malvinas e Isla de los Estados.

Durante la etapa de incubación, el pingüino penacho amarillo de Isla de los Estados de ambos sexos se desplazó lejos de la colonia en dirección sudeste hacia la Zona del Frente Polar. Los machos realizaron viajes más extensos y permanecieron más tiempo que las hembras dentro de la Zona del Frente Polar (incluyendo el Frente Polar en sí mismo) y ambos sexos permanecieron periodos extensos en el Frente Subantártico. El esfuerzo en términos de duración del viaje durante esta etapa fue mayor en los machos que en las hembras, lo que podría explicarse dado que los machos deberán ayunar por un periodo prolongado cuando tomen el último turno de incubación y atiendan al pichón desde la eclosión hasta los 20 días. Durante la incubación las áreas de alimentación no se superponen con las utilizadas por los individuos de las Islas Malvinas, los que utilizan principalmente aguas de la plataforma cercanas a las colonias y sujetas a mayor presión antrópica.

Se encontraron diferencias en el comportamiento de buceo entre los pingüinos machos y hembras, diferencias esperables en esta especie dimórfica. En promedio la duración del buceo y la profundidad máxima alcanzada fue mayor en los machos que en las hembras. No obstante, el rango de profundidades utilizadas en ambos sexos corresponde a la misma zona en la columna de agua y su uso de la misma en función de la hora del día fue similar entre machos y hembras. Esto sugiere que ambos sexos se alimentan de los mismos ítems presa. En general, durante la etapa de cuidado temprano las hembras se alimentan con un mayor esfuerzo que durante el período de incubación, lo que es consistente con el hecho de ser el único miembro de la pareja que alimenta al pichón y con la necesidad de hacerlo a intervalos regulares (debido a que es una etapa crítica en el crecimiento del pichón). Así,

este estudio confirma la plasticidad fenotípica sugerida por Tremblay & Cherel (2003) teniendo en cuenta las áreas de alimentación dadas las diferencias en los parámetros de buceos con los individuos de otras subespecies y los individuos de las Islas Malvinas. Más aún, esta plasticidad fenotípica se extiende y los pingüinos modifican su comportamiento de buceo en función de la etapa dentro del ciclo reproductivo y las diferentes obligaciones parentales en las mismas.

Paralelamente, se encontró evidencia que sugiere que el dimorfismo sexual en esta especie podría haber evolucionado a partir de una diferencia en los roles de machos y hembras durante la etapa reproductiva. Los machos, de mayor tamaño, realizarían la mayor parte de cuidado del pichón mientras que las hembras se encargarían del aprovisionamiento. Esto se sustentó con la división de tareas durante la etapa de cuidado temprano, los mayores períodos en tierra durante la etapa de guardería por parte de los machos, y a la falta de diferenciación en la dieta, lo que permitió descartar la hipótesis inter-sexo para explicar el dimorfismo sexual.

En los Capítulos III y VII de esta tesis se presentó evidencia de que el invierno previo a la temporada reproductiva parece ser la etapa crítica: una menor disponibilidad de alimento durante este período se traduciría en un menor éxito reproductivo y en una menor supervivencia de los adultos. En este estudio se muestra que las poblaciones de las Islas Malvinas y de la Isla de los Estados se alimentan cada una en su propia área de alimentación (Hinterland) durante el período postreproductivo, con una leve superposición en dichas áreas. Estas áreas están sujetas a diferentes presiones antrópicas las que a su vez podrían ser causa de las tendencias poblacionales opuestas. Los

resultados de este estudio sugieren que la causa de las tendencias poblacionales observadas no se limitaría a la influencia humana sino que también podrían incluir las condiciones oceanográficas en las áreas utilizadas. Se postula la hipótesis de que en inviernos más fríos y con condiciones oceanográficas más heterogéneas los pingüinos serían capaces de encontrar alimento suficiente para poder llegar en mejores condiciones a la próxima temporada reproductiva, lo que a su vez se traduciría en un mayor éxito reproductivo.

Los resultados de esta tesis se basan en un análisis de corto plazo. Para poder entender cómo la variabilidad física, biológica y humana en el ambiente que utilizan los pingüinos afecta los procesos demográficos se necesitan series de tiempo de larga duración. Responder a estos interrogantes requiere estudios de largo plazo sobre la dinámica poblacional de los pingüinos, conocer la dieta de esta población durante el invierno, como así también establecer cómo la variabilidad física del océano afecta la disponibilidad de sus presas.

Referencias

Ainley DG, LeResche RE, Sladen WJL (1983) Breeding biology of Adélie penguin. University of California Press, Berkeley.

Ainley DG, Ribic CA, Ballard G, Heath S, Gaffney I, Karl BJ, Barton KJ, Wilson PR, Webb S (2004) Geographic structure of Adélie penguin populations: overlap in colony-specific foraging areas. Ecological Monograph 74(1): 159-178.

Argos (1996) User's manual. CLS service Argos, Toulouse, Francia, 176 pp.

Ashmole NP (1963) The regulation of numbers of tropical oceanic birds. Ibis 103:458-473.

Bannasch R, Wilson RP, Culik BM (1994) Hydrodynamic aspects of design and attachment of a back-mounted device in penguins. Journal of Experimental Biology 194: 83-96.

Barbraud C, Weimerskirch H (2001) Emperor penguins and climate change. Nature, 411, 183–186.

Barlow KE, Croxall JP (2002) Provisioning behaviour of Macaroni Penguins *Eudyptes chrysolophus*. Ibis 144: 248-258.

Becker PH, Wendeln H (1997) A new application for transponders in population ecology of the common tern. The Condor 99: 534-538.

Bethge P, Nicol S, Culik BM, Wilson RP (1997) Diving behaviour and energetics in breeding little penguins (*Eudyptula minor*). Journal of Zoology 242: 483-502 .

Bertolotti MI, Brunetti NE, Carreto JI, Prenski LB, Sánchez RP (1996) Influence of shelf-break fronts on shellfish and fish stocks off Argentina.

International Council for the Exploration of the Sea. CM 1996/S:41. Theme Session S.23 pp.

Bingham M (1998) The distribution, abundance and population trends of gentoo, rockhopper and king penguins in the Falkland Islands. Oryx 32(3): 223-232.

Bocher P, Cherel Y, Labat JP, Mayzaud P, Razouls S, Jouventin P (2001) Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. Marine Ecology Progress Series 223: 261-276.

Boersma PD (1998) Population trends of the Galápagos penguin: impacts of El Niño and La Niña. The Condor 100: 245-253.

Boyd IL, Arnbornd T (1991) Diving behaviour in relation to water temperature in the southern elephant seal: foraging implications. Polar Biology 11:259–266.

Brown CR (1987) Travelling speed and foraging range of macaroni and rockhopper penguins at Marion Island. Journal of Field Ornithology 58: 118-125.

Brown CR, Klages NT (1987) Seasonal and annual variation in diets of Macaroni (*Eudyptes chrysolophus chrysolophus*) and Southern rockhopper (*Eudyptes chrysocome chrysocome*) penguins at subAntarctic Marion Island. Journal of Zoology (London), 212: 7-28.

Cairns DK (1989) The regulation of seabird colony size: a hinterland model. American Naturalist 134(1):141-146.

Chappell MA, Shoemaker VH, Janes DN, Bucher TL (1993) Diving behaviour during foraging in breeding Adelie penguin. Ecology 74: 1204-1215.

Cherel Y, Tremblay Y, Guinard E, Georges JY (1999) Diving behaviour of female northern rockhopper penguins, *Eudyptes chrysocome moseleyi*, during the brooding period at Amsterdam Island (Southern Indian Ocean). Marine Biology 134:375-385.

Clarke J, Kerry K (1998) Implanted transponders in penguins: implantation, reliability and long-term effects. Journal of Field Ornithology 69(2): 149-159.

Clarke J, Manly B, Kerry K, Gardner H, Franchi E, Corsolini F, Focardi S (1998) Sex differences in Adélie penguin foraging strategies. Polar Biology 20: 248-258.

Clarke MR (ed.) (1986) A handbook for the identification of cephalopods beak. Clarendon Press, Oxford, 237 pp.

Clausen A, Pütz K (2002) Recent trends in diet composition and productivity of Gentoo, Magellanic and Rockhopper Penguins in the Falkland Islands. Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 12: 51-61.

Clausen AP (2001) Falkland Islands Penguin Census 2000/01 Falkland Conservation Report.

Clutton-Brock TH (1991) The evolution of parental care. Princeton: Princeton University Press.

Cooper J, Brown CR, Gales RP, Hindell MA, Klages NTW, Moors PJ, Pemberton D, Ridoux V, Thompson KR, Van Heezik YM (1990) Diets and dietary segregation of crested penguins (*Eudyptes*) En: DAVIS LS, DARBY JT (eds.), *Penguin Biology*. Academic Press, San Diego, California, USA, 131-156.

Cooper J, Wolfaardt A, Crawford, R.J.M., (1997) Trends in size and success of breeding colonies of Macaroni and Rockhopper Penguins at Marion Island, 1979/80 - 1995/96. CCAMLR Science 4:125-147.

Cooper W (1992) Rockhopper penguins at the Auckland Islands. Notornis 39:66-67.

Crespo EA, Pedraza SN, Dans SL, Alonso MK, Reyes LM, García NA, Coscarella M, Schiavini ACM (1997) Direct and indirect effects of the highseas fisheries on the marine mammal populations in the northern and central Patagonian coast. Journal of Northwest Atlantic Fisheries Science 22:189-207.

Croxall JP (ed.) (1987) Seabirds feeding ecology and role in marine ecosystems. Cambridge University Press. Cambridge pp407.

Croxall JP, Lishman GS (1987) The food and feeding ecology of penguins. En: Croxall, J.P. (ed.), Seabirds and role in marine ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, 101-133.

Croxall JP, Prince PA (1980) Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia. Biological Journal of the Linnean Society 4: 103-131.

Croxall JP, Prince PA, Baird A, Ward P (1985) The diet of Southern rockhopper penguin *Eudyptes chrysocome* at Beauchene Island, Falkland Islands. Journal of Zoology (London) 206: 485-496.

Croxall JP, Reid K, Prince PA (1999) Diet, provisioning and productivity responses of marine predators to differences in availability of Antarctic krill. Marine Ecology Progress Series 177: 115-131.

Croxall JP, Wood AG (2002) The importance of the Patagonian shelf for top predator species breeding at South Georgia. Aquatic Conservation: Marine and freshwater ecosystems 12: 101-118.

Croxall J P, Trathan P N, Murphy EJ (2002) Environmental change and Antarctic seabird populations. Science 297:1510-1514.

Croxall JP, Rothery P (1993) Population regulation of seabirds: implications of their demography for conservation. pp 272-296 en Perrins, C.M., J.-D. Lebreton y G.J.M. Hirons (eds.): Bird Population Studies. Relevance to Conservation and Management. Oxford University Press, Oxford.

Croxall JP, Briggs DR, Kato A, Naito Y, Watanuki Y, Williams TD (1993) Diving pattern and performance in the macaroni penguin *Eudyptes chrysolophus*. Journal of Zoology 230, 31-47.

Croxall JP, Davis RW, O'Connell MJ (1988) Diving patterns in relation to diet of gentoo and macaroni penguins at South Georgia. The Condor 90, 157-167.

Cunningham DM, Moors PJ (1994) The decline of Rockhopper Penguins *Eudyptes chrysocome* at Campbell Island, Southern Ocean and the influence of rising sea temperatures. Emu 94: 27-36.

Dadon JR, Boltovskoy D (1982) Zooplanctonic recurrent groups (Pteropoda, Euphausiacea, Chaetognatha) in the southwestern Atlantic ocean. Physis A 41(100):63-83.

De Solla S, Bonduriansky R, Brooks RJ (1999) Eliminating autocorrelation reduces biological relevant of home range estimates. Journal of Animal Ecology 68:221–234.

Drent RH, Daan S (1980) The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. Ardea 68: 225-252.

Duarte WE, Moreno CA (1981) The specialized diet of *Harpagifer bispinis*: its effect on the diversity of the Antarctic intertidal amphipods. Hydrobiologia 80: 241-250.

Dubischar CD, Lopes RM, Bathman UV (2002) High summer abundances of small pelagic copepods at the Antarctic Polar Front- implications for ecosystem dynamics. Deep-Sea Research Part II 49: 3871-3887.

Duffy DC, Jackson S (1986) Diet studies of seabirds: a review of methods. Colonial Waterbirds 9:1-17.

Ehrlich MD, Sánchez RP, Ciechomski JD (1999) Ichthyoplankton composition, distribution and abundance on the southern patagonian shelf and adjacent waters. INIDEP Documento Científico 5:37-65.

Ellis S, Croxall JP, Cooper J (eds.) (1998) Penguin Conservation Assessment and Management Plan. Report IUCN/SSC Conservation Breeding Specialist Group. Appley valley, Minnessota, USA. 154 pp.

Emslie SD, McDaniel JD (2002) Adelie penguin diet and climate change during the middle to the late Holocene in northern Marguerite Bay, Antarctic Peninsula. Polar Biology 25: 222-229.

Fischer W, Hureau JC (eds.) (1985) FAO species identification sheets for fishery purposes. Southern Ocean (Fishing Areas 48,58 and 88) (CCAMLR Convention Area). Vol. I. FAO, Roma. 232 pp.

Forcada J, Trathan PN, Reid K, Murphy E J (2005) The effects of global climate variability in pup production of Antarctic seals. Ecology 86(9): 2408-2417.

Forcada J, Trathan P N, Reid K, Murphy E.J, Croxall J P (En prensa) Contrasting population changes in sympatric penguin species with climate warming. Biological Conservation.

Fraser WR, Trivelpiece W Z, Ainley DG, Trivelpiece SG (1992) Increases in Antarctic penguin populations: reduced competition with whales or a loss of sea ice due to environmental warming? Polar Biology 11:525-531.

Frederiksen M, Wanless S, Harris MP, Rothery P, Wilson LJ (2004) The role of industrial fisheries and oceanographic change in the decline of North Sea black-legged kittiwakes. Journal of Applied Ecology 41, 1129–1139.

Frere E, Gandini M, Gandini P, Holik T, Lichtschein V, Oliva Day M (1993) Variación anual en el número de adultos reproductivos en una nueva colonia de pingüinos penacho amarillo *Eudyptes crestatus* (Spheniscidae) en Isla Pingüino, Santa Cruz, Argentina. Hornero 13: 293-294.

Frere E, Gandini P, Lichtschein V (1996) Variación latitudinal en la dieta del Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la costa patagónica, Argentina. Ornitología Neotropical 7:35-41.

Furness RW, Monaghan P (1987). Seabird Ecology. Blackie. 164 pp.

Gandini P, Boersma DP, Frere E, Gandini M, Holik T, Lichtschein V (1994) Magellanic penguins *Spheniscus magellanicus* affected by chronic petroleum pollution along coast of Chubut, Argentina. The Auk 111(1): 20-27.

Gandini P, Frere E, Boersma PD (1996) Status and conservation of Magellanic penguins *Spheniscus magellanicus* in Patagonia, Argentina. Birdlife Conservation International 6:307-316.

Gandini P, Frere E, Pettovello AD, Cedrola PV (2000) Interaction between Magellanic penguins and shrimp fisheries in Patagonia, Argentina. The Condor 101: 783-789.

Gendner JP, Gauthier-Clerc M, Le Bohec C, Descamps S, Le Maho Y (2005) A new application for transponders in studying penguins. Journal of Field Ornithology 76(2): 138-142.

Gibbons MJ, Spiridonov VA, Tarling G (1999) Euphausiacea En: Boltovskoy D (ed.), South Atlantic Zooplankton. Backhuys Publishers, Leiden. The Netherlands, pp 1241-1279.

Gilardi JD (1992) Sex-specific foraging distributions of Brown Boobies in the eastern tropical Pacific ocean. Colonial Waterbirds 15: 148–151.

Glorioso PD, Flather RA (1997) The Patagonian shelf tides Progress in Oceanography 40: 263-283.

Gon O, Heemstra PC (eds.) (1990) Fishes of the southern ocean JLB. Smith Institute of Ichthyology, Grahamstown, 462 pp. 12 pls.

González AF, Trathan PN, Yau C, Rodhouse PG (1997) Interactions between oceanography, ecology and fishery biology of the ommastrephid squid *Martialia hyadesi* in the South Atlantic. Marine Ecology Progress Series 152:205-215.

González-Solís J, Croxall JP, Wood AG (2000) Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels, *Macronectes halli*, during incubation. Oikos 90: 390-398.

Gremillet D, Wilson RP, Wanless T, Chater T (2000) Balck-browed albatrosses, international fisheries and the Patagonian Shelf. Marine Ecology Progress Series (195): 269-280.

Guerrero RA, Piola AR (1997) Water masses in the continental shelf En: Boschi E (ed) El Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros Tomo 1. Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales INIDEP 107-118.

Guglielmo L, Ianora A (eds.) (1997) Atlas of Marine Zooplankton/ Straits of Magellan Amphipods, Euphausiids, Mysids, Ostracods and Chaetognaths Springer- Verlag Berlin Heidelberg New York.

Guinard E, Weimerskirch H, Jouventin P (1998) Population changes of the Northern Rockhopper Penguin on Amsterdam and Saint Paul Islands. Colonial Waterbirds 21: 222-228.

Hedrick AV, Temeless EJ (1989) The evolution of sexual dimorphism in animals- hypothesis and tests. Trends in Ecology and Evolution 4(5): 136-138.

Hill Roger D (1994) Theory of geolocation by light levels págs. 227-236 en: Le Bouf BJ, Laws RM (eds.) Elephant seals: population, ecology, behavior and physiology. Vol XII. University California Press, Berkerley.

Hindell, MA (1988) The Diet of the Rockhopper Penguin *Eudyptes chrysocome* at Macquarie Island. Emu 88:227-233.

Horne RSC (1985) Diet of Royal and Rockhopper penguins at Maquarie Island. Emu 85:150-156.

Horning M, Trillmich F (1997) Ontogeny of diving behaviour in the Galapagos fur seal. Behaviour 134:1211-1257.

Hosie GW, Fukuchi M, Kawaguchi S (2003) Development of the Southern Ocean Continuous Plankton Recorder survey. Progress in Oceanography 58 (2-4): 263-283.

Huin N (2002) Dead penguins present complicated problem. Falklands Conservation Newsletter May 2002.

Hull CJ (1999a) Comparison of the diets of breeding royal (*Eudyptes schlegeli*) and rockhopper (*Eudyptes chrysochome*) penguins on Macquarie Island over three years. Journal of Zoology 247:507-529.

Hull CL (1996) Morphometric indices for sexing adult royal *Eudyptes schlegeli* and rockhopper *E. chrysocome* penguins at Macquarie Island. Marine Ornithology 24 (1,2) 23-27.

Hull CL, Hindell M, Le Mar K, Scofield P, Wilson J, Lea MA (2004) The breeding biology and factors affecting reproductive success in rockhopper

penguins *Eudyptes chrysocome* at Macquarie Island. Polar Biology 27: 711-720.

Hull C L (1999b) The foraging zones of breeding Royal (*Eudyptes schlegeli*) and Rockhopper (*E. chrysocome*) penguins: an assessment of techniques and species comparison. Wildlife Research 26: 789- 803.

Hull CL (2000) Comparative diving behaviour and segregation of the marine habitat by breeding Royal Penguins, *Eudyptes schlegeli*, and eastern Rockhopper Penguins, *Eudyptes chrysocome filholi*, at Macquarie Island. Canadian Journal of Zoology 78(3):333-345.

Hulley PA (1981) Results of the research cruise of FRV 'Walter Herwig' to South America. LVIII family Myctophidae (Osteicthyes, Myctophiformes). Archiv Fischereiwissenschaft 31:1–300.

Hunt GL, Schneider DC (1987) Scale dependent processes in the physical and biological environment of seabirds. En: Croxall JP (ed) The feeding ecology of seabirds and their role in marine ecosystems. Cambridge University Press, Cambridge, p 7-41.

Hurlbert SH (1984) Pseudoreplication and the design of ecological experiments. Ecological Monographs 54: 187-211.

Hyrenbach KD, Fernández P, Anderson DJ (2002) Oceanographic habitats of two sympatric North Pacific albatrosses during the breeding season. Marine Ecology Progress Series 233: 283-301.

Hyslop EJ (1980) stomach contents analysis- a review of methods and their application. Journal of Fisheries Biology, 17: 411-429.

Jansen JK, Boveng PL, Bengtson JL (1998) Foraging modes of chinstrap penguins: contrasts between day and night. Marine Ecology Progress Series 165:161-172.

Jazdsewski K (1982) Amphipod crustaceans in the diet of pygoscelid penguins of the King George Island, South Shetland Islands, Antarctica. Polar Research 2:133-144.

Jenouvrier S, Barbraud C and Weimerskirch H (2003) Effects of climate variability on the temporal population dynamics of southern fulmars. Journal of Animal Ecology 72, 576–587.

Jenouvrier S, Barbraud C, Cazelles B and Weimerskirch H (2005) Modelling population dynamics of seabirds: importance of the effects of climate fluctuations on breeding proportions. Oikos 108: 511-522.

Jouventin P, Weimerskirch H(1990) Satellite tracking of wandering albatrosses. Nature 343: 746-748.

Kerry K, Clarke J, Else G (1993) The use of an automated weighing and recording system for the study of the biology of Adélie penguins *Pygoscelis adeliae* Proc. NIPR Symp. Polar Biology 6: 62-75.

Klages NT, Brooke M DE L, Watkins BP (1988) Prey of northern rockhopper penguins at Gough Island, South Atlantic Ocean. Ostrich, 59: 162-165.

Klages NT, Gales RP, Penberton D (1989) Dietary segregation of macaroni and rockhopper penguins at Heard Island. Australian Wildlife Research 16: 599-604.

Kooyman GL (1989) Diverse divers: Physiology and Behaviour Springer Verlag, Berlin.

Kooyman GL, Cherel Y, Le Maho Y, Croxall JP, Thorson PH, Ridoux V, Kooyman CA (1992) Diving behavior and energetics during foraging cycles in King Penguins. Ecological Monographs 32(1):143-163.

Kooyman GL, Kooyman TG (1995) Diving behavior of emperor penguins nurturing chicks at Coulman Island, Antarctica. Condor 97:536-549.

Lack D (1967) Interrelationships in breeding adaptations as shown by marine birds. Proc XIV Intern. Ornithol. Congr., pp 3-42.

Liddle GM (1994) Interannual variation in the breeding biology of the Antarctic prion *Pachyptila desolata* at Bird Island, South Georgia. Journal of Zoology (London) 234: 125-139.

Lundberg A (1986) Adaptive advantages of reversed sexual dimorphism in European owls. Ornis Scandinavica 17: 133–140.

Malacalza V, Bertelotti LM, Poretti T (1997): Variación estacional de la dieta de *Phalacrocorax magellanicus* (Aves: Phalacrocoracidae) en Punta Loma (Chubut, Argentina). Neotropica 43(109-110), 35-37.

McCafferty DJ, Boyd IL, Walker TR, Taylor RI (1998) Foraging responses of Antarctic fur seals to changes in the marine environment. Marine Ecology Progress Series 166: 285-299.

Monaghan P (1996) Relevance of the behaviour of seabirds to the conservation of marine environments. Oikos 77: 227-237.

Montevecchi WA (1993) Birds as indicators of change in marine prey stocks. Págs. 217-266 en Furness, R.W. y J.J.D. Greenwood (eds.): Birds as Monitors of Environmental Change. Chapman & Hall, Londres.

Moore JK, Abbot MR (2002) Surface chlorophyll concentrations in relation to the Antarctic Polar Front: seasonal and spatial patterns from satellite observations. Journal of Marine Systems 37: 69-86.

Moore JK, Abbott MR, Richman JG (1997) Variation in the location of the Antarctic Polar Front (90-20º W) from satellite sea surface temperature data. Journal of Geophysical Research Oceans 102: 27825–27833.

Moors PJ (1986) Decline in numbers of Rockhopper Penguins at Campbell Island. Polar Record 23:69-73.

Mouat B, Collins MA, Pompert J (2001) Patterns in the diet of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Falkland Islands jigging fishery. Fisheries Research 52: 41-49.

Mueller HC (1990) The evolution of reversed sexual dimorphism in size in monogamous species of birds. Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society 65: 553–587.

Newton I (1979) Population Ecology of Raptors. Berkhamsted: T. & A. D. Poyser.

Nisbet ICT (1989) Long-term ecological studies of seabirds. Colonial Waterbirds 12: 143-147.

North AW (2004) Mackerel icefish size and age at South Georgia and Shag Rocks. CCAMLR Science 11,.

North AW, White MG, Trathan PN (1998) Interannual variability in the early growth rate and size of the Antarctic fish *Gobionotothen gibberifrons* (Lonnberg). Antarctic Science 10, 416-422.

Orsi A, Whitworth III T, Nowli WD (1995) On the meridional extent of the Antarctic Circumpolar Current. Deep-Sea Research I, 42(5): 641-673.

Otley HM, Clausen AP, Christie DJ, Pütz K (2004) Aspects of the breeding biology of the Magellanic Penguin in the Falkland Islands. Waterbirds 27(4): 396-405.

Park YH, Charriaud E, Fieux M (1998) Thermohaline structure of the antarctic surface water/winter water in the Indian sector of the Southern Ocean. Journal of Marine Systems 17:5–23.

Parker G, Paterlini MC, Violante RA (1997) El fondo marino. En: Boschi EE (ed) El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 1. Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Mar del Plata, Argentina, p 65-88.

Paves H, Pequero G, Bertran C, Vargas L (2005) Limnetic feeding in *Eleginops maclovinus* (Valenciennes 1830) in the Valdivia Rover, Chile. Interciencia 30(3): 120.

Pereira Brandini F, Boltovskoy D, Piola A, Kocmur S, Rötger R, Abreu PC, Mendes Lopes R (2000) Multiannual trends in fronts and distribution of nutrient and chlorophyll in the southwestern Atlantic (30º-62º S). Deep-Sea Research Part I 47: 1015-1033.

Perissinotto R, McQuaid CD (1992) Land-based predator impact on vertically migrating zooplankton and micronecton advected to a Southern Ocean archipelago. Marine Ecology Progress Series 80:15-27.

Piola AR, Rivas AL (1997) Corrientes en la plataforma continental. En Boschi EE (ed) El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Tomo 1. Antecedentes históricos de las exploraciones en el mar y las características ambientales. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Mar del Plata, Argentina, p 119-132.

Prince PA, Wood AG, Barton T, Croxall JP (1992) Satellite tracking of wandering albatrosses (*Diomedea exulans*) in the South Atlantic. Antarctic Science 4(1): 31-36.

Punta GE, Saravia JRC, Yorio PM (1993) The diet and foraging behaviour of two Patagonian cormorants. Marine Ornithology 21: 27-36.

Pütz K (2002a) Spatial and temporal variability in the foraging areas of breeding King Penguins. The Condor 104: 528-538.

Pütz K, Clausen AP, Huin N, Croxall JP (2003b) Re-evaluation of historical Rockhopper Penguin population data in the Falkland Islands. Waterbirds 26: 169-175.

Pütz K, Ingham R J, 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 Biology, 24: 793-807.

Pütz K, Smith JG, Ingham RJ, Lüthi BH (2002b) Winter dispersal of Rockhopper Penguins *Eudyptes chrysocome* from the Falkland Islands and its implications for conservation. Marine Ecology Progress Series 240: 273-284.

Pütz K, Smith JG, Ingham RJ, Lüthi BH (2003a). Satellite tracking of male Rockhopper Penguins *Eudyptes chrysocome* during the incubation period at the Falkland Islands. Journal of Avian Biology 34: 139-144.

Pütz K, Raya Rey A, Huin N, Schiavini A, Lüthil BH (en prensa) Diving characteristics of Southern Rockhopper Penguins (*Eudyptes c. chrysocome*) in the Southwest Atlantic. Marine Biology.

Quintana F, Dell´Arciprete OP (2002) Foraging grounds of southern giant petrels *Macronectes giganteus* on the Patagonian shelf. Polar Biology 25: 159-161.

Radl A, Culik, BM (1999) Foraging behavior and reproductive success in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*): a comparative study of two colonies in southern Chile. Marine Biology 133:381-393.

Reid K, JP Croxall (2001) Enviromental response of upper trophic-level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem. Proceeding of the Royal Society of London Serie B 268: 377-384.

Ridoux V (1994) The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. Marine Ornithology, 22(1): 1-192.

Robison BH (2005) What drives the diel vertical migrations of Antarctic midwater fish? Journal of Marine Biological Association UK 83:639-642.

Rodhouse PG, Prince PA, Trathan PN, Hatfield, E.M.C., Watkins, J.L., Bone, D.G., Murphy, E.J., White, M.G. (1996) Cephalopods and mesoscale oceanography at the Antarctic Polar Front: satellite tracked predators locate pelagic trophic interactions. Marine Ecology Progress Series, 136: 37-50.

Rodhouse PG, Symon C, Hatfield EMC (1992) Early life cycle of cephalopods in relation to the major oceanographic features of the southwest Atlantic Ocean. Marine Ecology Progress Series 89:183-195.

Ropert-Coudert Y, Wilson RP, Daunt F, Kato K (2004) Patterns of energy acquisition by a central place forager: benefits of alternating short and long foraging trip. Behavioral Ecology 15(5): 824-830.

Sabatini M, Reta R, Matano R (2004) Circulation and zooplankton biomass over the southern Patagonian shelf during late summer. Continental Shelf Research 24: 1359-1373.

Sabatini ME, Alvarez Colombo GL (2001) Seasonal pattern of zooplankton biomass in the Argentinian shelf off Southern Patagonia (45°- 55° S). Scientia Marina 65(1):21-31.

Sabatini ME, Alvarez Colombo GL, Ramirez F (1999) Zooplankton biomass in the reproductive area of the southern blue whiting (*Micromesistius australis*) INIDEP Documento Científico 5: 23-35.

Sanchez RP, Ciechomski JD (1995) Spawning and nursery grounds of pelagic fish species in the sea-shelf off Argentina and adjacent areas. Scientia Marina 59(3-4): 455-478.

Sánchez RP, Remeslo A, Madirolas A, Ciechomski JD (1995) Distribution and abundance of post-larvae and juveniles of the Patagonian sprat, (*Sprattus fuegensis*), and related hydrographic conditions. Fisheries Research 23: 47-81.

Schiavini A (2000) Staten Island, Tierra del Fuego: The largest breeding ground for Southern Rockhopper Penguins? Waterbirds, 23(2):286-291.

Schiavini A, Raya Rey A (2004) Long days, long trips: foraging ecology of female rockhopper penguin brooding chicks at Tierra del Fuego. Marine Ecology Progress Series 275: 251-262.

Schiavini ACM, Frere E, Yorio P (1998) Distribución reproductiva y abundancia de las aves marinas de la Isla Grande de Tierra del Fuego, Isla de los Estados e Islas de Año nuevo (Provincia de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur). Capítulo 9 En: Atlas de la distribución reproductiva y abundancia de las aves marinas en el litoral argentino. P. Yorio, E. Frere, P. Gandini y G. Harris (eds.): 179-221. Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica. Fundación Patagonia Natural y Wildlife Conservation Society. Instituto Salesiano de Artes Gráficas, Buenos Aires.

Schiavini ACM, Frere E, Yorio P, Parera A (1999) Las aves marinas de la Isla de los Estados, Tierra del Fuego, Argentina: revisión histórica, estado poblacional y problemas de conservación. Anales del Instituto de la Patagonia Austral 27:25-40.

Schreer JF, Kovacs KM (1997) Allometry of diving capacity in air-breathing vertebrates. Canadian Journal of Zoology 75:339-358.

Schreer JF, Kovacs KM, O'Hara Hines RJ (2001) Comparative diving patterns of pinnipeds and seabirds. Ecological Monograph 71 (1):137-162.

Schreiber EA (2001) Climate and weather effects on seabirds. Biology of Marine Birds (eds. EA Schreiber & J Burger), pp 179-207. CRC Press, Boca Raton, FL.

Seddon PJ, Van Heezik Y (1990) Diving depths of the yellow penguin *Megadyptes antipodes*. Emu 90: 53-57.

Servicio de Hidrografía Naval (1993) Carta H-148. Isla de los Estados. Estrecho Le Maire. Buenos Aires, Argentina

Smetacek V, Klaas C, Menden-Deuer S, Rynearson T (2002) Mesoscale distribution of dominant diatom species relative to the hydrographical field along the Antarctic Polar Front. Deep-Sea Research Part II 49: 3835-3848.

Stokes DL, Boersma PD, Davis LD (1998) Satellite tracking of Magellanic Penguins migration. The Condor 100: 376-381

Strange IJ (1982) Breeding ecology of the rockhopper penguin (*Eudyptes crestatus*) in the Falkland Islands. Le Gerfaut 72: 137-188

Takahashi A, Dunn MJ, Trathan PN, Sato K, Naito Y, Croxall JP (2003) Foraging strategies of chinstrap penguins at Signy Island, Antarctica: importance of benthic feeding on Antarctic Krill. Marine Ecology Progress Series 250:279-289.

Tarling GA, Ward P, Sheader M, Williams JA, Simon C (1995) Distribution patterns of macrozooplancton assemblages in the southwest Atlantic. Marine Ecology Progress Series 120: 29-40.

Taylor SS, Leonard ML, Boness DJ, Majluf P (2002) Foraging by Humboldt penguins (Spheniscus humboldti) during the chick-rearing period: general patterns, sex differences, and recommendations to reduce incidental catches in fishing nets . Canadian Journal of Zoology 80 (4): 700-707.

Thompson KR (1993) Variation in Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus* diet in the Falkland Islands. Marine Ornithology 21(1/2):57-67.

Trathan PN, Murphy EJ (2002) Sea surface temperature anomalies near South Georgia: Relationships with the pacific El Niño regions. Journal of Geophysical Research, 108, art. no.8075.

Trathan PN, Murphy EJ, Forcada J, Croxall JP, Reid K, Thorpe SE (2005) Physical forcing in the southwest Atlantic: ecosystem control. En I. L. Boyd and S. Wanless, editors. Managing marine ecosystems, Cambridge University Press, Cambridge, UK. En prensa.

Trathan PN, Brierly AS, Brandon MA, Bone DG, Goss C, Grant SG, Murphy EJ, Watkins JL (2003) Oceanographic variability and changes in Antarctic krill (*Euphausia superba*) abundance at South Georgia. Fisheries Oceanography 12, 569-583.

Trathan PN, Croxall JP, Murphy E J (1996) Dynamics of Antarctic penguin populations in relation to inter-annual variability in sea ice distribution. Polar Biology 16:321- 330.

Tremblay Y, Cherel Y (2003) Geographic variation in the foraging behavior, diet and chick growth of rockhopper penguins. Marine Ecology Progress Series, 251: 279-297.

Tremblay Y, Cherel Y (1999) Synchronous underwater foraging behavior in penguins. The Condor 101: 179-185.

Tremblay Y, Cherel Y (2000) Benthic and pelagic dives: a new foraging behaviour in rockhopper penguins. Marine Ecology Progress Series 204:257-267.

Tremblay Y, Cherel Y (2005) Spatial and temporal variation in the provisioning behaviour of female rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome filholi*. Journal of Avian Biology 36: 135-145.

Tremblay Y, Guinard E, Cherel Y (1997) Maximum diving depths of northern rockhopper penguins (*Eudyptes chrysocome moseleyi*) at Amsterdam Island. Polar Biology 17:119-122.

Venegas C (1999) Estado de conservación de las especies de pingüinos en la Región de Magallanes, Chile. Estudios Oceanológicos 18: 15-56.

Vinogradov G (1999) Amphipoda. En: Boltovskoy D (ed) South Atlantic Zooplankton. Backhuys Publishers. Leider, The Netherlands, p 1141-1240.

Waluda C M, Trathan PN, Rodhouse P G (1999) Influence of oceanographic variability on recruitment in the *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) fishery in the South Atlantic. Marine Ecology Progress Series 183, 159-167.

Waluda C M, Trathan PN, Rodhouse P G (2004) Synchronicity in southern hemisphere squid stocks and the influence of the Southern Oscillation and Trans Polar Index. Fisheries Oceanography 13, 1-12.

Warham J (1972) Breeding seasons and sexual dimorphism in rockhopper penguins. The Auk 89(1): 86-105.

Warham J (1975) The crested penguins En: Stonehouse B (ed) The biology of penguins. Macmillian, pp 189-269.

Weimerskirch H, Doncaster CP, Cuenot-Chaillet K (1994) Pelagic seabirds and the marine environment: foraging patterns of wandering albatrosses in relation to prey availability and distribution. Proceedings of the Royal Society of London Serie B 255: 91-97.

Weimerskirch H, Guionnet T, Martin J, Schaffer SA, Costa DP (2000) Fast and fuel efficient? Optimal use of wind by flying albatrosses. Proceedings of the Royal Society of London Serie B 267: 1869-1874.

Wienecke BC, Robertson G (1997) Foraging space of emperor penguins *Aptenodytes forsteri* in Antarctic shelf waters in winter. Marine Ecology Progress Series 159: 249-263.

Williams AJ (1982) Chick-feeding rates of Macaroni and rockhopper penguins at Marion Island. Ostrich 53(3): 129-134.

Williams AJ, McEldowney A (1990) A guide to the fish otoliths from waters off the Australian Antarctic Territory, Heard and Macquarie Islands. ANARE Research Note 75:1-173.

Williams TD (1995) The Penguins. Oxford University Press, Oxford. 295pp

Williams TD, Croxall JP (1991) Annual variation in breeding biology of macaroni penguins, *Eudyptes chrysolophus*, at Bird Island, South Georgia. Journal of Zoology (London) 223: 189-202.

Wilson RP (1984) An improved stomach pump for penguins and other seabirds. Journal of field Ornithology 55(1): 110-112.

Wilson RP (1995) Foraging ecology. En: Williams TD (ed) The Penguins. Oxford University Press, Oxford, UK. Pp 81-106.

Wilson RP, Bost CA, Pütz K, Charrassin JB, Culik BM, Adelung D (1997b) Southern rockhopper penguin *Eudyptes chrysocome chrysocome* foraging at Possession Island. Polar Biology 17:323-329.

Wilson RP, Culik B, Coria NR, Adelung D, Spairani HJ (1989) Foraging Rhythms in Adélie Penguins (*Pygoscelis adeliae*) at Hope Bay, Antarctica; Determination and Control. Polar Biology 10:161-165.

Wilson RP, Kreye JM, Lucke K, Urquhart M (2004) Antennae on transmitters on penguins: balancing energy budgets on the high wire. Journal of Experimental Biology 207: 2649-2662.

Wilson RP, Pütz K, Bost CA, Culik BM, Bannasch R, Reins T, Adelung D (1993) Diel dive depth in penguins in relation to diel vertical migration of prey: whose dinner by candlelight. Marine Ecology Progress Series 94:101-104.

Wilson RP, Pütz K, Peters G, Culik B, Scolaro JA, Charrassin J-B, Ropert-Coudert Y (1997a) Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. Wildlife Society Bulletin 25: 101-106.

Wilson RP, Scolaro JA, Peters G, Laurenti S, Kierspel M, Gallelli H, Upton J (1995) Foraging areas of Magellanic penguins *Spheniscus magellanicus* breeding at San Lorenzo, Argentina, during the incubation period. Marine Ecology Progress Series 129: 1-6.

Woehler EJ (1993) The distribution and abundance of Antarctic and Subantarctic Penguins. Cambridge, Scientific Committee on Antarctic Research.

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. Journal of Avian Biology 31: 278-286.

Wyansky DM, Targett TE (1981) Feeding biology of fishes in the endemic Antarctic Harpagiferidae. Copeia 3: 686-693.

Xavier JC, Croxall JP, Trathan PN, Wood AG (2003) Feeding strategies and diets of breeding grey-headed and wandering albatrosses at South Georgia. Marine Biology 143(2): 221-232.

Ydenberg RC, Clark CW (1989) Aerobiosis and anaerobiosis during diving by western grebes: an optimal foraging approach. Journal of Theoretical Biology 139: 437-449.