



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Ecología trófica del Pingüino de Magallanes *Spheniscus magellanicus* en Isla de los Estados y Canal de Beagle: variación temporal, espacial y consistencias individuales

Tesis presentada para optar el título de Doctora de la Universidad de Buenos Aires en el Área: Ciencias Biológicas

Samanta Graciela Dodino

Directora: Dra. Andrea Raya Rey

Directora Adjunta: Dra. Luciana Riccialdelli

Consejero de Estudios: Dr. Javier López de Casenave

Laboratorio de ecología y conservación de vida silvestre

Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET)

Fecha de defensa: 24 de junio 2020

Ecología trófica del Pingüino de Magallanes *Spheniscus magellanicus* en Isla de los Estados y Canal Beagle: variación temporal, espacial y consistencias individuales

Resumen

El nicho trófico de una población puede segregarse entre individuos según edades, sexos, especialización individual, y entre colonias de una misma especie en distintos ambientes y/o con tamaños poblacionales diferentes. Tres colonias de pingüino de Magallanes en Tierra del Fuego (Isla Martillo, Bahía Franklin e Isla Observatorio) se encuentran en condiciones oceanográficas contrastantes y tienen tamaños poblacionales diferentes, lo que las convierte en un buen modelo para estudiar la ecología trófica de un ave marina. El objetivo principal de este estudio fue describir y comparar el nicho trófico (inferido a través del nicho isotópico) de este pingüino en las tres colonias. Se determinaron los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en sangre y plumas y se evaluaron diferencias entre sexos, edades, colonias y etapas. Se combinaron los análisis de nicho isotópico con análisis de exposición al mercurio (Hg) en las tres colonias. Se evaluaron consistencias individuales, aprovisionamiento selectivo y variaciones inter-anales en el nicho isotópico en Isla Martillo. Durante la etapa pre-muda, el análisis isotópico y de Hg, mostró que las tres colonias utilizan áreas de forrajeo diferentes y/o de diferentes extensiones. Además de un gradiente isotópico desde el interior del Canal Beagle hacia aguas oceánicas, existe un gradiente creciente en la [Hg] en el mismo sentido. Durante el cuidado temprano de pichones se observó segregación en el nicho entre adultos, pichones y juveniles entre colonias, que reflejó el uso de áreas de alimentación cercanas a cada colonia. Durante toda la temporada de cría, se observó una alta variabilidad intra-familiar, ausencia de

aprovisionamiento selectivo y ausencia de consistencia individual que reflejaron cambios en el consumo de presas y en las áreas utilizadas entre etapas. Durante la dispersión invernal, se observó que la especie utilizó extensas áreas de la plataforma patagónica (desde los 54°S hasta los 38°S), y presentó una segregación sexual latitudinal que se correlacionó con valores isotópicos diferentes, pero con iguales posiciones tróficas. Por último, se encontró una variación histórica en el nicho isotópico que correlacionó con cambios en la composición de la dieta hacia presas de menor nivel trófico más disponibles en los últimos años. Este trabajo proporciona información esencial para la toma de decisiones dirigidas a la conservación de las especies y la planificación marina espacial.

Palabras claves: *Spheniscus magellanicus*, Tierra del Fuego, nicho isotópico, isotopos estables, cuidado de pichones, pre-muda, dispersión invernal, segregación intra-específica.

Trophic ecology of the Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus* in Staten Island and Beagle Channel: temporal and spatial variation and individual consistencies

Abstract

The trophic niche of a population can be segregated among individuals according to ages, sexes, individual specialization, and between colonies of the same species in different environments and/or with different population sizes. Three Magellanic penguin colonies in Tierra del Fuego (Martillo Island, Franklin Bay and Observatorio Island) are in contrasting oceanographic conditions and have different population sizes, which turn them into a good model for studying trophic ecology in a seabird. The main objective of this study was to describe and compare the trophic niche (inferred through its isotopic niche) in the three colonies. We determined the values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in blood and feathers and evaluated differences between and within sexes, ages, colonies and stages. We combined isotopic niche analysis with mercury (Hg) exposure analysis in the three colonies. We assessed individual consistency, selective provisioning and inter-annual variations in the isotopic niche in Martillo Island. During the pre-molt stage, the isotopic and Hg analysis showed that the three colonies use different foraging areas and/or different extensions. In addition to an isotopic gradient from the interior of the Beagle Channel to oceanic waters, there is an increasing gradient in [Hg] in the same direction. During early chick-rearing, we observed segregation in the niche among adults, chicks and juveniles between colonies, which reflected feeding areas close to each colony. Throughout the whole chick-rearing, we observed high intra-family variability, absence of selective provisioning, and absence of individual consistency that reflected changes in the consumption of prey and in the areas

used between stages. During the winter dispersion, we observed that the species used large areas of the Patagonian shelf (from 54°S to 38°S), and presented a latitudinal sexual segregation that correlated with different isotopic values but with the same trophic positions. Finally, we found an historical variation in the isotopic niche that correlated with changes in the diet composition towards prey at lower trophic levels, more available in recent years. This work provides essential information for decision making targeting the conservation of the species and spatial marine planning.

Keywords: *Spheniscus magellanicus*, Tierra del Fuego, isotopic niche, stable isotopes, chick rearing, pre-molt, winter dispersal, intra-specific segregation.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible gracias al esfuerzo, energía, decisión, amor y acompañamiento colectivo materializado en formas diversas. Espero que estos agradecimientos estén a la altura que esta tesis se merece, llegar a transmitirla fue posible gracias a todo este apoyo:

A las instituciones que confiaron dando su soporte material y logístico: a CONICET, por la beca doctoral otorgada. A la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2012-1832, PICT 2014-1879, PICT 2013-2228, PICT 2016-0195). A la Administración del AMP-Namuncurá-Banco Burdwood. A Wildlife Conservation Society. A la fundación Antarctic Research Trust. A la Universidad Estatal de Louisiana. A Henk Boersma por sus traslados a Isla de los Estados. A Piratour y especialmente a Andrés Greco por los traslados a Isla Martillo. A CADIC por darme el lugar de trabajo en el bello submarino amarillo.

A la UBA por la formación en este camino académico. A cada persona que habita el suelo argentino y permite que siga existiendo en nuestro país la educación pública.

A mis directoras, Andrea y Luciana, por el apoyo y la confianza en todos y cada uno de los momentos que atravesé en esta tesis. Por formarme como científica y enseñarme a cuestionar. Por ser soportes anímicos incondicionales y jamás dudar en que iba a poder llegar hasta acá. Gracias, gracias, gracias y gracias! No hubiera llegado hasta acá sin sus acompañamientos sin importar en que parte del mapa me hallaba.

Al LECóViS. A Gaby por enseñarme sus sabidurías en el campo, a Uli y Nico que hicieron posible la colecta de datos en Bahía Franklin y el análisis isotópico, y a todos los que posibilitaron la toma de las muestras en Isla Martillo y la colocación y recolección de los

geolocalizadores. A los colaboradores con el laboratorio, Iñaqui, Silvia, Lida y Marcela que permitieron la toma de datos en Isla Observatorio. A Nati Dellabianca por sus infinitas energías que me empujaron hacia adelante.

A mi compañera y amiga incondicional, Ani, gracias por ser, estar y acompañarme en todo.

Al LEyCA por refugiarme en mi tiempo en Buenos Aires. Gracias Juani por el soporte en la furia de la humedad con infinitos mates en tiempos extremadamente difíciles. Gracias Nico por las críticas, los cuestionamientos y las palabras de aliento en todos los subibajas.

A Uli, el hermano que me regalo este universo y que me acompaña en el camino que sea que haya que transitar. A Lu por transmitirme su garra, su amor y su aguante enorme, gracias por los infinitos “Vos no pares de escribir!”.

A toda la familia fueguina, al rejunte y a todos los seres polémicos y hermosos que encontré en Ushuaia e hicieron que sea Disney (Clarita et al.). A Clarita, por ser mi cable a tierra desde que llegue a vivir a esta Isla, con tu contención y amor en todas sus formas. A Gowland por el amor verdadero en forma de asados, picadas y amarulas que hicieron posible que esta tesis no se frene ante tsunamis ni terremotos. A David por las birras infinitas y la comprensión permanente. A Nachito por el aguante filosófico. A las pipis: Marula, Mery y Anna, por la franqueza y el aguante incondicional. Gracias Marula por los infinitos “todo va a estar bien” con abrazos y confianza. A Cathy por endulzar infinitamente a esta familia. A Cande por la sonrisa, la acidez y la tómbola de buena onda que levantó la energía desde el más allá y el más acá en este camino recorrido. A Nati Rosciano por las charlas infinitas y el apoyo emocional transfronterizo.

A la familia porteña, que a donde sea que me mueva, me aguantó y me aguanta los trapos sin importar tiempo y espacio. A Julik, mi hermanita de toda esta vida, gracias por acompañarme con tu paciencia incondicional e infinita en esta intensidad de vida.

Al Hospital Alemán y todo su batallón de médicos que me salvaron la vida y permitieron que haya terminado y este transmitiendo esta amada tesis. Especialmente al Dr. Bun, a la Dra. González y a la Dra. Tamburelli.

A mis viejis, por acompañarme en todo y estar al pie del cañón ante la adversidad sea la que sea y sea como sea, como pudieron, como pudimos. A mi viejo, por enseñarme a cuestionar TODO, por hacerme independiente y por ayudarme a darle un sentido bueno a mi terquedad. Esta carrera y mi pasión biológica no hubiera sido la misma sin tu apoyo.

A los pingüinos por ser la llave a un mundo de posibilidades y aprendizajes.

Mi corazón y mi mente agradecen a cada uno de los que ayudaron a apuntalar este camino de enormes desafíos. Espero que esta tesis honre y este a la altura de ese amor y esfuerzo colectivo.

A la familia fueguina,

mi ejemplo de empuje colectivo y amor

ÍNDICE DE CONTENIDOS

Resumen	1
Abstract	3
Agradecimientos	5
CAPÍTULO 1 - Introducción general	11
Objetivo general.....	16
Objetivos específicos	16
Relevancia de la Investigación.....	17
Estructura de la tesis	17
CAPÍTULO 2 - Metodología general	20
Área de estudio	20
Especie en estudio.....	24
Toma de muestras	27
Procesamiento de datos.....	32
CAPÍTULO 3 - Composición isotópica y concentraciones de mercurio como descriptores de la ecología trófica y la contaminación del pingüino de Magallanes en Tierra del Fuego durante la pre-muda	35
Introducción.....	35
Metodología.....	38
Resultados	42
Discusión	55
CAPÍTULO 4 - El nicho isotópico del pingüino de Magallanes durante la etapa de cuidado temprano de pichones: diferencias entre individuos de distintos grupos etarios y entre colonias	59
Introducción.....	59
Metodología.....	61

Resultados	63
Discusión	71
CAPÍTULO 5 - Cada familia es un mundo: aprovisionamiento parental y consistencias individuales en la colonia de Isla Martillo	76
Introducción	76
Metodología	78
Resultados	82
Discusión	92
CAPÍTULO 6 - Estudios sobre los patrones de movimiento y la ecología trófica durante la etapa no reproductiva del pingüino de Magallanes de Isla Martillo	96
Introducción	96
Metodología	98
Resultados	105
Discusión	116
CAPÍTULO 7 - Variación inter-anual en el nicho trófico del pingüino de Magallanes durante la etapa de pre-muda en Isla Martillo.....	120
Introducción	120
Metodología	122
Resultados	126
Discusión	136
CAPÍTULO 8 - Consideraciones Finales.....	140
Referencias	143

CAPÍTULO 1

Introducción general

Las aves marinas son importantes componentes en los ecosistemas marinos y ocupan un amplio rango de posiciones en las redes tróficas (Croxall 1987). A su vez las poblaciones de aves marinas están reguladas por el alimento, el cual en el mar se encuentra en parches presentando fluctuaciones tanto en la abundancia como en la distribución durante la temporada reproductiva de las aves y entre años (Monaghan et al. 1989, Cairns 1992). La competencia intra-específica por el alimento juega un rol determinante en la estructuración de las poblaciones de aves marinas (Begon et al. 2006). En los últimos años numerosos estudios han encontrado una segregación en algún componente del nicho ecológico dentro de una misma especie en relación a la edad, el sexo y la especialización individual (Forero et al. 2002, Bolnick et al. 2003, Quillfeldt et al. 2008), y entre colonias de la misma especie en distintos ambientes y/o con tamaños poblacionales diferentes (Forero et al. 2005, Chiaradia et al. 2012). Las restricciones en cuanto a las distancias de alimentación impuestas dentro de la temporada reproductiva por las tareas parentales puede en algunas especies favorecer (Raya Rey et al. 2012a) y en otras desfavorecer la segregación entre sexos (Boersma y Rebstock 2009, Raya Rey et al. 2012b). A su vez se ha encontrado una modificación a lo largo de los años en la dieta de algunas especies atribuido a distintos factores entre los que se encuentra el cambio climático (Hilton et al. 2006, Jaeger y Cherel 2011).

El nicho ecológico ha sido definido formalmente por (Hutchinson 1957) como un hipervolumen o espacio de n -dimensiones que incluye el completo rango de variables ambientales bajo las que un organismo (población o especie) puede vivir y remplazarse a sí mismo indefinidamente. Este espacio presenta numerosas dimensiones, no obstante, pueden ser agrupadas en dos grandes componentes: el bionómico (o trófico) y el esceno-poético (o ambiental). El eje trófico se define principalmente por los recursos que el animal consume y el ambiental por el hábitat donde se desenvuelve (Hutchinson 1978). Estos ejes pueden describirse mediante el uso de la composición de isótopos estables (ej. $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) en los distintos tejidos de los organismos, a lo que se conoce como nicho isotópico (Newsome et al. 2007). Este espacio δ , puede ser comparado con el nicho ecológico, dado que la composición química en los tejidos de un animal está directamente influenciada por lo que consume (bionómico) y el hábitat donde se alimenta (ambiental).

Los isótopos estables integran información de la dieta de los organismos durante períodos que van desde días hasta años, dependiendo de los tejidos analizados, sin los sesgos relacionados con la digestibilidad de las presas que se producen en el análisis de los contenidos estomacales (Jardine et al. 2006, Ramos y González-Solís 2012). Los productores primarios (ej. fitoplancton y macroalgas) en la base de las redes tróficas “imprimen” las moléculas biológicas que fabrican con una composición isotópica distintiva de carbono y nitrógeno (Newsome et al. 2007). Los isótopos estables de nitrógeno (^{15}N , ^{14}N) sufren un fuerte fraccionamiento, debido a su masa y como consecuencia de los procesos metabólicos del organismo, como la digestión, la asimilación de la presa ingerida y la excreción de los productos nitrogenados (Hansson et al. 1997, O’Connell 2017). Esto da como resultado un enriquecimiento de ^{15}N en el consumidor respecto a su dieta, lo cual

se traslada a lo largo de la red trófica, y en consecuencia, la relación $^{15}\text{N} / ^{14}\text{N}$ se puede utilizar para evaluar la posición trófica de una especie (Newsome et al. 2010). Las relaciones isotópicas de carbono ($^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$) se modifican pero con un menor fraccionamiento (0-1‰) durante la transferencia trófica, y esto permite identificar las rutas principales de energía que sustentan a las poblaciones de animales, lo que permite estudiar la distribución potencial de las especies y su uso del hábitat (Torniainen et al. 2017).

De acuerdo a los periodos de crecimiento de los distintos tejidos según la especie podemos tener información del nicho isotópico en distintos momentos de la vida de un individuo (Newsome et al. 2007, Ramos y González-Solís 2012). Los tejidos se construyen a partir de nutrientes disponibles (ej. carbohidratos, proteínas y lípidos) (MacAvoy et al. 2005). Durante su síntesis, los isótopos de carbono y nitrógeno se fraccionan numerosas veces, es decir, ocurren reacciones físicas y químicas a nivel atómico que cambian la proporción de isótopos pesados y ligeros y que conducen a una diferencia en las proporciones isotópicas entre la dieta y el tejido. Esta diferencia es lo que se denomina factor de discriminación trófica ($\Delta\text{FDT} = \delta\text{tejido} - \delta\text{dieta}$; Martínez del Río et al. 2009). Por otro lado, las tasas de incorporación isotópica varían entre tejidos según la actividad metabólica. De esta manera podemos diferenciar tejidos metabólicamente activos con altas (ej. plasma, hígado), medianas (ej. células sanguíneas, músculo) y bajas tasas de recambio (ej. colágeno de hueso) y tejidos metabólicamente inertes (ej. plumas, garras). De esta manera los tejidos con tasas de renovación rápida siguen de cerca los cambios isotópicos en la dieta, mientras que los tejidos con tasas de renovación lenta integran la información isotópica en una escala temporal más larga (Tieszen et al. 1983, Hobson 1993, Bearhop et al. 2002, Cherel et al. 2005). En contraste, en los tejidos inertes las relaciones de isótopos

estables permanecen sin cambios con el tiempo y registran la señal de cuando se sintetizaron (Mizutani et al. 1992, Hobson 1993, Ainley et al. 2003, Bearhop et al. 2003, Cherel et al. 2005).

Así, el análisis de isótopos estables (AIE) es una herramienta muy útil para estudiar las variaciones intra-específicas en la dieta y en las áreas donde se alimentan los organismos (Forero et al. 2002, Cherel et al. 2013, Jaeger et al. 2013, Silva et al. 2014). El AIE además ha sido también muy efectivo para reconstituir la historia ecológica de las aves marinas y los cambios en la dieta en particular utilizando los valores isotópicos en plumas dado que este tejido se conserva muy bien tanto en individuos actuales como en especímenes de museo (Hilton et al. 2006, Jaeger y Cherel 2011, Silva et al. 2014).

A la vez el AIE puede complementarse con otros análisis como por ejemplo el análisis de las concentraciones de elementos traza como el mercurio o el uso de geolocalizadores. El mercurio se bioacumula en los tejidos de los organismos marinos y se biomagnifica a través de las redes tróficas (Cabana y Rasmussen 1994) por lo que se convierte en una medida adicional para estudiar los componentes trófico y ambiental del nicho ecológico. Mientras que los geolocalizadores permiten complementar el estudio de las áreas de alimentación, adicionando información sobre el componente ambiental.

El pingüino de Magallanes *Spheniscus magellanicus* se encuentra ampliamente distribuido a lo largo de la costa patagónica y sus colonias presentan también un amplio rango de tamaños poblacionales (Schiavini et al. 2005). En Tierra del Fuego esta especie presenta tres colonias de diferentes tamaños siendo la más pequeña la de Bahía Franklin en Isla de los Estados (con 1633 parejas), seguida por la colonia de Isla Martillo en el Canal

Beagle (con 5677 parejas) y la de mayor población la de Isla Observatorio (70.000 parejas) (Schiavini et al. 2005, Raya Rey et al. 2014, Balza et al. en revisión). Esta especie presenta dimorfismo sexual siendo los machos un 21% más grandes que las hembras (Forero et al. 2001). Estudios recientes en ecología trófica de la especie en Patagonia continental, utilizando el AIE, han determinado pequeñas diferencias (Forero et al. 2002) o ninguna diferencia (Castillo et al. 2018) entre sexos durante la temporada reproductiva y diferencias mayores fuera de la temporada reproductiva (Silva et al. 2014). En Tierra del Fuego se han realizado estudios sobre las estrategias de alimentación durante el cuidado temprano de los pichones (Raya Rey et al. 2010), y el comportamiento de buceo (Raya Rey et al. 2012b) y la dieta (Scioscia et al. 2014) durante la toda temporada reproductiva. Estos estudios indican que, en la población de la Isla Martillo, si bien no existen diferencias entre sexos en la dieta, la misma ha variado a lo largo de los años y entre etapas dentro de un mismo ciclo reproductivo (Scioscia et al. 2014). Además, durante la etapa de cuidado temprano de los pichones, tampoco se ha encontrado diferencias en las estrategias de viaje y el comportamiento de buceo entre sexos (Raya Rey et al. 2010), pero sí durante la etapa de incubación, las hembras durante este periodo realizaron viajes más extensos y los machos realizaron buceos en promedio de mayor profundidad (Raya Rey et al. 2012b). En la población de Bahía Franklin, estudios previos indicaron que no existe una diferencia entre sexos tanto en el comportamiento de buceo como en el nivel trófico que ocupan (Rosciano et al. 2016, Rosciano et al. 2018).

Este trabajo brinda la posibilidad de evaluar en detalle el comportamiento de alimentación del pingüino de Magallanes en distintos momentos de su ciclo de vida así como la competencia intra-específica en distintas colonias relativamente cercanas pero

ubicadas en ambientes contrastantes (ver sección Área de Estudio en Metodología General) y con tamaños poblacionales también diferentes.

Objetivo general

Describir el nicho isotópico del pingüino de Magallanes *Spheniscus magellanicus* en tres colonias de Tierra del Fuego, Argentina, evaluar las diferencias entre sexos, clases de edad y colonias, dentro y fuera de la etapa reproductiva, la consistencia individual y la variación interanual.

Objetivos específicos

1. Estudiar el nicho isotópico y las concentraciones de mercurio en el pingüino de Magallanes durante la pre-muda, evaluando diferencias entre grupos de edad y colonias (Bahía Franklin, Isla Observatorio e Isla Martillo).

2. Estudiar el nicho isotópico del pingüino de Magallanes durante el cuidado temprano de pichones, evaluando las diferencias entre edades y colonias (Bahía Franklin, Isla Observatorio e Isla Martillo).

3. Estudiar el aprovisionamiento parental y la consistencia individual en el nicho isotópico dentro de la etapa reproductiva en los individuos de la colonia de Isla Martillo.

4. Estudiar la dispersión y el nicho isotópico durante la etapa no reproductiva en los individuos de la colonia de Isla Martillo.

5. Evaluar posibles cambios en el nicho isotópico del pingüino de Magallanes en los últimos años durante la etapa de pre-muda en los individuos de Isla Martillo.

Relevancia de la Investigación

Los resultados de este proyecto representan una contribución sustancial al entendimiento de la ecología trófica del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) durante su etapa reproductiva como fuera de ella. Siendo una de las especies clave y más abundante de nuestro mar (Campagna et al. 2007), catalogado como casi amenazado por la IUCN y vulnerable por la Argentina (Boersma et al. 2013), dicha información es algo primordial para la identificación de áreas marinas importantes. Además, resulta ser uno de los consumidores más importantes de las tramas tróficas de Tierra del Fuego, que brinda numerosas contribuciones al ser humano, intrínsecos, instrumentales y de relación (Raya Rey et al. 2018). Por lo tanto, la información obtenida en esta tesis resultará de relevancia para la conservación de la especie, los espacios marinos del Atlántico Sudoccidental y la elaboración de planes de manejo para la región y la gestión de áreas protegidas (marinas y terrestres).

Estructura de la tesis

Luego de la presente Introducción general (Capítulo 1), se desarrolla la Metodología general (Capítulo 2), la cual detalla el área de estudio y la especie estudiada, así como la metodología empleada para la toma, el procesamiento y el análisis de las muestras. A continuación se desarrollan los distintos aspectos de la ecología trófica del pingüino de

Magallanes abordados en esta tesis, se realizó un estudio sobre los nichos contaminantes de mercurio y las variaciones intra-específicas entre colonias y edades, durante la etapa de pre-muda (Capítulo 3), y esto último también dentro de la etapa de cuidado temprano de pichones (Capítulo 4). En la colonia de Isla Martillo se evaluaron las consistencias individuales en la dieta dentro de la etapa reproductiva y el aprovisionamiento de pichones (Capítulo 5) y la dispersión fuera de la etapa reproductiva (Capítulo 6). Por último, se estudio la variación en el nicho isotópico durante los últimos años en la etapa pre muda (Capítulo 7). Para finalizar, se presentan las Consideraciones finales (Capítulo 8), destacando las conclusiones más sobresalientes de cada capítulo, a modo de conclusión final sobre los temas abordados a lo largo del estudio.

A fin de facilitar la comprensión de los objetivos planteados en las distintas etapas estudiadas del ciclo anual del pingüino de Magallanes, se presenta la Figura 1 que ilustra la estructura de la presente tesis.

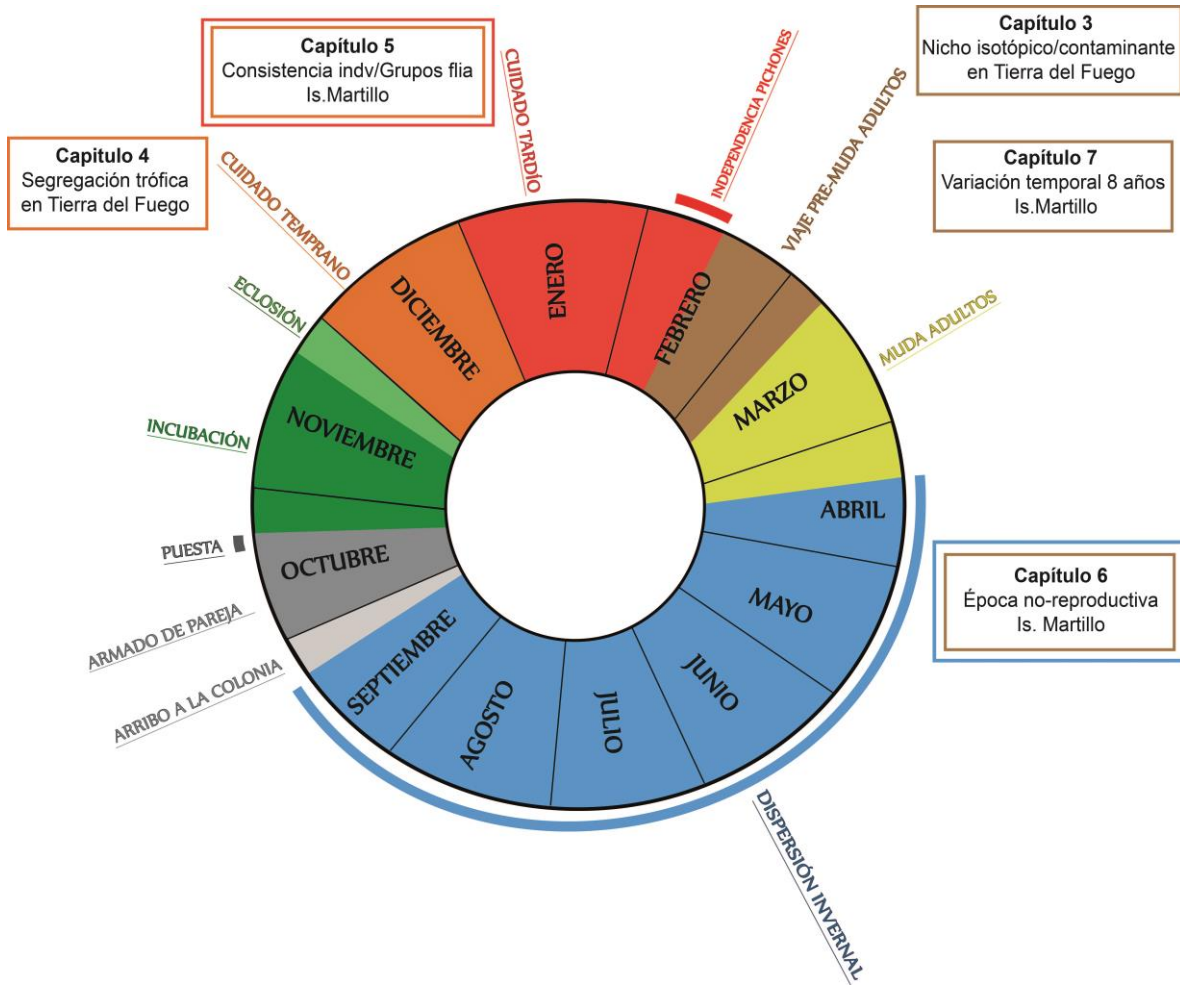


Figura 1. Ciclo anual del pingüino de Magallanes junto a los objetivos desarrollados en esta tesis. Los cuadrados que engloban cada objetivo se corresponden con el color de la etapa estudiada.

CAPÍTULO 2

Metodología general

ÁREA DE ESTUDIO

La provincia de Tierra del Fuego está ubicada en la región patagónica, en el extremo sur del país. Ocupa un amplio territorio insular, marítimo y antártico que se extiende desde la parte oriental de la Isla Grande de Tierra del Fuego al Polo Sur, incluyendo la Isla de los Estados y el archipiélago de Año Nuevo, las Islas Malvinas, las Islas del Atlántico Sur y la Península Antártica. La Isla Grande limita al norte con el estrecho de Magallanes, ruta de comunicación entre los océanos Atlántico y Pacífico y al sur con el Canal Beagle. Los límites provinciales se extienden en el sector Antártico Argentino e Islas del Atlántico Sur, entre los meridianos 25°O y 74°O y el paralelo 50°S, formando parte del territorio provincial grandes extensiones marítimas sobre el Atlántico.

Isla de los Estados y archipiélago Año Nuevo

Isla de los Estados y el archipiélago Año Nuevo forma parte de la provincia de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur (entre 54° 38'S y 54° 55'S; 63° 48'O y 64° 46'O, Figura 2) y representa la última manifestación de la cordillera de los Andes (y se eleva unos 800 msnm). Se encuentra sobre el océano Atlántico Sur, separada de la Isla Grande de Tierra del Fuego por el Estrecho de Le Maire, posee unos 30km de ancho aproximadamente (Ponce y Fernández 2014) y se ubica dentro de la plataforma continental

(profundidad ≤ 200 m). Al norte de Isla de los Estados se encuentra el archipiélago de Año Nuevo, compuesto por cinco islas, siendo la mayor la Isla Observatorio.

Isla de los Estados y el archipiélago se encuentra influenciada por dos grandes corrientes: la corriente del Cabo de Hornos que ingresa en la plataforma continental desde Cabo de Hornos a través del Estrecho de Le Maire por el oeste; y el brazo oeste de la corriente de Malvinas que se desplaza hacia el norte bordeando el talud continental por el este de la isla (Acha et al. 2004, Falabella et al. 2009, Ponce y Fernández 2014). La costa oeste de Isla de los Estados se encuentra atravesada por el frente estuarial frío que traspasa el Estrecho de Le Maire (Acha et al. 2004). La vegetación marino-costera está compuesta principalmente por dos especies de macroalgas: Cachiyuyo (*Macrocystis pyrifera*) y Cochayuyo (*Durvillaea antarctica*) (Ponce y Fernández 2014).

Isla de los Estados fue nombrada “Reserva Provincial Ecológica, Histórica y Turística” en la Constitución Provincial (Art. 54°) en el año 1991. Como tal, es un área protegida resguardada del uso extractivo de recursos naturales y de la actividad turística masiva, no regulada. Dentro de la reserva, la avifauna se destaca como uno de los valores más importantes por las grandes colonias de nidificación que presenta (ej. pingüino penacho amarillo del sur, *Eudyptes chrysocome*) y la presencia de especies endémicas como el carancho austral (*Phalacrocorax australis*). A pesar de la importancia de las grandes colonias de aves marinas que anidan en la Isla, los límites del área protegida no se extienden a las costas ni aguas marinas adyacentes, por lo que no existe ningún tipo de protección sobre las áreas que estas aves utilizan en el mar.

Bahía Franklin

Bahía Franklin se emplaza a lo largo de la costa oeste de la Isla de los Estados, orientada hacia el Estrecho de Le Maire (Figura. 2). Esta bahía es de difícil acceso debido a que el Estrecho de Le Maire posee fuertes corrientes generadas dada la influencia de aguas provenientes del Océano Pacífico y del Océano Atlántico Sur. Allí, la corriente del Cabo de Hornos, que posee baja salinidad debido al aporte de aguas continentales a lo largo de la costa oeste de Sudamérica, ingresa a la plataforma continental a través del Estrecho de Le Maire y fluye hacia el Atlántico donde se diluye aun más con las descargas continentales de ese sector (Acha et al. 2004). Estos choques de masas de agua con distinta salinidad generan las fuertes corrientes oceánicas.

Isla Observatorio

La Isla Observatorio con 4km² de extensión es la mayor de las que integran el archipiélago de Año Nuevo (54°39'16" S, 64°08'27" O, Figura 2). Está ubicada en el océano Atlántico Sur al este de la Isla Grande de Tierra del Fuego y es la isla más oceánica de las tres en estudio. Las aguas que rodean esta isla reciben influencia de la corriente de Malvinas que transporta aguas frías subantárticas. La corriente de Malvinas nace del brazo norte de la corriente Circumpolar Antártica y se bifurca al atravesar el Pasaje de Drake. La rama principal, de aguas frías y ricas en nutrientes, se desplaza bordeando el talud hacia el Norte. La rama Oeste contribuye a formar la corriente Costera Patagónica que circula sobre la plataforma continental (Piola y Falabella 2009).

Isla Martillo

El Canal Beagle es un valle de origen glacial que ha sido invadido por el mar hace 8.000 años, alcanzando su nivel máximo entre los 6.000 y 5.000 años A.P. (Rabassa et al. 1986, Gordillo et al. 1992), y conecta el extremo sur de los océanos Pacífico y Atlántico a los 54° 53' S entre los 66° 30' y los 70° W. Desde el extremo que divide los brazos noroeste y sudoeste hacia el este, el canal tiene una extensión de 180 km y presenta un ancho medio de 5 km, aunque alcanza valores mínimos en el archipiélago Gable con 1.8 km (Paso Mackinlay) (Isla et al. 1999). Al ser un paisaje de origen glaciario, las profundidades del canal son muy variables, disminuyen de oeste a este, alcanzando profundidades máximas de 300 m en los brazos noroeste y sudoeste, y profundidades mínimas en el Banco Gable con un umbral de sólo 30 m de profundidad (Isla et al. 1999). En relación a la circulación del agua, se encuentra una corriente fría con trayectoria oeste-este (Balestrini et al. 1998, Antezana 1999), con una temperatura promedio del agua de 6.5°C, de modo que existe un importante flujo positivo de calor del agua al aire durante la época invernal (Iturraspe y Schroeder 1994). El Canal Beagle recibe el aporte de numerosos cursos de agua que desaguan en las cuencas intermontanas de las islas Grande, Navarino y Hoste (Isla et al. 1999).

Isla Martillo forma parte de un grupo de pequeñas islas situadas en la parte oriental del Canal Beagle (54 ° 54.5 'S, 67 ° 23'W, Figura 2) y presenta una forma similar a un martillo con 2.000 m de largo en la dirección NO-SE y 750 m de largo en su máxima extensión N-S (Figura 2). Las aguas circundantes a Isla Martillo son relativamente someras, excediendo los 50 m de profundidad a una distancia de 17 km de la misma.

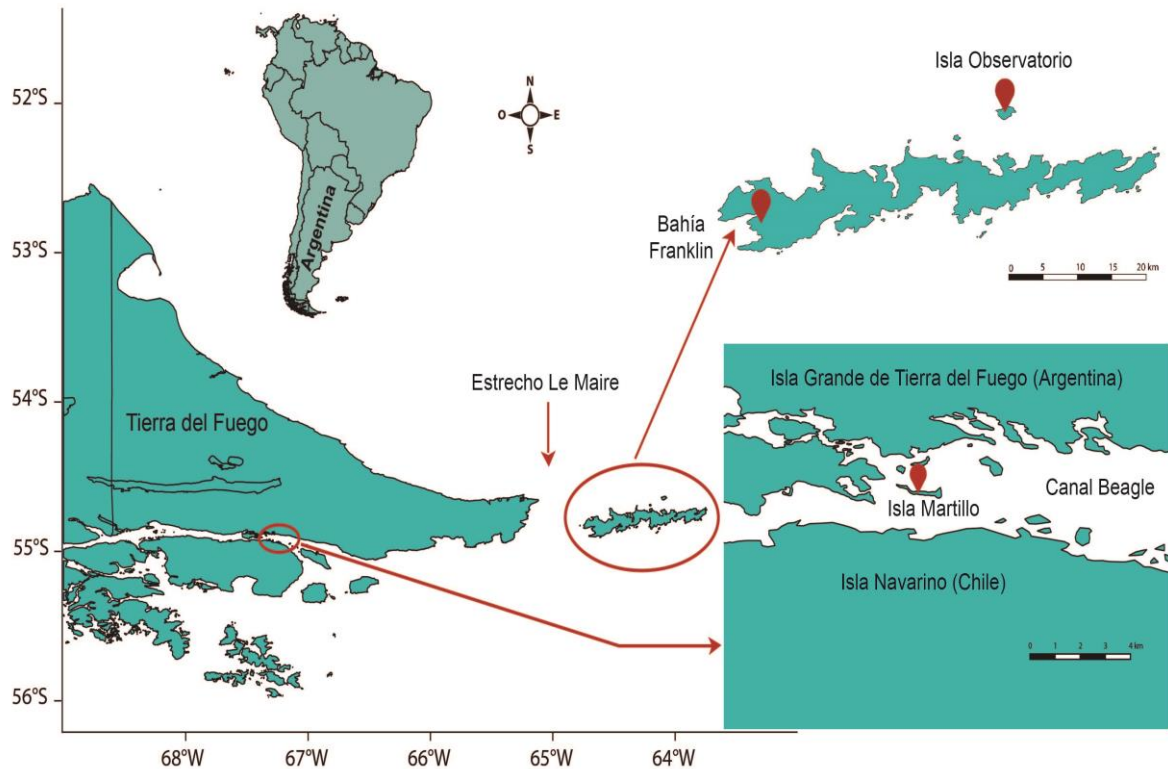


Figura 2. Área de Estudio. Isla Grande de Tierra del Fuego. En naranja se señalan las colonias de Bahía Franklin, Isla Observatorio (ambas pertenecientes al conjunto Isla de los Estados) e Isla Martillo (Canal Beagle).

ESPECIE EN ESTUDIO

Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*)

Los pingüinos de Magallanes (Figura 3) se reproducen en Tierra del Fuego en tres colonias de tamaños variables siendo la más pequeña la que nidifica en la costa suroeste de Bahía Franklin (Isla de los Estados) con un total 1.633 parejas, seguida por Isla Martillo (Canal Beagle) con 5.677 parejas, y siendo la colonia más grande la de Isla Observatorio

(Archipiélago de Islas de Año Nuevo) con 70.000 parejas (Schiavini et al. 2005, Raya Rey et al. 2014, Balza et al. en revisión). Esta especie presenta dimorfismo sexual siendo los machos un 21% más grandes (Forero et al. 2001) con picos más profundos y cloacas más pequeñas que las hembras (Scolaro et al. 1983, Boersma y Davies 1987, Gandini et al. 1992). Esta especie se caracteriza por construir sus nidos haciendo cuevas sobre el sustrato en sus colonias de Tierra del Fuego.

Su temporada reproductiva comienza en septiembre cuando los machos arriban a la colonia (llegan una semana antes que las hembras aproximadamente) y comienzan a construir/reconstruir los nidos de temporadas pasadas. Cuando arriban las hembras comienza la etapa de armado de parejas. Luego, ambos adultos pasan entre 3 y 4 semanas en la colonia hasta que la hembra pone los huevos. La puesta ocurre en octubre y en su mayoría es de dos huevos (Boersma et al. 2013).

El período de incubación tiene una duración aproximada de 40 días. La eclosión de los huevos comienza hacia mediados/fines de noviembre, y da comienzo a la etapa de cuidado temprano de pichones, que dura entre 3 y 4 semanas. Generalmente dicha eclosión ocurre con dos días de diferencia entre los huevos y si bien los pichones suelen nacer con tamaños similares, al transcurrir los días se produce una asimetría entre hermanos. Como máximo los adultos crían dos pichones en una temporada, dependiendo de la disponibilidad de alimento que haya en las cercanías de la colonia. El éxito reproductivo y la asimetría en el tamaño de los pichones varían en las diferentes colonias de la especie y también en las distintas temporadas (Boersma et al. 2013). Tanto durante la incubación de los huevos como durante todo el ciclo reproductivo, ambos adultos comparten el cuidado parental y se turnan para salir a alimentarse y traer alimento a los pichones. Una vez finalizada la etapa

de cuidado temprano, ambos padres pueden salir a alimentarse al mismo tiempo, quedando los pichones solos en el nido a la espera de los adultos que proveen el alimento. Entre fines de enero y principios de febrero los pichones se independizan y los adultos salen al mar a alimentarse por un par de semanas, antes de retornar a la colonia para mudar el plumaje. El periodo de muda comienza a mediados de febrero y usualmente dura entre 3 y 4 semanas. Finalizado el periodo de muda entre fines de marzo y mediados de abril, los pingüinos comienzan su viaje de dispersión invernal (Pütz et al. 2007, Boersma et al. 2013).



Figura 3. Pareja de pingüino de Magallanes en Isla Martillo, Canal Beagle, Tierra del Fuego, Argentina.

TOMA DE MUESTRAS

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

Para cumplir con los objetivos 1 y 2 se realizaron campañas a las tres colonias durante la temporada reproductiva 2016-2017 en la etapa de cuidado temprano de pichones (diciembre 2016). En particular, la colonia de Isla Martillo fue visitada a lo largo de toda la temporada a fin de cumplir el objetivo 3: se tomaron muestras durante el cuidado temprano de pichones (antes mencionado), y durante el cuidado tardío de pichones (mediados de enero 2017). Asimismo, en esta colonia también se colectaron muestras la temporada siguiente, cuando los pingüinos arribaron a la colonia en septiembre de 2017, a fin de cumplir con el objetivo 5.

En todos los muestreos planteados, se eligieron nidos al azar y se capturaron adultos y pichones, utilizando un gancho sujeto a una vara (Raya Rey et al. 2012b) (Figura 4), y juveniles de un año en las playas (dado la edad no se encuentran asociados a un nido/sitio particular, Figura 5) utilizando un copo. Los nidos fueron marcados con estacas numeradas. En todos los casos se tomaron las medidas morfométricas de cada uno de los individuos muestreados. Para ello se utilizó una balanza de resorte de 10 kg con una precisión de 100gr para pesar a los adultos y a los juveniles, y una de 250gr para pesar pichones en cuidado temprano y de 5 kg para pesar pichones en cuidado tardío. A los adultos y juveniles también se les midió el ancho y largo del pico utilizando un calibre con una precisión de 0.02mm a fin de poder determinar el sexo (Gandini et al. 1992). Asimismo, a todos los grupos etarios se les tomaron muestras de sangre de la vena tarsal, un capilar por

individuo (75 μ l aproximadamente) (Figura 6), y se preservaron en alcohol 70% hasta el procesamiento en el laboratorio, dado que no se ha observado efecto del alcohol como preservante de sangre para posteriores estudios de isótopos estables (Hobson et al. 1997). También se tomaron muestras de plumas de la espalda de los individuos y se guardaron en bolsas plásticas rotuladas.

Una vez finalizada la toma de muestras, todos los individuos fueron devueltos a sus nidos.



Figura 4. Captura de un individuo adulto de pingüino de Magallanes en su nido en la colonia de Isla Martillo, Canal Beagle, Tierra del Fuego.



Figura 5. Juveniles y Adultos de pingüinos de Magallanes en la playa de Isla Martillo, Canal Beagle, Tierra del Fuego.



Figura 6. Toma de muestras de sangre en adulto de pingüino de Magallanes en la etapa de cuidado temprano de pichones en la colonia de Isla Martillo, Canal Beagle, Tierra del Fuego.

Por último, para caracterizar la línea de base de las tramas tróficas asociadas a cada colonia se colectaron muestras de mejillones (*Mytilus chilensis*) y algas (*Macrocystis pyrifera*) en áreas intermareales cercanas a cada una de ellas (se detallan en cada capítulo).

Análisis y procesamiento de muestras

Una vez en el laboratorio, se procedió a preparar las muestras de sangre, plumas, mejillones y algas para el análisis de los isotopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$).

Las muestras de sangre se secaron en estufa a 60°C y luego fueron colocadas en un liofilizador para su secado al vacío.

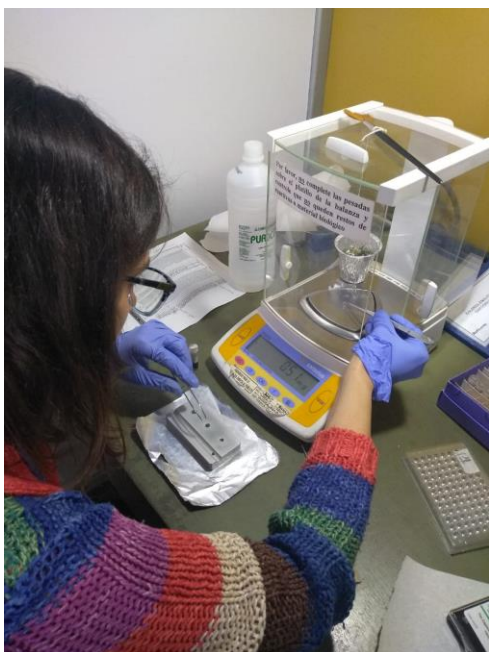


Figura 7. Pesado en balanza de precisión de alícuotas de aproximadamente 0,5-0,6 mg de muestras de sangre de pingüinos de Magallanes en capsulas de estaño.

Para las plumas, se seleccionaron 2 por individuo, se limpiaron con agua destilada y luego, a fin de eliminar lípidos y aceites de la superficie, se las dejó en remojo por 12 horas en viales de 2 ml con una solución de cloroformo: metanol 2:1. Después de ese tiempo, se drenó cada vial de la solución anterior y se agregó una pequeña cantidad de nueva mezcla (~ 1 ml). Se drenó la solución nuevamente y se dejó secar las plumas durante 12 h bajo campana. Luego, por cada pluma, se separó el cálamo y el raquis y se cortó el resto en trozos muy pequeños.

Para los mejillones se tomaron muestras del músculo abductor, se liofilizaron y se homogeneizaron. Para las algas, se tomó una porción de fronde, se limpiaron con agua destilada, se liofilizaron y se homogeneizaron.

Luego del procesamiento, se pesaron alícuotas de 0,5-0,6 mg de cada muestra colectada (sangre, pluma, músculo abductor y fronde) en cápsulas de estaño (Costech Analytical Technologies Inc.; 4x6 mm) (Figura 7). Posteriormente, se analizó la composición de isótopos estables de carbono ($^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$, $\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$, $\delta^{15}\text{N}$) mediante un Analizador Elemental Costech ECS4010) acoplado a un espectrómetro de masa de relaciones isotópicas (IRMS, siglas en inglés) con interfaz de flujo continuo Thermo Scientific Delta Plus XP, en el laboratorio de Oceanografía y Ciencias Costeras de la Universidad Estatal de Louisiana, Estados Unidos. Los valores de isótopos estables fueron normalizados utilizando un sistema de dos puntos con material de referencia de ácido glutámico (USGS-40 y USGS-41). La precisión de las muestras basadas en medidas repetidas y el material de referencia fue de 0.1‰ para ambos isótopos. Los valores de los mismos se expresan en notación δ en unidades por mil (‰), de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$\delta X = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1] \times 1000$$

Donde X representa el valor de $\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ y R_{muestra} y $R_{\text{estándar}}$ refiere a la proporción de los isótopos estables pesados a livianos ($^{15}\text{N}:^{13}\text{N}$ o $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$) de la muestra y el estándar respectivamente. El estándar para el nitrógeno se baso en N_2 atmosférico, mientras que para el carbono se basa en una roca caliza fósil *Bellemnitella americana* de la formación cretácica Pee Dee en Carolina del Sur, Estados Unidos (Button 1991).

PROCESAMIENTO DE DATOS

Análisis del nicho isotópico

Para caracterizar el nicho isotópico del pingüino de Magallanes y evaluar diferencias según cada objetivo planteado se procedió en todos los casos a calcular el área del nicho en el espacio isotópico ($\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$) utilizando las áreas de las elipses estándares corregidas para muestras pequeñas (AEEc; Jackson et al. 2011). Las AEEc se interpretan como las áreas núcleo del nicho isotópico de alimentación de una población.

Asimismo, utilizamos el paquete nicheROVER (Swanson et al. 2015) en el programa estadístico R para estimar la probabilidad de superposición de nichos entre elipses según los objetivos de cada capítulo. Este paquete utiliza un método probabilístico para calcular regiones de nicho y superposición de nichos por pares, utilizando datos de indicadores de nicho multidimensionales (ej. isótopos estables). La región de nicho se define como la función de densidad de probabilidad conjunta de los indicadores de nicho multidimensionales. Los mismos fueron los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, con un alfa de

probabilidad definido por el usuario, que en este caso fue del 40% dado que consideramos que el área que encierra el 40% de los datos corresponde al área núcleo utilizada por la población y por lo tanto podría tomarse como *proxy* del nicho realizado. Esto nos permitió estimar la superposición de nichos como la probabilidad de que un individuo de la edad/colonia A se encuentre en la región de nicho de la edad/colonia B.

Además, a fin de tener en cuenta la incertidumbre en las áreas calculadas, se realizó una estimación bayesiana de las AEE (AEE_B) mediante el paquete SIBER en R (SIBER, Jackson et al. 2011) que nos permitió calcular la probabilidad de que un grupo tenga un ancho de nicho isotópico más pequeño que otro.

Estimación de la posición trófica

Para estimar la posición trófica (PT) de los pingüinos de Magallanes muestreados según cada objetivo utilizamos la ecuación propuesta por Hobson y Welch (1992):

$$PT_i = [(\delta^{15}N_i - \delta^{15}N_{\text{lineabase}}) / FDT] + PT_{\text{lineabase}}$$

donde PT_i y $\delta^{15}N_i$ son la posición trófica y la composición isotópica de nitrógeno, respectivamente, de cada pingüino individual, mientras que $\delta^{15}N_{\text{lineabase}}$ y $PT_{\text{lineabase}}$ son la composición isotópica media de nitrógeno y la posición trófica, respectivamente, del organismo seleccionado como línea de base (en cada capítulo se menciona el seleccionado para el estudio en cada caso).

Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el software libre R versión 3.6.2 (R Core Team 2019). Antes de cada análisis los datos fueron examinados para normalidad utilizando la prueba de Shapiro-Wilk y para homogeneidad de varianzas utilizando la prueba de Bartlett. Para el análisis del nicho isotópico utilizamos el paquete SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R, Jackson et al. 2011), para los modelos mixtos utilizamos la función “lmer” del paquete “lme4” y para los modelos lineales utilizamos la función “lm”. El nivel de significancia asumido fue de 0.05. Se presentan todos las medias con sus respectivos desvíos estándares (\pm DE).

CAPÍTULO 3

Composición isotópica y concentraciones de mercurio como descriptores de la ecología trófica y la contaminación del pingüino de Magallanes en Tierra del Fuego durante la pre-muda

INTRODUCCIÓN

En las últimas décadas, el análisis de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en los tejidos de los consumidores ha demostrado ser una herramienta poderosa para describir la ecología trófica de los organismos (Bearhop et al. 2004, Michener y Kaufman 2007). Las composiciones isotópicas, especialmente los valores de $\delta^{15}\text{N}$, también han demostrado ser importantes para comprender la bioacumulación de los contaminantes y las vías tróficas por los cuales éstos fluyen a través de las redes alimentarias (Cabana y Rasmussen 1994).

El mercurio (Hg) es un metal pesado, no esencial y persistente, que se encuentra naturalmente en la atmósfera en niveles traza (Gochfeld 2003). A su vez, se trata de un elemento altamente tóxico cuya forma inorgánica es muy volátil y puede transportarse a distancias intercontinentales (UNEP 2013). La deposición atmosférica es la principal entrada de Hg al océano abierto (Mason et al. 2012, Driscoll et al. 2013), y por lo tanto se encuentra ampliamente distribuido en las aguas oceánicas (Fitzgerald et al. 2007). Desde la era industrial, perturbaciones antrópicas en el ciclo global del Hg (la minería, el uso de combustibles fósiles, la fabricación de papel, entre otros) han triplicado el contenido total de Hg de las aguas oceánicas superficiales en comparación con las condiciones pre-

industriales, así como también han aumentado significativamente la concentración total de Hg en aguas intermedias y profundas (Driscoll et al. 2013, Lamborg et al. 2014). Bajo la forma orgánica (metilmercurio, Me-Hg), el mercurio se bioacumula en los tejidos de los organismos marinos y se biomagnifica a través de las redes tróficas (Fitzgerald et al. 2007, Driscoll et al. 2013), resultando en que se halle en concentraciones elevadas en tejidos de organismos de mayor posición trófica (Frias et al. 2012, Carravieri et al. 2016, Álvarez-Varas et al. 2018, Cáceres-Saez et al. 2018). Factores biológicos como la edad, la dieta, el estado reproductivo y las condiciones nutricionales pueden influir en los patrones de contaminación por Hg (Ramos y González-Solís 2012). Hasta ahora no existe una comprensión real de los ciclos del Hg en el agua y sus vías de entrada en las redes alimentarias (Gallo 2012).

Las aves marinas se utilizan con frecuencia como biomonitores de la disponibilidad de Hg en los ecosistemas marinos ya que son susceptibles a la biomagnificación debido a que se alimentan a niveles tróficos relativamente altos, son longevas, y por lo tanto, propensas a la bioacumulación, y además poseen una amplia distribución geográfica (Burger y Gochfeld 2000, Bond y Diamond 2009). En este sentido, dada su amplia distribución geográfica en el hemisferio sur y su posición trófica en la red alimentaria, los pingüinos resultan buenos indicadores para evaluar los niveles ambientales de Hg.

Las concentraciones de Hg ([Hg]) medidas en una población deben interpretarse como una exposición local a éste dentro de una porción del rango de la especie (Brasso y Polito 2013). En este sentido, debido a la biomagnificación del Hg y su correlación con los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Jardine et al. 2006, Chouvelon et al. 2012, Peterson et al. 2015), este contaminante se convierte en una dimensión adicional para explicar la

estructura y el patrón de contaminación trófica de una población determinada (Cransveld et al. 2017). Asimismo, teniendo en cuenta los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los consumidores secundarios como referencia isotópica de base de cada ecosistema en estudio (Cabana y Rasmussen 1994) es posible realizar comparaciones tróficas a escalas geográficas extensas lo que resulta útil en estudios ecotoxicológicos a gran escala (Brasso y Polito 2013).

Las plumas de las aves son la ruta principal de excreción del mercurio, conteniendo el 70-93% de la carga corporal total (Evers et al. 1998), y reflejando el aporte y almacenamiento del metal entre mudas (Ochoa-Acuña et al. 2002). En los pingüinos, este tejido a su vez refleja, en los adultos, su dieta durante el viaje de alimentación previo a la muda, y en los juveniles (individuos de un año de edad) la dieta que les proveyeron sus padres durante el cuidado tardío de pichones (previo a su muda). De esta manera, el uso combinado del análisis de isótopos estables y las concentraciones de Hg en plumas de pingüinos permite realizar un estudio integrado del nicho isotópico y su exposición a este contaminante comparando entre distintas poblaciones con diferentes rangos geográficos de distribución.

En Tierra del Fuego se hallan tres colonias de pingüinos de Magallanes con características oceanográficas contrastantes (ver Metodología general, sección *Área de Estudio*) de las cuales actualmente sólo se cuenta con registros de las [Hg] en adultos de las colonias de Isla Martillo (Canal Beagle) y Bahía Franklin (Isla de los Estados) (Brasso et al. 2014), pero se desconoce información acerca de la colonia de Isla Observatorio. Así como tampoco se cuenta con un registro de la concentración de este metal en los juveniles.

En este contexto el objetivo de este capítulo fue estudiar el nicho isotópico y las concentraciones de mercurio de los adultos y juveniles del pingüino de Magallanes en tres colonias de Tierra del Fuego durante la pre-muda y evaluar diferencias entre colonias y edades. La hipótesis de trabajo asociada a este objetivo fue que el nicho trófico difiere entre colonias y grupos etarios.

METODOLOGÍA

Área de estudio, toma de muestras y procesamiento de isótopos estables

Este estudio se realizó en las tres colonias de pingüinos de Magallanes de Tierra del Fuego descritas en la Metodología general: Bahía Franklin, Isla Observatorio e Isla Martillo durante la etapa de cuidado temprano de pichones (diciembre 2016). Se colectaron muestras de plumas en adultos y juveniles (un año de edad) de las tres colonias: 12 adultos y 10 juveniles en Bahía Franklin, 20 adultos y 7 juveniles en Isla Observatorio, y 14 adultos y 9 juveniles en Isla Martillo. Las diferencias en los números de individuos muestreados se debieron a complicaciones derivadas de la logística de las campañas en zonas remotas. En el caso de los juveniles en el mes de diciembre cuando se realizan los estudios se encuentran pocos individuos que empiezan a arribar a las colonias para mudar siendo el pico de arribo hacia mediados de enero.

Por otro lado, durante diciembre 2016 se colectaron muestras de mejillones (*Mytilus chilensis*) en el intermareal de Isla Martillo y en cercanías de Puerto Parry (destacamento de la Armada Argentina que se encuentra frente a Isla Observatorio). Debido a complicaciones logísticas en Bahía Franklin e Isla Observatorio no fue posible colectar mejillones en dichas

colonias por lo que los mejillones colectados en Puerto Parry se consideraron como *proxys* de estas dos colonias. Si bien las plumas de los juveniles representan la alimentación que les proveyeron los adultos antes de mudar (fines de enero – principios de febrero de 2016) y las plumas de los adultos representan su alimentación durante el viaje pre-muda (fines de febrero – principios de marzo 2016), consideramos que los mejillones colectados en diciembre de 2016 pueden utilizarse para caracterizar la línea de base de esos períodos dado que estudios en el área han registrado que no hay mayores variaciones entre temporadas en los valores isotópicos de dicho organismo (ver Capítulo 7).

Luego se procedió a realizar el análisis de isótopos estables como se describe en la Metodología general, sección *Análisis y procesamiento de muestras*.

Concentraciones de Mercurio

Dada la relativamente baja variación intra-individual en las plumas del cuerpo de los pingüinos, para el análisis de las [Hg] totales se consideró suficiente una sola pluma de cada individuo para realizar la medición (Brasso et al. 2013).

A fin de eliminar cualquier aceite o contaminante depositado exógenamente, se enjuagó cada pluma en una serie de 6 viales de acetona y agua desionizada. Luego, se dejaron secar bajo campana por 24 horas y posteriormente se almacenaron en los mismos viales a temperatura ambiente hasta el análisis de mercurio. Ya limpias, las muestras fueron enviadas a la Universidad Estatal de Weber en Ogde, Utah, USA. Una vez allí, se procedió a determinar el mercurio total en cada pluma por separado mediante espectrofotometría de absorción atómica en un analizador de mercurio directo de tres celdas (DMA-80). Debido a

que casi todo el Hg en las plumas está presente en forma de Me-Hg, se utilizó una medición de la [Hg] total como *proxy* de esta forma altamente biodisponible (Bond y Diamond 2009). Cada conjunto de 20 muestras analizadas fue precedido por dos muestras en blanco y dos muestras de material de referencia estándar (DORM-3, DOLT-4; proteínas de pescado y materiales de referencia certificados para hígado de pez, respectivamente, proporcionados por el Consejo Nacional de Investigación de Canadá). Todas las [Hg] se informaron como partes por millón (ppm) de peso fresco. Los porcentajes de recuperación promedio para los materiales de referencia estándar fueron $100.3\% \pm 1.5\%$ (DORM-3) y $98.9\% \pm 0.6\%$ (DOLT-4). La diferencia relativa significativa para ambos materiales de referencia estándar fue $<2.1\%$ durante todo el ensayo.

Análisis del nicho isotópico y las concentraciones de mercurio

Se procedió a realizar el *Análisis de nicho isotópico* (ver detalles en Metodología general, sección *Análisis del nicho isotópico*), para cada colonia y grupo etario a fin de evaluar diferencias en el nicho isotópico ($\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$) entre colonias según la clase de edad. Asimismo, definimos nichos de contaminación de $\delta^{13}\text{C}$ vs [Hg] y de $\delta^{15}\text{N}$ vs [Hg] (Pinzone et al. 2019) como *proxys* de la variabilidad de la contaminación entre colonias y grupos etarios.

Por otro lado, examinamos diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y las [Hg] entre colonias y edades, utilizando modelos de cuadrados mínimos generalizados (MCMG) con función de varianza varIdent del paquete nlme en R (Pinheiro et al. 2015). Esto debido a que los grupos no están equilibrados y por lo tanto la varianza no es homogénea.

Ajustamos un modelo para cada variable respuesta ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y [Hg]) y consideramos como variables explicativas la colonia y la edad. Posteriormente realizamos comparaciones *posthoc* de Games-Howell.

Posición trófica

Estimamos la posición trófica (PT) de los adultos y los juveniles para cada colonia (ver detalles en Metodología general, sección *Estimación de la posición trófica*). Utilizamos como organismos de la línea de base a los mejillones (*Mytilus chilensis*) colectados en Isla Martillo (n= 10) y en Puerto Parry (n= 10) en diciembre de 2016 tal como se mencionó anteriormente. Asumimos que este organismo es completamente herbívoro y ocupa una PT = 2. Utilizamos un factor de discriminación trófica (FDT) de 3.2 ± 1.2 ‰, el cual presentó el mejor ajuste en muestras de plumas de esta especie (ver capítulo 7). Evaluamos diferencias en las PTs entre colonias y edades utilizando modelos de cuadrados mínimos generalizados (MCMG) con función de varianza varIdent del paquete nlme (grupos no equilibrado, varianza no homogénea) en donde la variable respuesta fue la PT y las variables explicativas la colonia y la edad. Posteriormente realizamos comparaciones *posthoc* de Games-Howell.

Por último, graficamos la PT vs la [Hg] utilizando el área de las elipses estándares corregidas para tamaño de muestra pequeña (AEE_C).

RESULTADOS

Nicho isotópico y nichos contaminantes

Las regiones de nicho isotópico calculadas indicaron que no hubo solapamiento de los juveniles de Isla Martillo con los de Bahía Franklin e Isla Observatorio (0%, Figura 1). Mientras que los juveniles de Bahía Franklin e Isla Observatorio presentaron un solapamiento del 33%, que representó el 80% de la elipse de los primeros y el 57% de los últimos (Figura 1).

Los adultos de Bahía Franklin e Isla Observatorio mostraron un solapamiento del nicho isotópico del 28%, lo que representó el 100% de la elipse de los primeros y el 39% de la elipse de los últimos (Figura 1). Los adultos de Bahía Franklin e Isla Martillo mostraron un solapamiento del 12%, representando el 22% y 28% de la elipse de cada uno, respectivamente (Figura 1). Por último, los adultos de Isla Martillo e Isla Observatorio se solaparon en un 30%, representando el 70% y 23% de la elipse de cada uno respectivamente (Figura 1).

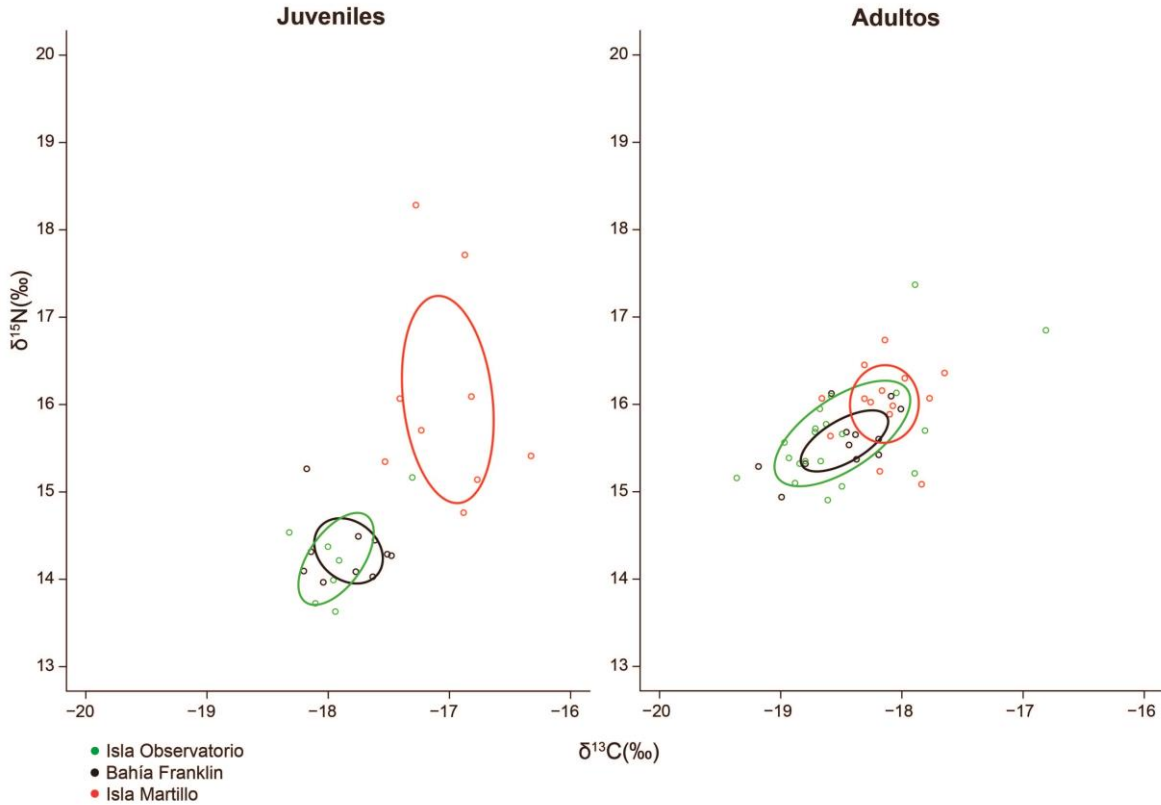


Figura 1. Área de las elipses estándares corregidas para tamaño de muestra pequeña (AEEC) estimado a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de plumas colectadas en Isla Martillo, Bahía Franklin e Isla Observatorio y agrupados por edad (adultos y juveniles).

Los juveniles de Isla Martillo presentaron la mayor amplitud del nicho isotópico, seguidos por los juveniles de Isla Observatorio y por último los de Bahía Franklin (Figura 2). Por su parte, los adultos de Isla Observatorio presentaron la mayor amplitud de nicho isotópico, seguidos por los adultos de Bahía Franklin e Isla Martillo, los cuales no presentaron diferencias entre sí en su amplitud (Figura 2).

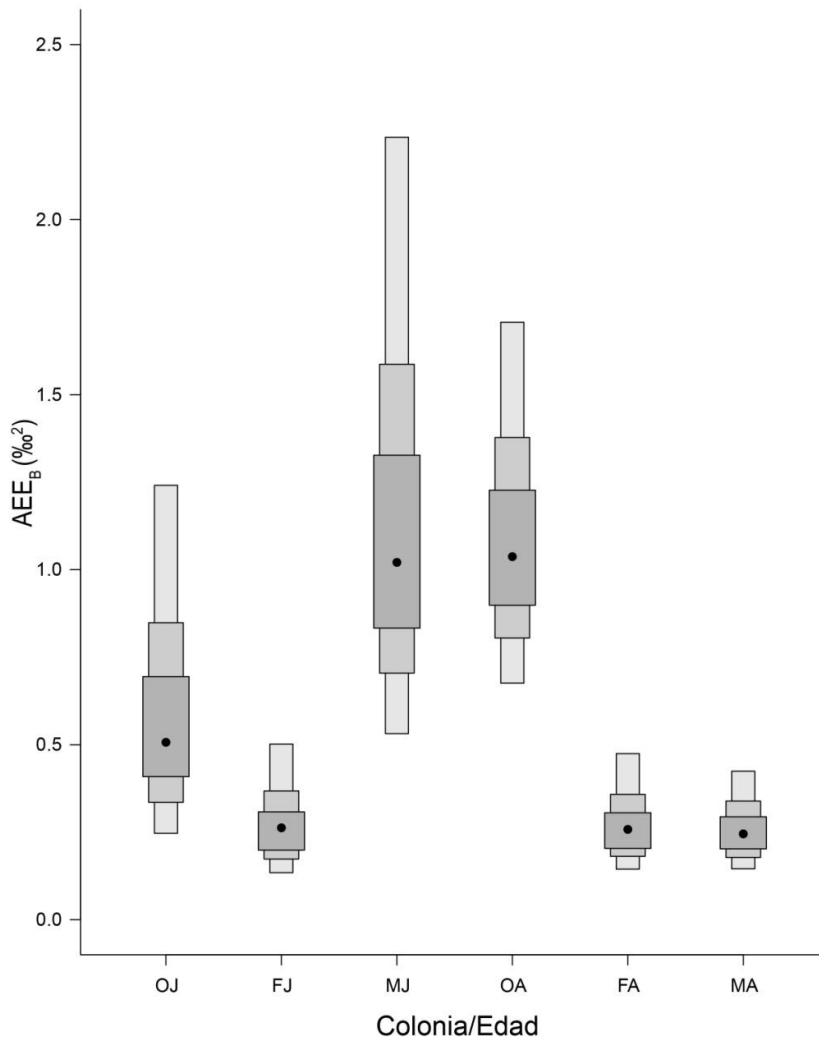


Figura 2. Área de elipse estándar bayesiana (AEE_B) de los nichos isotópicos para los adultos y los juveniles del pingüino de Magallanes en tres colonias de Tierra del Fuego. Los puntos negros corresponden a la AEE_B media para cada grupo etario en función de cada colonia, los cuadros sombreados representan los intervalos de confianza del 50%, 75% y 95%, desde el gris oscuro hasta el gris claro. Referencias en orden de aparición: OJ: Juveniles de Isla Observatorio, FJ: Juveniles de Bahía Franklin, MJ: Juveniles de Isla Martillo, OA: Adultos de Isla Observatorio, FA: Adultos de Bahía Franklin, MA: Adultos de Isla Martillo.

Para el $\delta^{13}\text{C}$ encontramos diferencias significativas entre adultos y juveniles de las tres colonias, presentando los adultos valores más bajos que los juveniles ($F_{1,5} = 21.18$, $p < 0.05$, Tabla 1). A su vez no encontramos diferencias significativas entre los adultos de las tres colonias (Tabla 1). Mientras que para los juveniles encontramos que los juveniles de Isla Martillo presentaron valores más altos que los juveniles de Isla Observatorio y Bahía Franklin, no habiendo diferencias entre éstos últimos (Tabla 1).

Para el $\delta^{15}\text{N}$ encontramos diferencias entre adultos y juveniles únicamente para las colonias de Isla Observatorio y Bahía Franklin, siendo más bajos los valores de los juveniles (Tabla 1). A su vez, no encontramos diferencias entre los adultos de las tres colonias. Para los juveniles encontramos que los de Isla Martillo presentaron valores más altos que los de Isla Observatorio y Bahía Franklin, no habiendo diferencias entre éstos últimos (Tabla 1).

Tabla 1. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de plumas colectadas en adultos y juveniles de pingüinos de Magallanes en Isla Martillo, Bahía Franklin e Isla Observatorio, Tierra del Fuego. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre colonias/edades luego de las comparaciones *posthoc* de Games-Howell.

Colonia	Edad	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	
		Media \pm DE	Rango	Media \pm DE	Rango
Isla Observatorio	Adultos	-18.5 \pm 0.6 ^a	-19.4 a -16.8	15.7 \pm 0.6 ^a	14.9 a 17.4
Bahía Franklin	Adultos	-18.5 \pm 0.4 ^a	-19.2 a -18.0	15.6 \pm 0.4 ^a	14.9 a 16.1
Isla Martillo	Adultos	-18.1 \pm 0.3 ^a	-18.7 a -17.7	16.0 \pm 0.5 ^{a,c}	15.1 a 16.7
Isla Observatorio	Juveniles	-17.9 \pm 0.3 ^b	-18.3 a -17.3	14.2 \pm 0.5 ^b	13.6 a 15.2
Bahía Franklin	Juveniles	-17.8 \pm 0.3 ^b	-18.2 a -17.5	14.3 \pm 0.4 ^b	14.0 a 15.3
Isla Martillo	Juveniles	-17.0 \pm 0.4 ^c	-17.5 a -16.3	16.1 \pm 1.2 ^c	14.8 a 18.3

El análisis de los nichos contaminantes arrojó que tanto para $\delta^{13}\text{C}$ vs [Hg] como para $\delta^{15}\text{N}$ vs [Hg] los juveniles de Isla Martillo segregaron totalmente sus nichos con respecto a las otras dos colonias (0% de solapamiento en ambos casos, Figura 3). En los nichos contaminantes de $\delta^{13}\text{C}$ vs [Hg] los juveniles de Bahía Franklin e Isla Observatorio se solaparon en un 15%, correspondiendo al 27% de la elipse de los primeros y al 35% de la elipse de los últimos (Figura 3). En los nichos contaminantes de $\delta^{15}\text{N}$ vs [Hg] los juveniles de Bahía Franklin e Isla Observatorio se solaparon en un 13%, siendo 25% de la elipse de los primeros y el 26% de la elipse de los últimos (Figura 3).

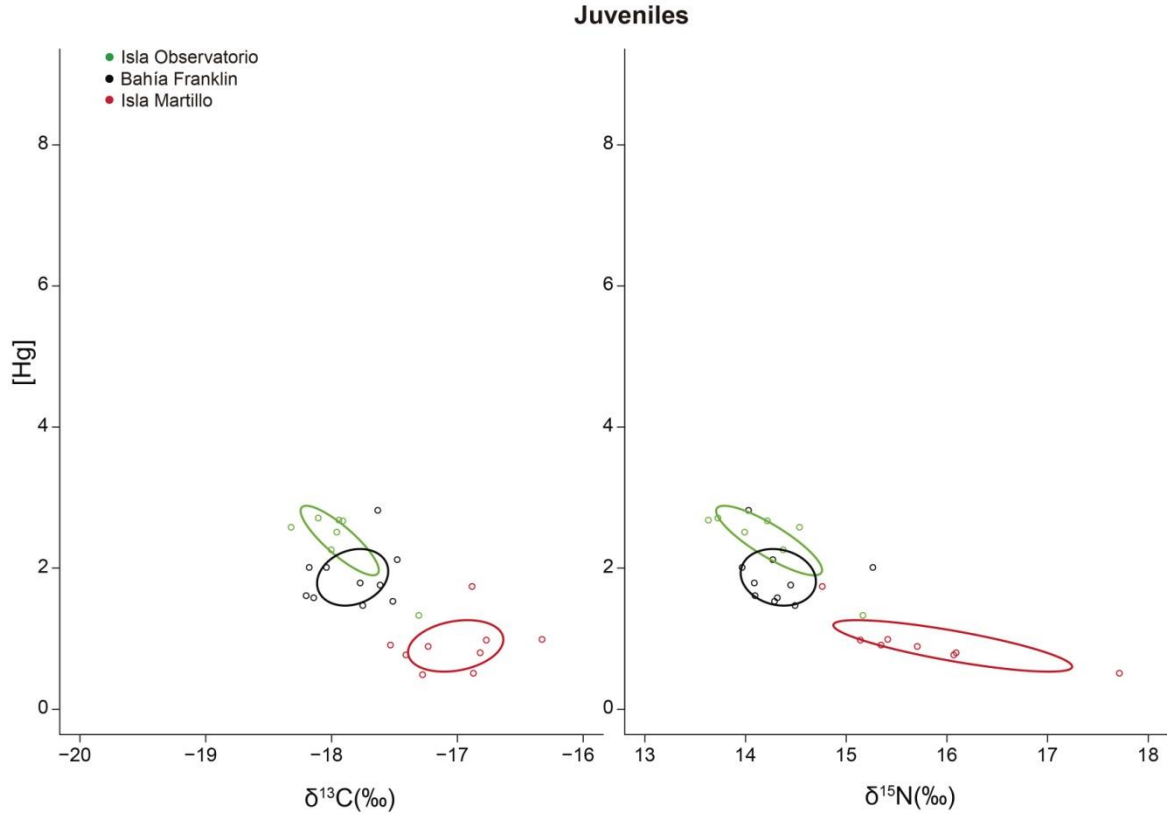


Figura 3. Área de las elipses estándares corregidas para tamaño de muestra pequeña (AEEc) estimado a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ vs [Hg] y $\delta^{15}\text{N}$ vs [Hg] de las muestras de plumas de los juveniles colectadas en Isla Martillo, Bahía Franklin e Isla Observatorio.

Los nichos contaminantes de $\delta^{13}\text{C}$ vs [Hg] y $\delta^{15}\text{N}$ vs [Hg] para los adultos de las colonias de Isla Martillo e Isla Observatorio no mostraron solapamiento (0% en ambos casos, Figura 4). Los nichos contaminantes de $\delta^{13}\text{C}$ vs [Hg] de los adultos de Isla Martillo y Bahía Franklin mostraron un solapamiento del 14%, lo que representó el 23% de la elipse de los primeros y el 36% de la elipse de los últimos (Figura 4). Mientras que los adultos de Bahía Franklin e Isla Observatorio mostraron un solapamiento del 16%, representando el 44% y 26% de la elipse de cada uno, respectivamente (Figura 4). Para los nichos

contaminantes de $\delta^{15}\text{N}$ vs [Hg] Isla Martillo y Bahía Franklin mostraron un solapamiento del 13%, siendo el 26% de su elipse para los primeros y el 27% de su elipse para los últimos (Figura 4). Mientras que los adultos de Bahía Franklin e Isla Observatorio presentaron un solapamiento del 13%, siendo el 35% de la elipse de los primeros y 20% de la elipse de los últimos (Figura 4).

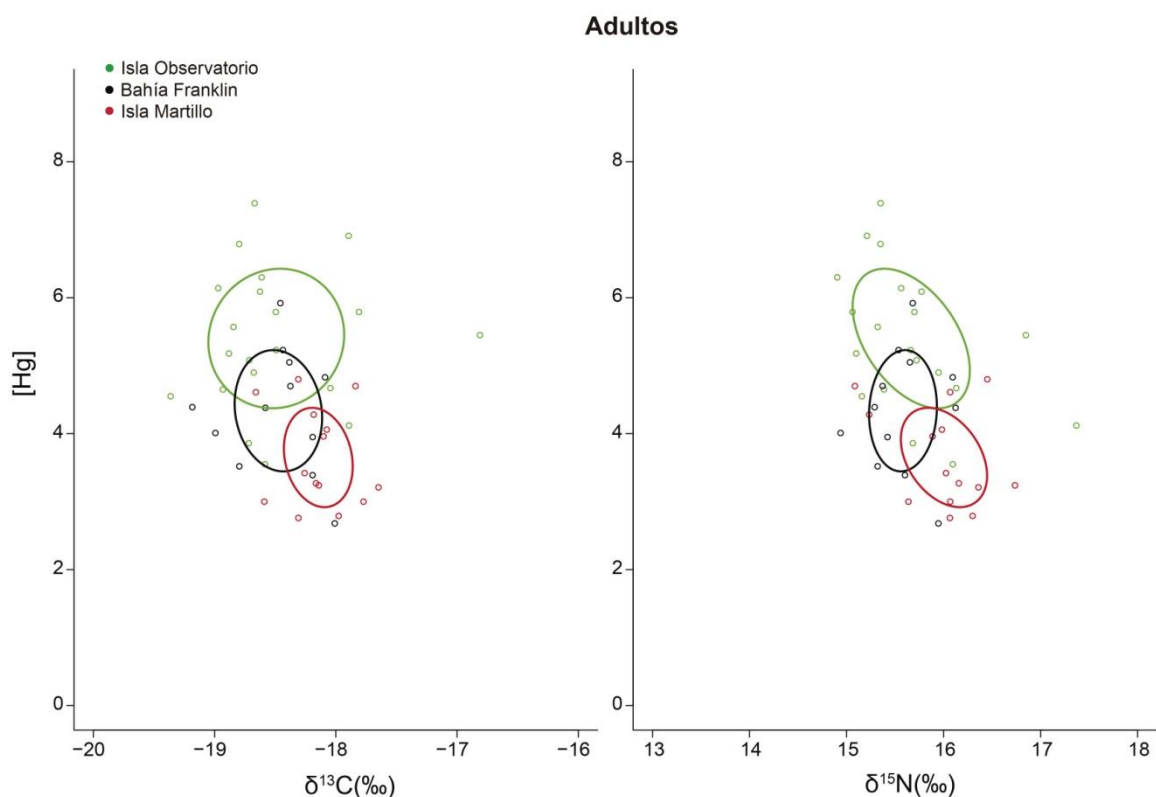


Figura 4. Área de las elipses estándares corregidas para tamaño de muestra pequeña (AEE_C) estimado a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ vs [Hg] y $\delta^{15}\text{N}$ vs [Hg] de las muestras de plumas de los adultos colectadas en Isla Martillo, Bahía Franklin e Isla Observatorio.

Los nichos contaminantes de los juveniles de Isla Observatorio e Isla Martillo presentaron mayor amplitud que Bahía Franklin (Figura 5). Mientras que para los adultos,

Isla Observatorio presentó la mayor amplitud de nicho y no hubo diferencias entre Bahía Franklin e Isla Martillo (Figura 6).

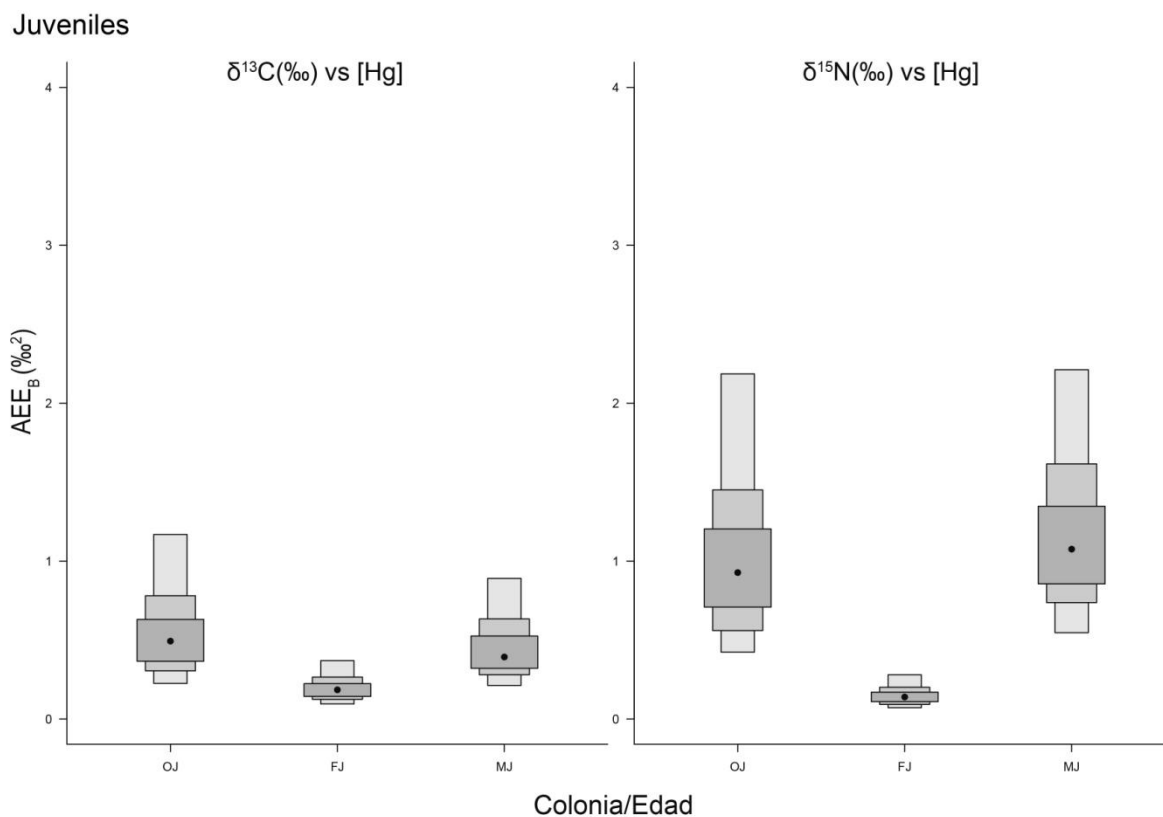


Figura 5. Área de elipse estándar bayesiana (AEE_B) de los nichos contaminantes para los juveniles del pingüino de Magallanes en tres colonias de Tierra del Fuego. Los puntos negros corresponden a la AEE_B media para cada grupo colonia, los cuadros sombreados representan los intervalos de confianza del 50%, 75% y 95%, desde el gris oscuro hasta el gris claro. Referencias en orden de aparición: OJ: Juveniles de Isla Observatorio, FJ: Juveniles de Bahía Franklin, MJ: Juveniles de Isla Martillo.

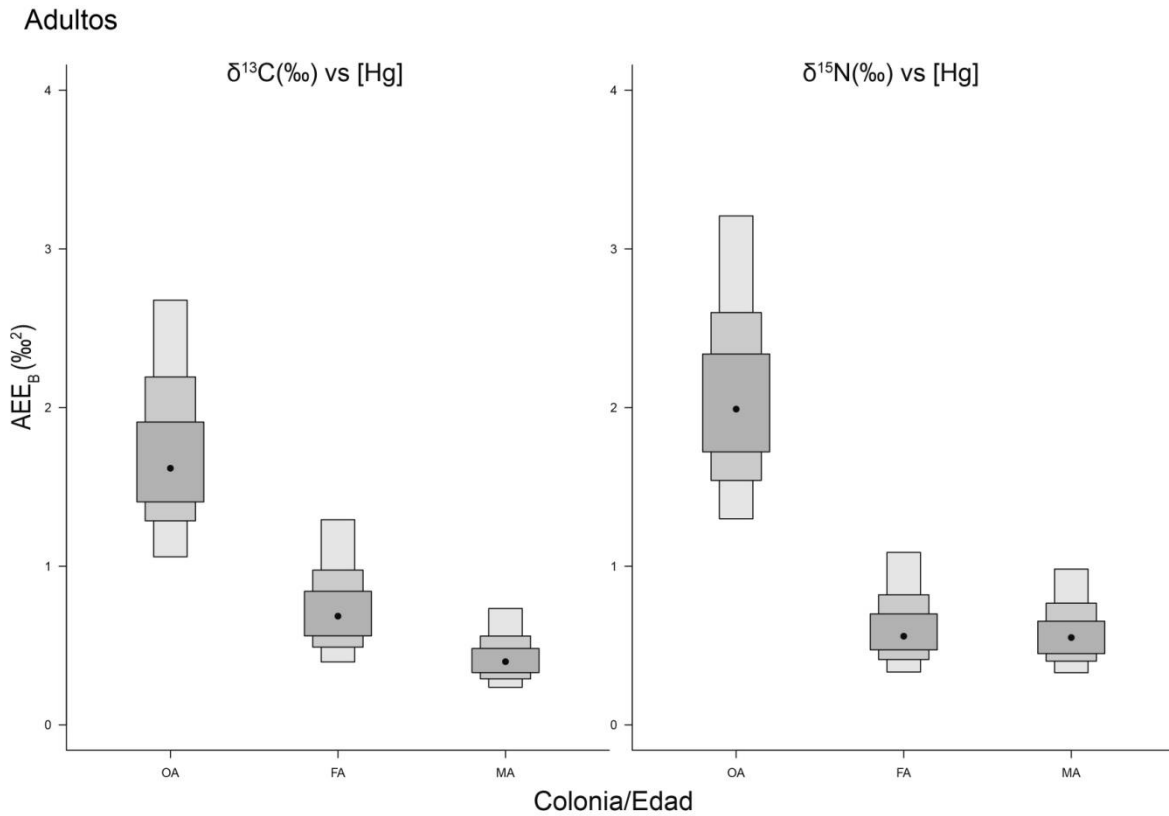


Figura 6. Área de elipse estándar bayesiana (AEE_B) de los nichos contaminante para los adultos del pingüino de Magallanes en tres colonias de Tierra del Fuego. Los puntos negros corresponden a la AEE_B media para cada grupo colonia, los cuadros sombreados representan los intervalos de confianza del 50%, 75% y 95%, desde el gris oscuro hasta el gris claro. Referencias en orden de aparición: OA: Adultos de Isla Observatorio, FA: Adultos de Bahía Franklin, MA: Adultos de Isla Martillo.

Para las [Hg] se encontraron diferencias significativas entre los adultos y los juveniles, presentando los adultos valores más altos (Figura 7). Asimismo, se encontraron diferencias significativas entre colonias para ambas edades, donde Isla Observatorio

presentó los valores más altos, luego le siguió Bahía Franklin y por último Isla Martillo (Figura 7).

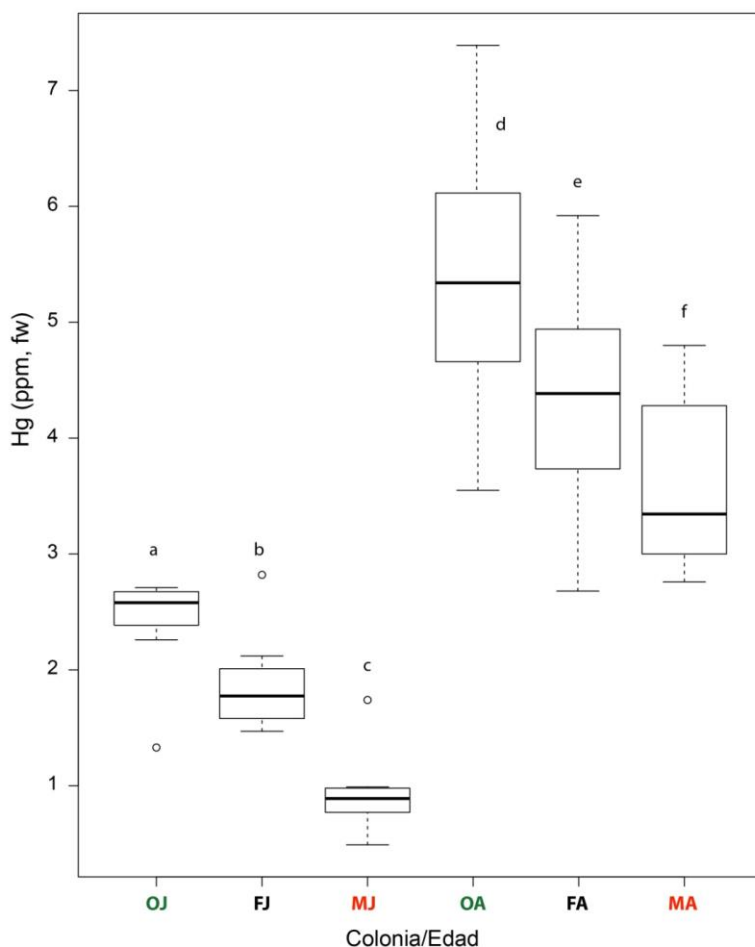


Figura 7. Gráfico de cajas de las concentraciones de mercurio ([Hg]) de los adultos y los juveniles de pingüinos de Magallanes en tres colonias de Tierra del Fuego. Las líneas negras corresponden a la media para cada grupo etario en cada colonia, las líneas que se extienden perpendiculares a las cajas indican la variabilidad fuera de los cuartiles superior e inferior. Referencias en orden de aparición: OJ: Juveniles de Isla Observatorio, FJ: Juveniles de Bahía Franklin, MJ: Juveniles de Isla Martillo, OA: Adultos de Isla Observatorio, FA: Adultos de Bahía Franklin, MA: Adultos de Isla Martillo. Letras diferentes indican diferencias significativas entre grupos luego de las comparaciones *posthoc* de Games-Howell.

Posición trófica

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos en *Mytilus chilensis* para Isla Martillo fueron de -17.1 ± 0.4 ‰ para el $\delta^{13}\text{C}$ y de 12.2 ± 0.3 ‰ para el $\delta^{15}\text{N}$, mientras que para Puerto Parry fueron de -16.0 ± 0.2 ‰ para el $\delta^{13}\text{C}$ y de 10.0 ± 0.4 ‰ para el $\delta^{15}\text{N}$.

Los adultos de Isla Observatorio y Bahía Franklin ocuparon PTs más alta que los adultos de Isla Martillo y que los juveniles de las tres colonias (Figura 8). A su vez, no encontramos diferencias entre los adultos y los juveniles de Isla Martillo en su PTs (Figura 8).

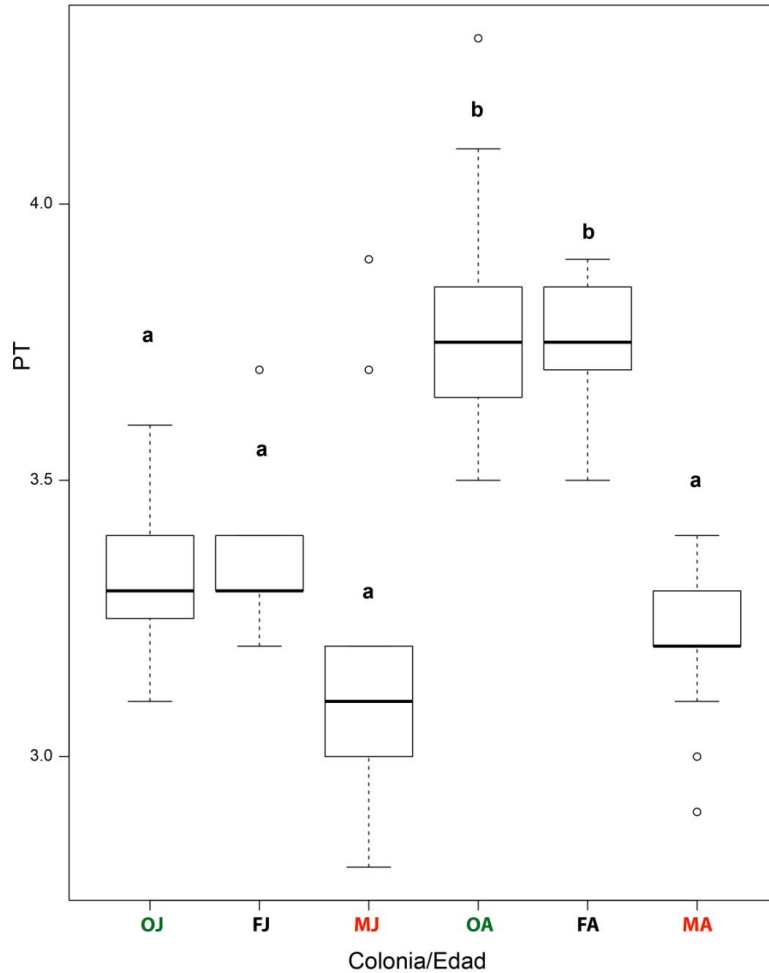


Figura 8. Gráfico de cajas de la posición trófica (PT) de los adultos y los juveniles de pingüino de Magallanes en tres colonias de Tierra del Fuego. Las líneas negras corresponden a la media para cada grupo etario en cada colonia, las líneas que se extienden paralelas a las cajas indican la variabilidad fuera de los cuartiles superior e inferior. Referencias en orden de aparición: OJ: Juveniles de Isla Observatorio, FJ: Juveniles de Bahía Franklin, MJ: Juveniles de Isla Martillo, OA: Adultos de Isla Observatorio, FA: Adultos de Bahía Franklin, MA: Adultos de Isla Martillo. Letras diferentes indican diferencias significativas entre grupos luego de las comparaciones *posthoc* de Games-Howell.

Las áreas de las elipses estándares para la PT vs la [Hg] mostraron que tanto en los adultos como en los juveniles, Isla Martillo no se solapó con las otras dos colonias (Figura 9). A su vez, los adultos de Bahía Franklin e Isla Observatorio se solaparon en un 13% y los juveniles en un 15% (Figura 9).

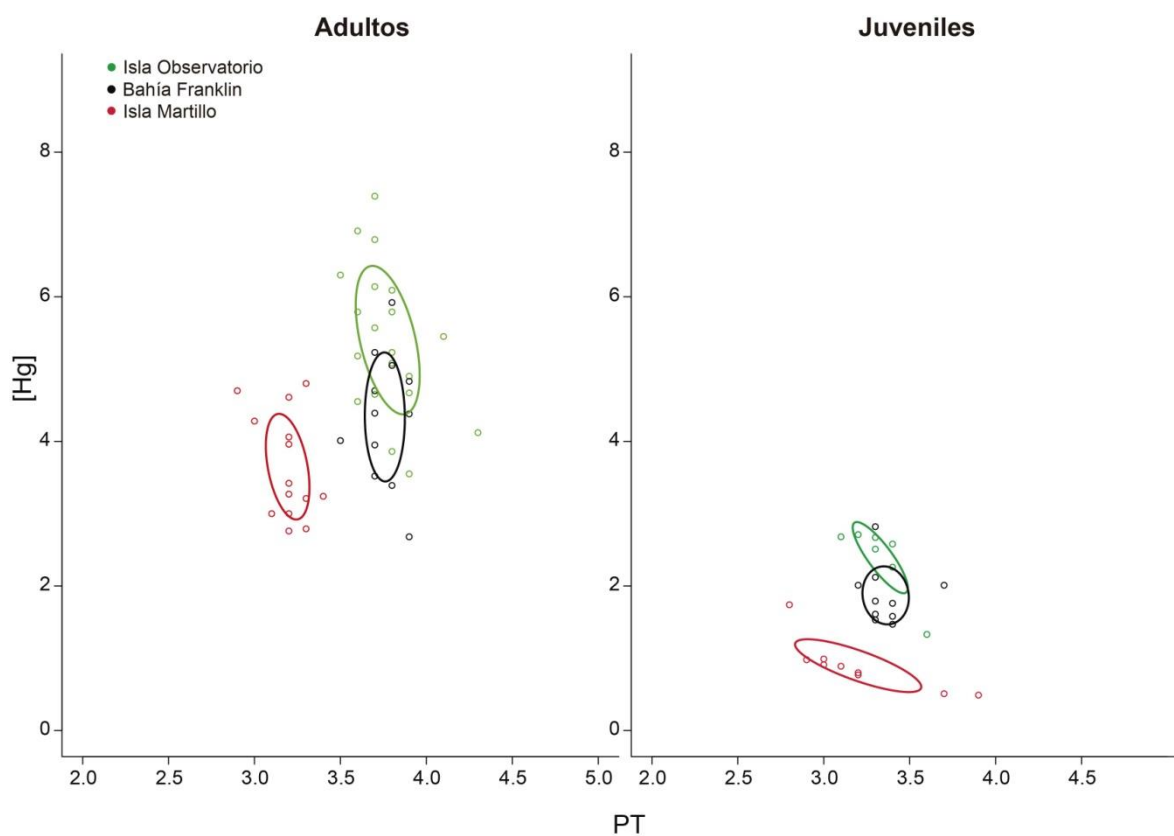


Figura 9. Área de las elipses estándares corregidas para tamaño de muestra pequeña (AEE_C) estimadas a partir de los valores de las concentraciones de mercurio ([Hg]) y la posición trófica (PT) de los adultos y juveniles agrupados por colonia (Isla Martillo, Bahía Franklin e Isla Observatorio).

DISCUSIÓN

Este estudio permitió documentar los nichos isotópicos y contaminantes de los pingüinos de Magallanes de Tierra del Fuego. Se obtuvo nueva información sobre la presencia de las [Hg] en esta especie que habita el océano Atlántico Sudoccidental, incluyendo información de individuos de la colonia de Isla Observatorio y juveniles de las tres colonias de Tierra del Fuego que nunca antes habían sido documentados.

En general se encontraron diferencias en la ecología trófica de las tres colonias en base a la combinación del nicho isotópico ($\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{15}\text{N}$) y las [Hg] para las dos edades. Si bien se observó un gran solapamiento en el nicho isotópico de los juveniles de las colonias de Bahía Franklin e Isla Observatorio, así como en el de los adultos de las tres colonias, las [Hg] ayudaron a distinguir que no están ocupando realmente el mismo nicho trófico. Las concentraciones más elevadas de Hg en individuos de Observatorio, tanto en adultos como en juveniles, respecto a las otras dos colonias, podrían indicar que se están alimentando de presas de mayor nivel trófico, teniendo en cuenta la bioacumulación que se produce en las cadenas tróficas, o bien en áreas con [Hg] más elevadas en la base de las mismas. Al tratarse de la colonia con mayor tamaño poblacional (ver Metodología general, sección *Área de estudio*), es probable que presente una mayor competencia intra-específica permitiendo un nicho trófico más amplio y la utilización de una mayor extensión marina para alimentarse.

De acuerdo a los estudios realizados por Rosciano et al. (2016) en Bahía Franklin, las áreas del Estrecho de Le Maire y el frente subantártico son sitios de alimentación del pingüino de Magallanes y del pingüino penacho amarillo, respectivamente. En base a

estudios de Hg de estas especies, Brasso et al. (2015) sugieren que las diferentes concentraciones de este contaminante medidas en ellos se deben a las concentraciones de las masas de agua en donde se alimentan. La mayor variación en el nicho isotópico de los adultos de Isla Observatorio respecto a las otras dos colonias, podría indicar el uso de áreas de forrajeo más extensas. En combinación con los valores de Hg, los cuales fueron similares a los encontrados por Brasso et al. (2015) para el pingüino penacho amarillo, dichos valores nos sugiere que los adultos de Isla Observatorio podrían estar alimentándose en el frente subantártico. Esto se refuerza por las PTs similares pero diferentes [Hg] entre los adultos de Isla Observatorio y de Bahía Franklin, lo cual distingue las áreas de forrajeo.

La colonia de Isla Martillo fue la que menor solapamiento del nicho isotópico presentó y a su vez evidenció valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ más altos respecto a las otras dos colonias. Este resultado condice con valores isotópicos de los componentes de la base (MOP, fitoplancton y zooplancton) de las aguas del Canal Beagle (Cardona Garzón et al. 2016, Riccialdelli et al. 2018). Por lo tanto, para la colonia de Isla Martillo los bajos valores de [Hg] en los adultos pueden explicarse por la combinación entre la menor posición trófica y el área de alimentación dentro del Canal Beagle.

En base a nuestros resultados, observamos un patrón creciente en las [Hg] desde la colonia de aguas más costeras (Isla Martillo) hacia las colonias más oceánicas (Bahía Franklin e Isla Observatorio).

Las posiciones tróficas y los nichos isotópicos de los juveniles reforzaron la idea del gradiente de [Hg] generado por diferencias en las áreas de alimentación dado que no hubo

diferencias entre colonias en la posición trófica, pero si en los nichos isotópicos y en las [Hg].

Por último, observamos que las [Hg] en los juveniles (un año de edad) fueron menores que las de los adultos para las tres colonias. Este resultado también fue encontrado en trabajos con otras especies de pingüinos (Bargagli et al. 1998, Carravieri et al. 2013, Carravieri et al. 2016) y aves marinas (Catry et al. 2009, Bond y Diamond 2009, Carravieri et al. 2014). Dicho patrón se ha atribuido a que el Hg puede bioacumularse en tejidos internos en animales longevos a lo largo de su vida y a que el intervalo de tiempo de acumulación de Hg es más largo en los adultos que en los juveniles (un período de ~ 12 meses entre mudas para los adultos y de 3 meses para los juveniles durante la temporada de cría) (Burger 1993, Burger y Gochfeld 2004, Carravieri et al. 2013). También se sabe que los niveles de Hg en las plumas de los juveniles solo representan la exposición durante el período de cría, ya que la carga de Hg heredada de la madre a través del huevo se excreta, al menos parcialmente, en el plumón (Becker et al. 1993, Stewart et al. 1997, Bearhop et al. 2000a) y se encuentra muy diluida en los tejidos internos durante el crecimiento (Ackerman et al. 2011).

El uso combinado de los nichos isotópicos y las [Hg] permitieron distinguir un uso diferente de los recursos y hábitats por parte de las poblaciones del pingüino de Magallanes en Tierra del Fuego. Por otro lado, conocer el grado de exposición que presentan las mismas a un contaminante tan nocivo como es el Hg resulta muy importante para monitorear el estado de salud de las poblaciones. Dentro de este marco, a futuro, el monitoreo de la exposición a este contaminante en otros organismos que componen las

redes alimentarias locales es crucial para evaluar el impacto real de dicha contaminación en las comunidades de vida silvestre y en el ecosistema de manera holística.

CAPÍTULO 4

El nicho isotópico del pingüino de Magallanes durante la etapa de cuidado temprano de pichones: diferencias entre individuos de distintos grupos etarios y entre colonias

INTRODUCCIÓN

Conocer las áreas de alimentación y las preferencias alimentarias de los pingüinos es importante para comprender el rol que ocupan en las tramas tróficas de los ecosistemas que habitan. Además, la variabilidad en la composición de su dieta y en las áreas que utilizan para alimentarse junto al conocimiento del estado de sus poblaciones en los diferentes sitios de nidificación nos permite identificar las diferencias en las distintas masas de agua (Campagna et al. 2008, Pelletier et al. 2014).

De todas las etapas del ciclo anual la temporada reproductiva es uno de los momentos más críticos dado que los adultos reproductores deben distribuir los recursos alimenticios entre ellos y sus pichones. Particularmente, durante la etapa de cuidado temprano, cuando los pichones son pequeños, los adultos están restringidos a explotar recursos dentro de un rango cercano a la colonia ya que necesitan maximizar el tiempo y la energía consumida de manera tal de poder entregar el alimento a los pichones regularmente (Costa 1991). En este contexto, los adultos podrían optimizar su éxito y su inversión en la descendencia al alimentarse con presas diferentes de las que proveen a sus pichones, ya que las necesidades energéticas de los pichones durante el crecimiento deberían ser mayores que las de los adultos (Moreno y Sanz 1996). Por otro lado, la dieta en las diferentes

colonias refleja la variación en la distribución de los recursos marinos según localidad geográfica (Croxall y Lishman 1987, Frere et al. 1996, Bertellotti y Yorio 1999, Velando y Freire 1999).

Por otro lado, dentro de las poblaciones la edad y la experiencia de los individuos son factores que contribuyen a la variación en el consumo de los recursos alimenticios (Hobson 1993, Pedrocchi et al. 1996, Bearhop et al. 2000b, Hodum y Hobson 2000). Las diferencias en la capacidad competitiva, causadas por factores como la edad o la experiencia, pueden determinar la calidad y la cantidad de los recursos alimentarios a los que acceden los distintos grupos etarios.

Los estudios sobre pingüinos de Magallanes en las colonias de Patagonia norte, que utilizan a los isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$), mostraron diferencias en la composición de la dieta entre pichones, juveniles de un año de edad y adultos y entre etapas del ciclo anual (cría y pre-muda; Forero et al. 2002, Silva et al. 2014). En Tierra del Fuego encontramos tres colonias muy cercanas con características oceanográficas contrastantes y tamaños poblacionales variables: Isla Martillo, Bahía Franklin e Isla Observatorio (ver detalles en Metodología general, *Área de Estudio*). Estas colonias resultan ser un buen modelo para evaluar diferencias entre ellas durante el período crítico del cuidado temprano de pichones, así como también el comportamiento de los individuos más inexpertos como los juveniles.

En este contexto, el objetivo general de este capítulo fue estudiar las diferencias en el nicho isotópico de los adultos, los pichones y los juveniles (un año de edad) durante la etapa de cuidado temprano de pichones en las tres colonias de pingüino de Magallanes que

se encuentran en Tierra del Fuego. La hipótesis de trabajo asociada a este objetivo fue que el nicho trófico difiere entre colonias y grupos etarios durante la etapa de cuidado temprano de pichones.

METODOLOGÍA

Área de estudio, toma de muestras y procesamiento de isótopos estables

Este estudio se realizó en las tres colonias de pingüinos de Magallanes de Tierra del Fuego descritas en la Metodología general: Bahía Franklin, Isla Observatorio e Isla Martillo durante el cuidado temprano de pichones. En diciembre de 2016 se colectaron muestras de sangre de individuos adultos, juveniles y pichones en las tres colonias. En Bahía Franklin se muestrearon: 12 adultos, 10 juveniles y 13 pichones; en Isla Observatorio: 20 adultos, 7 juveniles y 14 pichones, y en Isla Martillo: 26 adultos, 10 juveniles y 23 pichones. Al igual que se mencionó en el Capítulo 3, las diferencias en los números de individuos muestreados se debieron a complicaciones derivadas de la logística de las campañas en zonas remotas. En el caso de los juveniles de un año de edad en el mes de diciembre cuando se realizan los estudios se encuentran pocos individuos que empiezan a arribar a las colonias para mudar siendo el pico de arribo hacia mediados de enero.

Por otro lado, durante esta etapa se colectaron muestras de macroalgas *Macrocystis pyrifera* en la Isla Martillo, en la Bahía Buen Suceso (destacamento de la Armada Argentina que se encuentra frente a Bahía Franklin) y en Puerto Parry (destacamento de la Armada Argentina que se encuentra frente a Isla Observatorio). Por cuestiones logísticas las muestras de algas utilizadas para caracterizar la línea de base de cada colonia se

tomaron en los destacamentos de la Armada Argentina como *proxys* de cada una de las respectivas zonas mencionadas.

Luego se procedió a su procesamiento y análisis de isotopos estables descriptos en la Metodología general, sección *Análisis y procesamiento de muestras*.

Análisis del nicho isotópico

Se procedió a realizar el *Análisis de nicho isotópico* (ver detalles en Metodología general, sección *Análisis del nicho isotópico*), para cada colonia y cada grupo etario a fin de evaluar diferencias en el nicho isotópico entre y dentro de cada colonia según la clase de edad.

Por otro lado, se compararon los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre colonias según los grupos etarios y entre grupos etarios dentro de cada colonia, ajustando modelos de mínimos cuadrados generalizados (MCG) con función de varianza `varIdent` del paquete `nlme` en R (Pinheiro et al. 2015). Esto debido a que los grupos no están equilibrados y por lo tanto la varianza no es homogénea. Ejecutamos un modelo para cada isótopo por separado como variable respuesta. Para el análisis entre las colonias corrimos tres modelos, uno por edad, tomando como variable explicativa la colonia. Para el análisis dentro de cada colonia corrimos también tres modelos, uno por cada colonia, tomando como variable explicativa la edad. Luego, realizamos comparaciones *posthoc* de Games-Howell (paquete `multcomp`; Hothorn et al. 2008) para determinar qué colonia o edad representaban las diferencias para cada isótopo.

Posición trófica

Estimamos la posición trófica (PT) para cada edad y colonia (ver detalles en Metodología general, *sección Estimación de la posición trófica*). Consideramos como organismo de línea de base a las macroalgas, *Macrocystis pyrifera*, ocupando una PT = 1. Utilizamos un factor de discriminación trófica de 2.81 ± 0.17 ‰ estimado para sangre completa de pingüino de Magallanes (Ciancio et al. 2016). Evaluamos diferencias en las PTs entre colonias y edades utilizando modelos de mínimos cuadrados generalizados (MCG) con función de varianza varIdent del paquete nlme (grupos no equilibrado, varianza no homogénea) en donde la variable respuesta fue la PT y las explicativas la colonia y la edad. Posteriormente realizamos comparaciones *posthoc* de Games-Howel.

RESULTADOS

Análisis del nicho isotópico

De acuerdo al análisis del nicho isotópico no encontramos solapamiento entre las elipses de los adultos y la de los pichones en las tres colonias (0% en todas las comparaciones, Figura 1). Por el contrario, en los juveniles sí encontramos solapamientos: en Isla Observatorio y en Bahía Franklin presentaron un solapamiento del 30%, que representó el 44% de su elipse para los primeros y el 96% de su elipse para los segundos; entre Isla Observatorio e Isla Martillo se solaparon en un 5.5%, que representó el 6% de la elipse de los primeros y el 72% de la elipse de los segundos; y por último, entre Bahía Franklin e Isla Martillo se solaparon un 1.4%, que representó el 1.6% de la elipse de los primeros y el 9% de la elipse de los segundos (Figura 1).

La amplitud del nicho de los adultos y de los pichones de Isla Martillo fue mayor respecto a las otras dos colonias (Figura 2). Asimismo, los juveniles de las tres colonias presentaron una mayor amplitud de nicho en comparación con los adultos y con los pichones. A su vez, los juveniles de Isla Observatorio presentaron el nicho más amplio respecto a sus pares de las otras dos colonias (Figura 2).

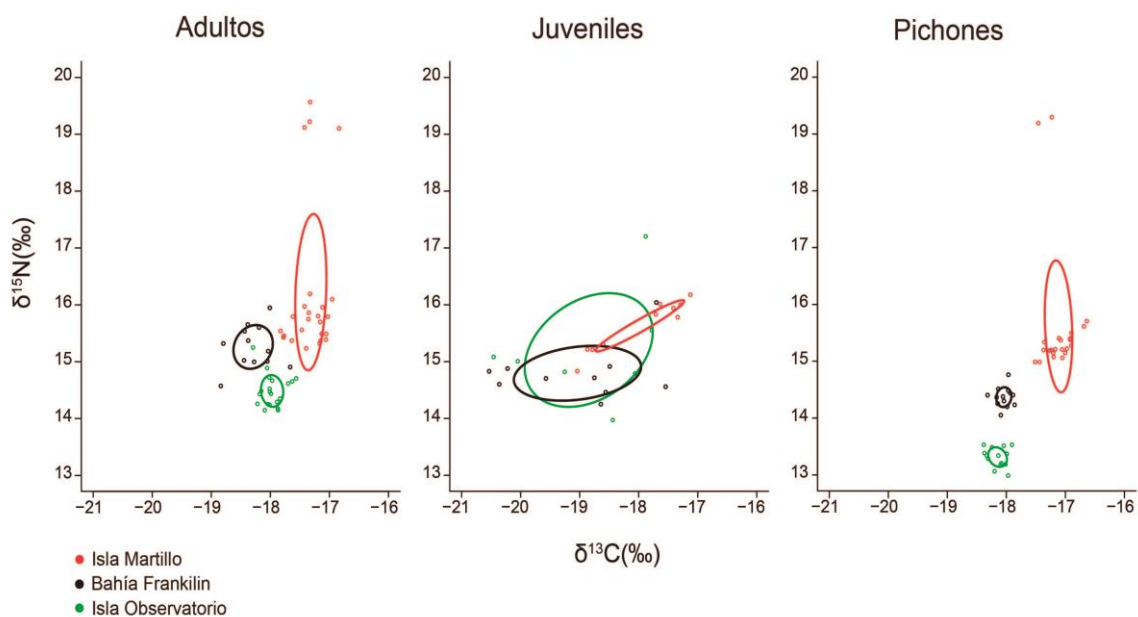


Figura 1. Área de las elipses estándares corregidas para tamaño de muestra pequeña (AEE_c) estimado a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de sangre colectadas en Isla Martillo, Bahía Franklin e Isla Observatorio y agrupados por edad (adultos, juveniles y pichones).

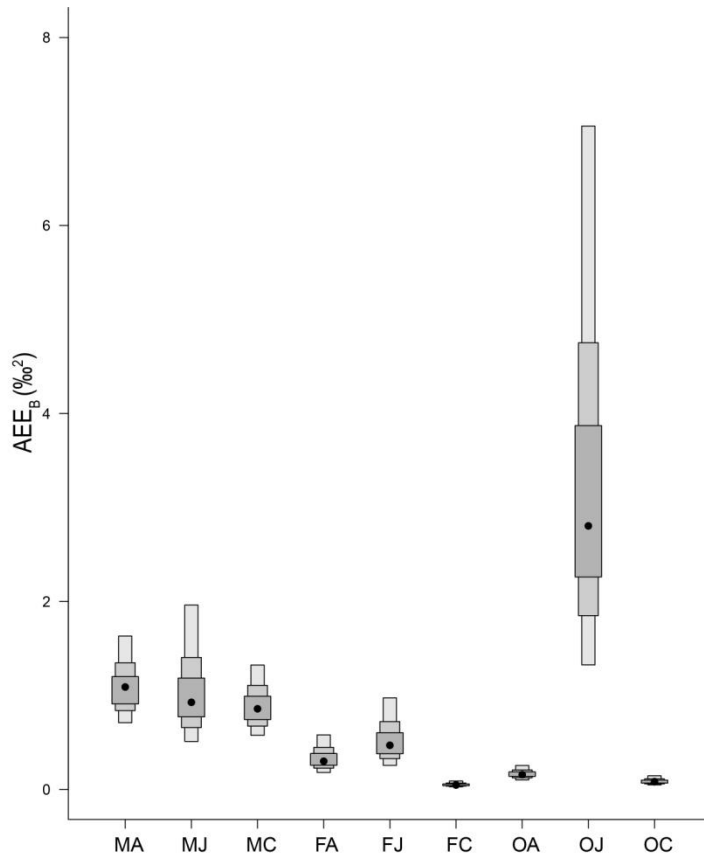


Figura 2. Área de elipse estándar bayesiana (AEE_B) para adultos, juveniles y pichones del pingüino de Magallanes en tres colonias de Tierra del Fuego. Los puntos negros corresponden a la AEE_B media de cada colonia en función de cada grupo etario en cada colonia, los cuadros sombreados representan los intervalos de confianza del 50%, 75% y 95%, desde el gris oscuro hasta el gris claro. Referencias en orden de aparición: MA: Adultos de Isla Martillo, MJ: Juveniles de Isla Martillo, MC: Pichones de Isla Martillo, FA: Adultos de Bahía Franklin, FJ: Juveniles de Bahía Franklin, FC: Pichones de Bahía Franklin, OA: Adultos de Isla Observatorio, OJ: Juveniles de Isla Observatorio, OC: Pichones de Isla Observatorio.

En los tres grupos etarios encontramos que hubo diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre los individuos de las diferentes colonias ($\delta^{13}\text{C}_{\text{Adultos}}$: $F = 61.55$, $p < 0.05$; $\delta^{15}\text{N}_{\text{Adultos}}$: $F = 33.01$, $p < 0.05$; $\delta^{13}\text{C}_{\text{juveniles}}$: $F = 3.71$, $p = 0.05$; $\delta^{15}\text{N}_{\text{juveniles}}$: $F = 7.60$, $p < 0.05$; $\delta^{13}\text{C}_{\text{pichones}}$: $F = 149.91$, $p < 0.05$; $\delta^{15}\text{N}_{\text{pichones}}$: $F = 148.82$, $p < 0.05$). Para el $\delta^{13}\text{C}$ encontramos que para los tres grupos etarios los individuos de la Isla Martillo presentaron los valores más altos respecto a los individuos de las otras dos colonias, no encontrando diferencias entre los individuos de Bahía Franklin e Isla Observatorio (Tabla 1).

En el caso de los adultos y los pichones observamos valores decrecientes de $\delta^{15}\text{N}$, donde los individuos de la Isla Martillo presentaron los valores más altos, seguidos por los de Bahía Franklin y por último los de Isla Observatorio (Tabla 1). Mientras que los juveniles de Isla Observatorio presentaron valores intermedios respecto a los individuos de la colonia de Isla Martillo (con los valores más altos) y a los individuos de la colonia de Bahía Franklin (con los valores más bajos) (Tabla 1).

Tabla 1. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de sangre colectadas en adultos, juveniles y pichones de pingüinos de Magallanes en Isla Martillo, Bahía Franklin e Isla Observatorio, Tierra del Fuego. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre las colonias para cada edad luego de las comparaciones *posthoc* de Games-Howell.

Edad	N Colonia	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	
		Media \pm DE	Rango	Media \pm DE	Rango
Adultos	25 Martillo	-17.3 \pm 0.1 ^a	-17.8 a -16.9	16.2 \pm 1.9 ^a	15.2 a 19.6
	12 Franklin	-18.3 \pm 0.1 ^b	-18.8 a -17.7	15.3 \pm 0.2 ^b	14.6 a 16.0
	20 Observatorio	-18.0 \pm 0.0 ^b	-18.3 a -17.6	14.5 \pm 0.1 ^c	14.2 a 15.3
Juveniles	12 Martillo	-18.0 \pm 0.6 ^a	-19.0 a -17.1	15.6 \pm 0.2 ^a	14.8 a 16.2
	10 Franklin	-19.0 \pm 1.2 ^b	-20.5 a -17.5	14.8 \pm 0.2 ^{b,c}	14.3 a 16.0
	13 Observatorio	-18.9 \pm 1.2 ^b	-20.5 a -17.8	15.2 \pm 1.0 ^{a,c}	14.0 a 17.2
Pichones	20 Martillo	-17.1 \pm 0.1 ^a	-17.5 a -16.6	15.6 \pm 1.3 ^a	15.0 a 19.3
	7 Franklin	-18.0 \pm 0.0 ^b	-18.3 a -17.7	14.4 \pm 0.0 ^b	14.1 a 14.8
	14 Observatorio	-18.2 \pm 0.0 ^b	-18.4 a -17.9	13.3 \pm 0.0 ^c	13.0 a 13.5

En la colonia de Isla Martillo encontramos diferencias en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ entre los individuos de los distintos grupos etarios ($F=8.70$, $p<0.05$), pero no en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($F=1.93$, $p=0.16$). Para el $\delta^{13}\text{C}$, si bien todas las comparaciones múltiples entre edades fueron significativas, la diferencia entre adultos y pichones resulto del 0.2‰, dentro del nivel analítico de precisión, lo cual biológicamente resulta no ser significativa. Mientras que, la diferencia entre adultos y juveniles resulto ser del 0.7‰, y entre los pichones y los juveniles de 0.9‰. Los juveniles presentaron una amplia distribución de valores de $\delta^{13}\text{C}$ y en un rango de valores más bajos que los de los adultos y los pichones (Figura 3). El análisis de superposición de las elipses probabilísticas para esta colonia indicó que los

adultos y los juveniles superpusieron sus nichos en un 4%, que representó el 5 % de la elipse de los primeros y el 20% de la elipse de los segundos. Los adultos y los pichones se solaparon en un 21%, que representó el 49% del nicho de los primeros y el 36% del nicho de los segundos. Los juveniles y los pichones se solaparon en un 2%, que represento el 6% de la elipse de los primeros y el 2% de la elipse de los segundos (Figura 3).

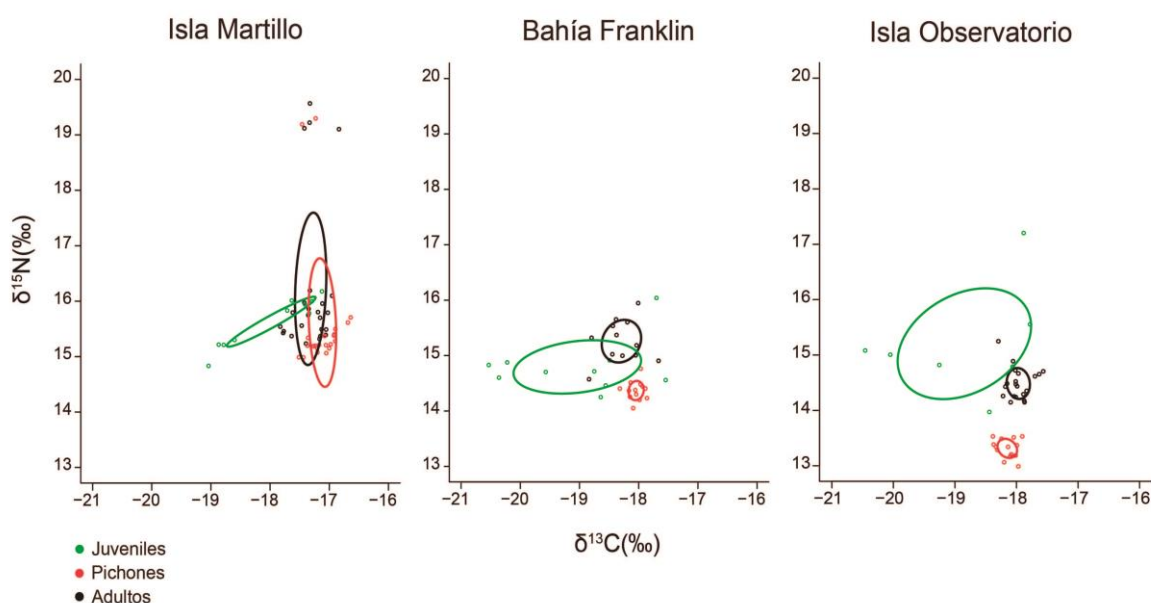


Figura 3. Área de las elipses estándares corregidas para tamaño de muestra pequeña (AEEC) estimado a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de sangre colectadas en adultos, pichones y juveniles de pingüinos de Magallanes agrupados por colonia (Isla Martillo, Bahía Franklin e Isla Observatorio).

En la colonia de Bahía Franklin se encontraron diferencias significativas tanto en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ como en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre grupos etarios ($F=6.60$, $p<0.05$; $F=27.58$, $p<0.05$, respectivamente). Para el $\delta^{13}\text{C}$ esas diferencias se dieron únicamente entre los juveniles y los pichones ($\Delta=1\text{‰}$, $p<0.05$, Figura 3). Mientras que, para el $\delta^{15}\text{N}$, difirieron los adultos con los pichones ($\Delta=0.9\text{‰}$, $p<0.05$) y los pichones con los juveniles

($\Delta=0.4\%$, $p=0.05$), no habiendo diferencias entre adultos y juveniles ($\Delta=0.5\%$, $p=0.06$). El análisis de superposición de las elipses probabilísticas para esta colonia indicó que no hubo superposición de nichos entre los adultos y los pichones ni entre los juveniles y los pichones (0% en ambos casos, Figura 3). Mientras que los adultos y los juveniles se solaparon en un 9%, que representó el 46% de la elipse de los primeros y el 11% de la elipse de los segundos (Figura 3).

Por último, en la colonia de Isla Observatorio encontramos diferencias significativas tanto en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ como en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ entre grupos etarios ($F=6.00$, $p=0.01$; $F=115.47$, $p<0.05$, respectivamente). Para el $\delta^{13}\text{C}$ esas diferencias se dieron únicamente entre los adultos y los pichones ($\Delta=0.2\%$, $p<0.05$) pero esta resultó biológicamente no significativa dado que se encontró dentro del nivel analítico de precisión. Mientras que para el $\delta^{15}\text{N}$, al igual que en Isla Martillo las diferencias ocurrieron entre los adultos y los pichones ($\Delta=1.2\%$, $p<0.05$) y entre los pichones y los juveniles ($\Delta=1.9\%$, $p<0.05$). No hubo diferencias entre los juveniles y los adultos ($\Delta=0.7\%$, $p=0.22$). El análisis de superposición de las elipses probabilísticas indicó que no hubo solapamiento entre los grupos etarios de esta colonia (0% en todas las comparaciones, Figura 3).

Posición trófica

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos en *Macrocystis pyrifera* que caracterizan la línea de base de cada colonia se muestran en la Tabla 2.

Tabla 2. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de *Macrocystis pyrifera* colectadas en Isla Martillo, Bahía Buen Suceso (*proxy* de la colonia de Bahía Franklin) y Puerto Parry (*proxy* de la colonia de Isla Observatorio).

Colonia	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	C/N
Martillo	-13.3	10.8	10.9
Franklin	-15.6	10.1	15.6
Observatorio	-14.0	7.4	13.5

El análisis de la posición trófica arrojó que las variables explicativas colonia y edad resultaron significativas ($F=588.46$, $p<0.05$; $F=136.95$, $p<0.05$, respectivamente). Encontramos diferencias significativas en los adultos, los juveniles y los pichones entre la colonia de Isla Observatorio con respecto a las colonias de Isla Martillo y Bahía Franklin, no habiendo diferencias entre estas dos últimas para ningún grupo etario (Tabla 3). En los adultos y los juveniles la PT de la colonia de Isla Observatorio fue de ≈ 4 mientras que para las colonias de Isla Martillo y Bahía Franklin fue de ≈ 3 (Tabla 3). Si bien se detectaron diferencias estadísticas significativas entre los pichones de las tres colonias, la PT en todos los casos fue de ≈ 3 (Tabla 3).

Por otro lado, la PT no difirió entre grupos etarios en la colonia de Isla Martillo. Mientras que en las colonias de Bahía Franklin e Isla Observatorio encontramos que los pichones presentaron una posición trófica menor que los adultos y los juveniles (Tabla 3).

Tabla 3. Posición trófica (PT) estimada (medias±DE) de individuos de pingüino de Magallanes de diferentes edades y colonias. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre colonias para una misma edad, mientras que los números diferentes indican diferencias entre edades para una misma colonia (Isla Martillo en rojo, Bahía Franklin en negro, Isla Observatorio en verde) luego de las comparaciones *posthoc* de Games-Howell.

Edad	Colonia	PT ± DE
Adultos	Martillo	2.9 ± 0.2 ^{a,1}
	Franklin	2.9 ± 0.0 ^{a,1}
	Observatorio	3.5 ± 0.0 ^{b,1}
Juveniles	Martillo	2.7 ± 0.0 ^{a,1}
	Franklin	2.7 ± 0.0 ^{a,1}
	Observatorio	3.8 ± 0.1 ^{b,1}
Pichones	Martillo	2.7 ± 0.2 ^{a,1}
	Franklin	2.5 ± 0.0 ^{a,2}
	Observatorio	3.1 ± 0.0 ^{b,2}

DISCUSIÓN

A través de este estudio se ha logrado registrar diferencias en el nicho isotópico entre individuos del pingüino de Magallanes de distintos grupos etarios dentro y entre colonias en Tierra del Fuego, para una de las etapas más críticas del cuidado de pichones.

Durante esta etapa los pichones tienen altos requerimientos energéticos y los adultos deben alimentarlos con una mayor frecuencia (Costa 1991). Estudios realizados con dispositivos GPS en adultos reproductivos durante el cuidado temprano de pichones en las

colonias de Isla Martillo y Bahía Franklin reportaron que éstos utilizan áreas de alimentación cercanas a sus colonias (Raya Rey et al. 2012b, Rosciano et al. 2016), en el Canal Beagle y en el Estrecho de Le Maire, respectivamente. En consecuencia, los adultos realizan viajes de alimentación cercanos a sus colonias, a fin de alimentarse ellos mismos y proveer a sus pichones con los recursos disponibles cercanos, de esta manera se explica el nulo solapamiento encontrado entre los nichos isotópicos de los adultos y los pichones entre colonias, dado que no compartirían áreas de alimentación.

En Isla Martillo, esta segregación se reflejó en ambos ejes isotópicos ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$), presentando los valores más altos respecto a las colonias de Bahía Franklin e Isla Observatorio. Esta diferencia refleja los valores de base de la trama trófica del Canal Beagle siendo que las macroalgas (*Macrocystis pyrifera*) colectadas allí mostraron los valores isotópicos más altos. Asimismo, los valores registrados para las colonias de Bahía Franklin e Isla Observatorio también se condijeron con valores isotópicos más bajos en las respectivas bases de sus tramas tróficas. De esta manera, la segregación isotópica encontrada entre colonias parece responder en gran medida a las diferencias geográficas de base que se ha registrado previamente en diferentes componentes como POM (Cardona Garzón et al. 2016), fitoplancton y zooplancton (Riccialdelli et al. 2018) y en nuestro caso en macroalgas, transfiriéndose a toda la trama trófica incluida la especie bajo estudio.

En el caso de los juveniles (individuos de un año de edad) de las tres colonias se observó una gran amplitud del nicho isotópico, con una mayor variación en el eje del $\delta^{13}\text{C}$. La sangre analizada representa la última porción de la dispersión invernal de estos individuos, dado que, al no reproducir, regresan hacia fines de diciembre a las colonias para

mudar. De esta manera la dieta integra la última porción del viaje realizado a distancias variables de la colonia, lo cual es un dato desconocido hasta la fecha.

Asimismo, los juveniles de Bahía Franklin e Isla Observatorio solaparon en gran parte sus nichos isotópicos. Especialmente en el eje del $\delta^{13}\text{C}$, donde presentaron el mismo rango de valores. Estos resultados reflejan un uso compartido de áreas de alimentación. En cambio, el nicho isotópico de los juveniles de Isla Martillo no se solapó con ninguna colonia, lo que indica que no comparten áreas de alimentación con los juveniles de las colonias de Bahía Franklin y de Isla Observatorio. De acuerdo a los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de la línea de base registrados para cada colonia, y los valores de los juveniles de las mismas, consideramos que los individuos de Isla Martillo se alimentaron en las aguas del Canal Beagle mientras que los de Bahía Franklin e Isla Observatorio lo hicieron en las aguas circundantes a Isla de los Estados dado que coinciden con los valores isotópicos registrados para estas zonas en trabajos previos (Ricciardelli et al. 2018). Estos resultados nos han permitido estimar indirectamente las áreas de alimentación utilizadas por los juveniles, siendo que no es posible realizarlo mediante estudios con dispositivos GPS ya que, al ser individuos que no están asociados a un nido, recuperar los registradores no es posible.

Por otro lado, los juveniles de la colonia de Isla Observatorio mostraron la mayor variación en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y de $\delta^{13}\text{C}$, lo cual podría estar dado por una mayor variabilidad en el tipo de presas consumidas (ej. presas de diferentes niveles tróficos) y/o bien por el uso de diferentes sectores de alimentación.

La colonia de Bahía Franklin presentó una menor variación en $\delta^{15}\text{N}$, incluido en el rango de valores de Isla Observatorio. Asimismo, para los juveniles de Isla Observatorio se

estimó una posición trófica mayor ($PT \approx 4$) respecto a los de la colonia de Bahía Franklin ($PT \approx 3$). Esto evidencia que, si bien parte de las áreas de alimentación de Observatorio son compartidas con Franklin, estas son más extensas para los primeros, existiendo además una segregación en los tipos de presas elegidas por cada colonia, lo que reduciría la competencia entre éstas.

Dentro de cada colonia, también se han registrado diferencias en los nichos isotópicos entre grupos etarios. Los nichos isotópicos de los adultos y los juveniles mostraron poco o nulo solapamiento, siendo el de los juveniles un nicho isotópico más amplio (especialmente en el eje de $\delta^{13}\text{C}$) que el de los primeros. Aun así, la posición trófica estimada para ambos grupos etarios resultó ser la misma dentro de cada colonia. La mayor amplitud del nicho para los juveniles podría responder a la incorporación de presas que le generen esa mayor variación isotópica (ej. consumo de presas pelágicas vs bentónicas).

Para la colonia de Isla Martillo, los nichos isotópicos de los adultos y los pichones se solaparon al mismo tiempo que presentaron la misma posición trófica. Esto indica que los adultos alimentaron a los pichones con presas de las mismas áreas y del mismo nivel trófico que las que consumieron para su alimentación. En las colonias de Bahía Franklin e Isla Observatorio, en cambio, no hubo solapamiento entre los nichos isotópicos de los adultos y los pichones, observándose un desplazamiento en el eje del $\delta^{15}\text{N}$, donde los adultos presentaron valores más altos. Asimismo, la posición trófica estimada para los adultos resultó más alta que la de los pichones. Esto indica que, si bien no hubo diferencias en las áreas de alimentación que utilizaron los adultos para autoabastecerse y las que utilizaron para aprovisionar a los pichones, estos fueron alimentados con presas de menor posición trófica que las que consumieron los adultos.

De acuerdo con la teoría de optimización individual cada individuo varía su capacidad de crianza dependiendo de factores intrínsecos (ej. condición física individual, eficiencia de forrajeo) o extrínsecos (ej. calidad de presas disponibles, calidad del territorio) (Nur 1986). Las condiciones oceanográficas cambiantes que caracterizan la zona bajo estudio (ver detalles en Metodología general, sección Área de estudio), especialmente las áreas expuestas más oceánicas como las que rodean a Isla de los Estados, podrían influir en las estrategias de auto-aprovisionamiento y el aprovisionamiento de los pichones según la disponibilidad de presas en cada temporada. Esto podría explicar en cierto grado las diferencias encontradas en el nicho isotópico y la posición trófica de los adultos y los pichones en las colonias de Isla Observatorio y Bahía Franklin. De esta manera, resulta importante el monitoreo extendido en el tiempo para evidenciar estos posibles cambios en las estrategias de alimentación entre temporadas.

Los resultados de este trabajo proporcionan información clave sobre la ecología trófica de estas poblaciones de pingüinos de Magallanes de Tierra del Fuego durante esta etapa crítica del cuidado de pichones y puede resultar muy importante a la hora de la elaboración de planes de manejo que contribuyan a la conservación de los espacios marinos del océano Atlántico Sudoccidental.

CAPÍTULO 5

Cada familia es un mundo: aprovisionamiento parental y consistencias individuales en la colonia de Isla Martillo

INTRODUCCIÓN

Durante la etapa reproductiva las aves marinas explotan los recursos que se encuentran en áreas cercanas a sus colonias de manera de poder regresar a alimentar a sus pichones regularmente (Raya Rey et al. 2012b, Rosciano et al. 2016). Los adultos en este periodo tienen el compromiso del auto-aprovisionamiento y el aprovisionamiento de sus pichones. Esta dicotomía puede ser selectivo en favor de los pichones, entregándoles alimentos de mayor calidad que los que consumen para ellos mismos (Forero et al. 2002, Dehnhard et al. 2016, Rosciano et al. 2019), o en favor propio, apostando a su supervivencia a costo de reducir el éxito reproductivo (Ballard et al. 2010, Booth y McQuaid 2013). Asimismo, dentro de una población puede existir variabilidad inter-individual del nicho ecológico que puede ser consistente o no a corto o largo plazo (Bolnick et al. 2003, Ceia et al. 2014).

Las variaciones individuales dentro de las poblaciones tienen el potencial de determinar la respuesta a nivel poblacional de una especie a los cambios en la disponibilidad de alimento u otros cambios ambientales (Bolnick et al. 2003, Bearhop et al. 2004). En este sentido cuantificar el grado de variación en el nicho utilizado, la consistencia a nivel individual y el aprovisionamiento parental es muy relevante para la conservación de la especie. Se cree que las diferencias dentro de la población en cuanto a la plasticidad

conductual son un factor importante para estabilizar las poblaciones frente a las condiciones ambientales cambiantes (Dingemanse y Wolf 2013).

Por otro lado, la especialización de los individuos en una población es importante dado que permite reducir la competencia intra-específica (Bolnick et al. 2003). Muchos estudios han demostrado la segregación trófica entre sexos en aves marinas (Lewis et al. 2001, Grémillet et al. 2004), dada por ejemplo en la utilización de diferentes profundidades de la columna de agua resultando en la adquisición de diferentes tipos de presa, que conllevan a una contribución diferencial de cada progenitor al alimentar a su descendencia. El comportamiento de alimentación de los adultos (machos y hembras) del pingüino de Magallanes en Isla Martillo ha sido estudiado en términos de cantidad y tipo de alimento (contenidos estomacales; Scioscia et al. 2014) y del comportamiento de buceo y estrategias de los viajes de alimentación durante la etapa de cuidado temprano de pichones (Raya Rey et al. 2010, Raya Rey et al. 2012b).

El primer objetivo de este estudio fue estudiar si los individuos reproductores de pingüino de Magallanes son consistentes en su nicho trófico durante la temporada de cuidado de pichones (cuidado temprano y cuidado tardío). La hipótesis de trabajo asociada a este objetivo fue que existe consistencia individual en el nicho trófico durante la temporada de cría.

El segundo objetivo fue estudiar el aprovisionamiento parental y el grado de segregación o superposición que presentan los individuos dentro del grupo familiar (machos, hembras y pichones) durante las etapas de cuidado temprano y cuidado tardío. La hipótesis de trabajo asociada a este objetivo fue que existe aprovisionamiento selectivo.

Los isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ permiten medir la posición trófica de un animal y el uso de las áreas de forrajeo (Post 2002, Graham et al. 2010) a partir de un solo evento de captura. A su vez, los tejidos de un mismo organismo tienen distintas tasa de recambio, permitiendo así conocer la dieta asimilada durante diferentes períodos de tiempo. Por estudios experimentales con dieta controlada, se conoce que las células sanguíneas en pingüinos integran una información de 30 días aproximadamente, mientras que el plasma integra información de aproximadamente 15 días (Barquete et al. 2013). El estudio de los nichos isotópicos representa entonces una metodología completa y robusta para analizar las estrategias de aprovisionamiento parental y las estrategias individuales.

METODOLOGÍA

Área de estudio, toma de muestras y procesamiento de isótopos estables

Los muestreos se realizaron en la colonia del pingüino de Magallanes de Isla Martillo en la temporada 2016-2017, durante los periodos de cuidado temprano de pichones (30 días de nacidos, fines de noviembre 2016- principios de diciembre 2016) y cuidado tardío de pichones (60 días de nacidos, mediados de enero 2017). Se capturaron 13 parejas y se identificaron los nidos con estacas. En cada etapa se colectaron 3ml de sangre con jeringa heparinizada a cada miembro del grupo familiar (adultos y pichones). Luego cada muestra fue centrifugada en laboratorio (1000 rpm, 30 minutos) para separar el plasma de las células sanguíneas. Cada fracción fue guardada en tubos herméticos y conservadas en freezer a $-80\text{ }^{\circ}\text{C}$ para su posterior procesamiento para el análisis de los isótopos estables de

carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) (ver detalles en Metodología general, sección *Análisis y procesamiento de muestras*).

Con el fin de caracterizar la base de la trama trófica y poder realizar estimaciones de la posición trófica de los pingüinos, se colectaron muestras de mejillones (*Mytilus chilensis*) en el sector del intermareal de la colonia. Posteriormente se analizó la composición de isótopos estables de carbono y nitrógeno (ver detalles en Metodología general, sección *Análisis y procesamiento de muestras*).

Nicho isotópico y consistencias individuales

La evaluación del nicho isotópico y su variación a lo largo de la temporada de cría (cuidado temprano y tardío de pichones) se realizó según el análisis descrito en la Metodología general, sección *Análisis del nicho isotópico* para sexo/edad (machos, hembras, pichones).

Para evaluar la consistencia individual entre etapas, realizamos modelos lineales utilizando los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en plasma en cuidado temprano versus los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en plasma en cuidado tardío para cada sexo/edad por separado (3 modelos en total). Se eligió realizar esta comparación únicamente con plasma dada su alta tasa de recambio, la cual asegura que la información isotópica analizada no integra etapas previas.

Posición trófica

Estimamos la posición trófica para cada grupo sexo/edad (hembras, machos y pichones) en cada etapa (cuidado temprano y tardío) y tejido (plasma y células sanguíneas) utilizando la fórmula descrita en la Metodología general (sección *Estimación de la posición trófica*) tomando como valor de $\delta^{15}\text{N}$ para la línea de base el obtenido de los mejillones (media \pm DE = 12.2 ± 0.3 ‰). Para el cálculo en plasma utilizamos un factor de discriminación trófica promedio de 2.49 (± 0.27) ‰ y para las células sanguíneas de 2.51 (± 0.21) ‰, ambos factores fueron estimados para su congénere el pingüino africano (*Spheniscus demersus*; Barquete et al 2013).

Evaluamos las diferencias en la posición trófica entre sexos/edades utilizando modelos lineales en donde la variable respuesta fue la posición trófica y las variables explicativas fueron el sexo/edad, la etapa y el tejido. Posteriormente realizamos comparaciones de HSD de Tukey (paquete multcomp en R; Hothorn et al. 2008).

Grupos familiares

Evaluamos las diferencias entre los miembros de los grupos familiares (hembras, machos y pichones) en las dieta consumida y las áreas de alimentación, realizando modelos lineales de efectos mixtos utilizando como variable respuesta los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para cada tejido por separado (células sanguíneas y plasma) y como variables explicativas el sexo/edad y la etapa, y tomamos la identidad de la familia como factor aleatorio para tener en cuenta la variabilidad dentro de los grupos familiares. Posteriormente, realizamos comparaciones de HSD de Tukey (paquete multcomp; Hothorn et al. 2008).

Por otro lado, a fin de evaluar la relación entre los valores isotópicos de los pichones y los padres (machos y hembras), realizamos modelos lineales para cada tejido (plasma y células sanguíneas) utilizando los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de los pichones como variable respuesta y los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de los padres como variable explicativa. Se realizó un modelo separado por etapa y tejido para cada isótopo, es decir un total de 16 modelos.

Por último, elegimos la distancia heurística euclídea (DE) (Phillips 2001) entre la descendencia y los padres como *proxy* de la similitud de la dieta, la cual está dada por la siguiente ecuación:

$$DE = \sqrt{[(\delta^{13}\text{C}_{\text{pichon}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{adulto}})^2 + (\delta^{15}\text{N}_{\text{pichon}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{adulto}})^2]}$$

Donde DE es la distancia euclídea isotópica y los otros términos son los valores isotópicos para los pichones y los adultos, respectivamente. Suponiendo que los padres tienen diferentes firmas isotópicas entre sí debido a que consumen diferentes ítem presa, entonces esperamos que los pichones sean más similares al adulto que les proporciona más alimento, y por lo tanto la DE entre dicho adulto y el pichón debería ser menor.

Para evaluar el efecto del sexo de los adultos sobre la distancia euclídea realizamos modelos lineales generalizados mixtos, con distribución gamma y función de enlace de log link. La variable respuesta fue la distancia euclídea, la variable explicativa el sexo y la variable aleatoria la identidad del nido. Este análisis se realizó con los datos de las muestras de plasma únicamente dado que integra un menor período (15 días) y es más representativo de la etapa.

RESULTADOS

Nicho isotópico y consistencias individuales

Tanto para las células sanguíneas como para el plasma, se observó que la amplitud del nicho isotópico de las hembras y los pichones resultó mayor durante la etapa de cuidado temprano respecto al cuidado tardío (Figura 1 y 2). Mientras que en el caso de los machos no se observaron diferencias entre etapas para ningún tejido (Figuras 1 y 2).

En las células sanguíneas se observó para ambas etapas que la amplitud del nicho de las hembras fue mayor que el de los machos (Figura 1). La amplitud de nicho de los pichones en cuidado temprano fue similar a la de las hembras, mientras en cuidado tardío presentaron una amplitud intermedia entre la amplitud del nicho isotópico de los machos y las hembras (Figura 1).

En el plasma, encontramos que en cuidado temprano no hubo diferencias entre los machos y las hembras mientras que en cuidado tardío la amplitud del nicho de los machos fue mayor que el de las hembras (Figura 2). A su vez, para ambas etapas, se observó que la amplitud del nicho de los pichones fue mayor respecto a los adultos (Figura 2).

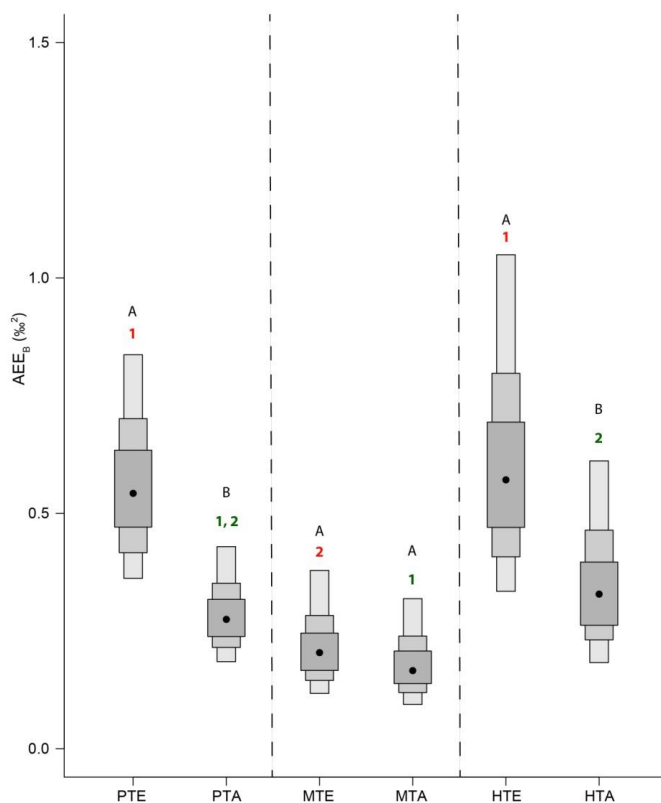


Figura 1. Área de elipse estándar bayesiana (AEE_B) para las muestras de células sanguíneas del pingüino de Magallanes durante la temporada 2016-2017 en Isla Martillo. Los puntos negros indican el valor promedio de AEE_B para cada etapa y sexo/edad. Los cuadros sombreados representan los intervalos de credibilidad del 50%, 75% y 95%, del gris oscuro a gris claro respectivamente. Referencias en orden de aparición: PTE: pichones en cuidado temprano, PTA: pichones en cuidado tardío, MTE: machos en cuidado temprano, MTA: machos en tardío, HTE: hembras en cuidado temprano, HTA: hembras en cuidado tardío. Diferentes letras indican diferencias en las amplitudes de los nichos isotópicos dentro de cada edad mientras que diferentes números indican diferencias entre sexos dentro de cada etapa (rojo: temprano, verde: tardío) luego de comparaciones bayesianas (ver Metodología general).

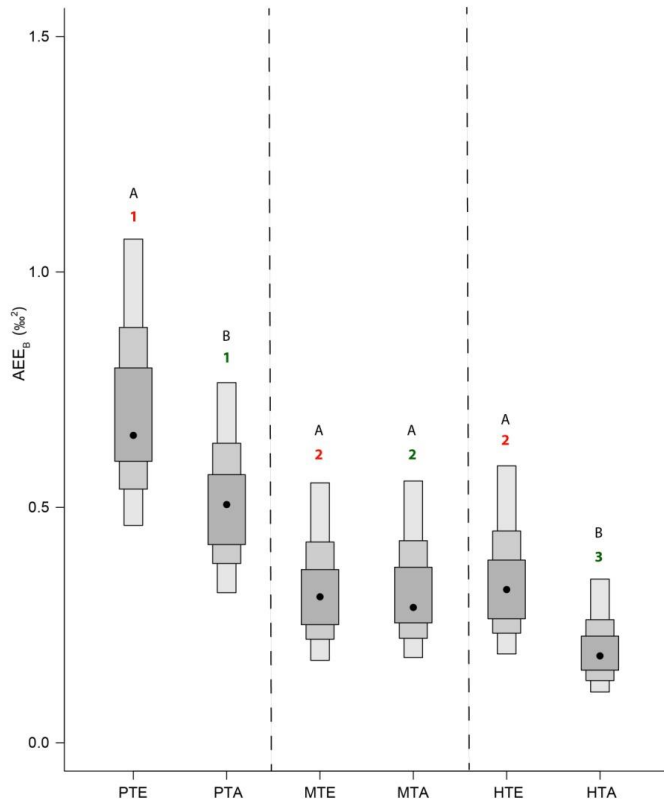


Figura 2. Área de elipse estándar bayesiana (AEE_B) para las muestras de plasma del pingüino de Magallanes durante la temporada 2016-2017 en Isla Martillo. Los puntos negros indican el valor promedio de AEE_B para cada etapa y sexo/edad. Los cuadros sombreados representan los intervalos de credibilidad del 50%, 75% y 95%, del gris oscuro a gris claro respectivamente. Referencias en orden de aparición: PTE: pichones en cuidado temprano, PTA: pichones en cuidado tardío, MTE: machos en cuidado temprano, MTA: machos en tardío, HTE: hembras en cuidado temprano, HTA: hembras en cuidado tardío. Diferentes letras indican diferencias en las amplitudes de los nichos isotópicos dentro de cada edad mientras que diferentes números indican diferencias entre sexos y pichones dentro de cada etapa (rojo: temprano, verde: tardío) luego de comparaciones bayesianas (ver Metodología general).

El análisis de las elipses para cada sexo/edad arrojó que, para las muestras de células sanguíneas, los pichones mostraron un desplazamiento hacia la izquierda en el eje del $\delta^{13}\text{C}$ del nicho isotópico entre etapas (valores más negativos en cuidado tardío, $\Delta\text{C} = 0.8\text{‰}$, Figura 3). Mientras que para los machos y las hembras no hubo cambios en este eje entre etapas (Figura 3). En cambio, en el plasma, se observó desplazamiento del nicho en el eje del $\delta^{13}\text{C}$ tanto en los pichones como en los adultos (nuevamente con valores más negativos en cuidado tardío, $\Delta\text{C} = 0.5\text{‰}$; 1.0‰ , respectivamente, Figura 4).

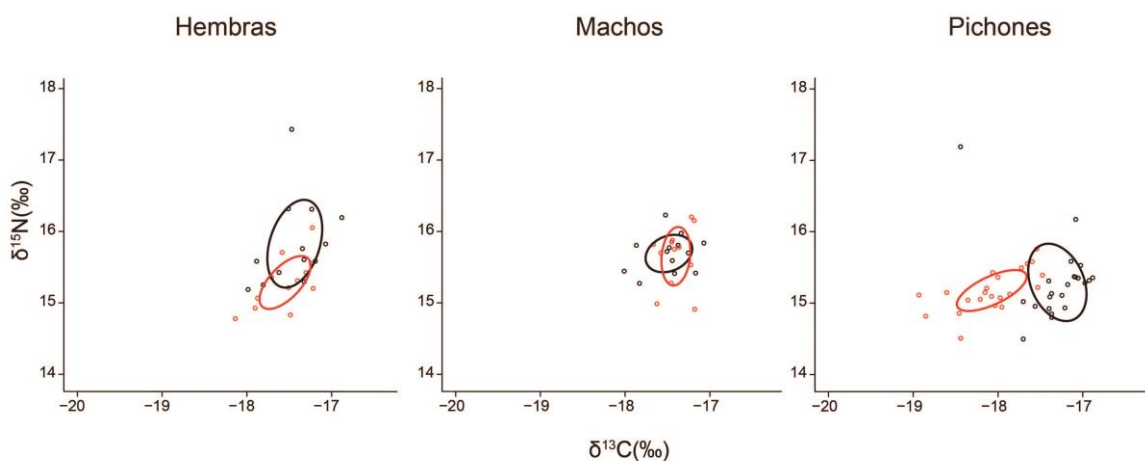


Figura 3. Área de las elipses estándares corregidas para tamaño de muestra pequeña (AEEC) estimadas a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de células sanguíneas de hembras, machos y pichones en cuidado temprano (elipses negras) y cuidado tardío (elipses rojas).

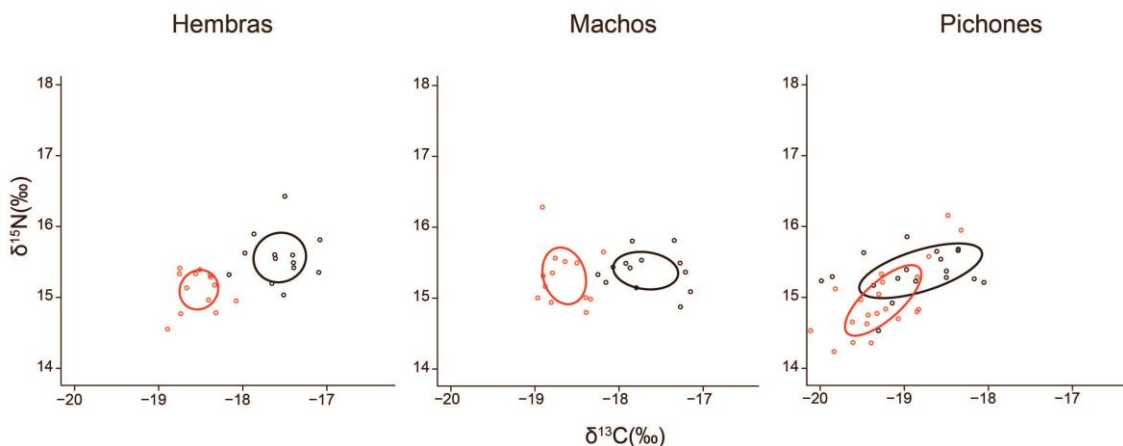


Figura 4. Área de las elipses estándares corregidas para tamaño de muestra pequeña (AEEC) estimadas a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de plasma de hembras, machos y pichones en cuidado temprano (elipses negras) y cuidado tardío (elipses rojas).

Para el eje del $\delta^{15}\text{N}$, en las células sanguíneas, encontramos un pequeño desplazamiento en el nicho isotópico de las hembras (valores más altos en cuidado temprano, $\Delta\text{N}=0.5\text{‰}$, Figura 3), mientras que en los pichones y los machos no hubo corrimiento (Figura 3). En cambio, en el eje del $\delta^{15}\text{N}$ en el plasma, encontramos un desplazamiento tanto en las hembras como en los pichones ($\Delta\text{N}=0.4\text{‰}$, Figura 4), siendo menores los valores en cuidado tardío respecto al cuidado temprano. Y al igual que en las células sanguíneas, en el plasma de los machos no se observó ningún desplazamiento del nicho en el eje del $\delta^{15}\text{N}$ (Figura 4).

El análisis de consistencia individual entre etapas arrojó que no hubo consistencia para ningún grupo sexo/edad (Hembras $\delta^{15}\text{N}$: $F=0.01$, $p=0.98$; Hembras $\delta^{13}\text{C}$: $F=0.39$, $p=0.54$; Machos $\delta^{15}\text{N}$: $F=0.01$, $p=0.91$; Machos $\delta^{13}\text{C}$: $F=0.43$, $p=0.52$; Pichones $\delta^{15}\text{N}$: $F=3.40$, $p=0.08$; Pichones $\delta^{13}\text{C}$: $F=2.67$, $p=0.12$).

Posición trófica

El análisis de la posición trófica arrojó que el tejido no resultó significativo como variable explicativa ($F=0.23$, $p=0.63$), mientras que sí fueron significativas las variables sexo y etapa ($F=10.14$, $p<0.05$; $F=41.7$, $p<0.05$, respectivamente).

Durante la etapa de cuidado temprano de pichones, en las células encontramos diferencias significativas entre las hembras y los pichones ($p=0.01$, Tabla 1), sin embargo dicha diferencia no resultó biológicamente significativa dado que se encontró dentro del error analítico de precisión para los isótopos ($\Delta=0.3\%$). A excepción de esta diferencia, tanto para las células como para el plasma, no encontramos diferencias entre machos, hembras y pichones para ninguna de las dos etapas de cría (Tabla 1).

Tabla 1. Valores promedio y desvíos estándares (\pm DE) para la posición trófica (PT) estimadas en cada tejido para cada sexo y etapa. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre los grupos luego de las comparaciones *posthoc* de HSD de Tukey.

Tejido	Sexo/edad	Cuidado Temprano	Cuidado Tardío
		PT \pm DE	PT \pm DE
Células			
	Hembra	3.5 \pm 0.06 ^a	3.2 \pm 0.01 ^a
	Macho	3.4 \pm 0.01 ^{a,b}	3.3 \pm 0.03 ^a
	Pichón	3.2 \pm 0.05 ^b	3.1 \pm 0.04 ^a
Plasma			
	Hembra	3.2 \pm 0.01 ^a	3.2 \pm 0.01 ^a
	Macho	3.3 \pm 0.03 ^a	3.3 \pm 0.03 ^a
	Pichón	3.1 \pm 0.04 ^a	3.1 \pm 0.04 ^a

Grupos familiares

Los modelos lineales mixtos presentaron un alto porcentaje de variabilidad explicado por el parámetro aleatorio ID familia, que representa la variabilidad intra-familiar (Tabla 2).

Tabla 2. Medias y desvíos estándares para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ luego del análisis de los modelos lineales mixtos para las muestras de células sanguíneas y plasma. Se incluye el porcentaje de variabilidad entre y dentro de los grupos familiares para cada modelo. Las letras diferentes indican diferencias significativas entre los grupos luego de las comparaciones posthoc de HSD de Tukey.

Tejido	Sexo/Etapa	$\delta^{13}\text{C}$			$\delta^{15}\text{N}$		
		Media \pm DE	% entre	% dentro	Media \pm DE	% entre	% dentro
Células							
	Hembra-Temprano	-17.4 \pm 0.1 ^a	5	95	15.7 \pm 0.1 ^a	8	92
	Macho-Temprano	-17.5 \pm 0.1 ^a			15.8 \pm 0.1 ^a		
	Pichón-Temprano	-17.3 \pm 0.1 ^a			15.1 \pm 0.1 ^b		
	Hembra-Tardío	-17.5 \pm 0.1 ^a			15.4 \pm 0.1 ^b		
	Macho-Tardío	-17.4 \pm 0.1 ^a			15.6 \pm 0.1 ^b		
	Pichón-Tardío	-18.1 \pm 0.1 ^b			15.3 \pm 0.1 ^b		
Plasma							
	Hembra-Temprano	-17.6 \pm 0.1 ^a	4	96	15.5 \pm 0.1 ^a	17	83
	Macho-Temprano	-17.7 \pm 0.1 ^a			15.5 \pm 0.1 ^a		
	Pichón-Temprano	-18.8 \pm 0.1 ^b			15.3 \pm 0.1 ^a		
	Hembra-Tardío	-18.5 \pm 0.1 ^b			15.2 \pm 0.1 ^b		
	Macho-Tardío	-18.7 \pm 0.1 ^b			15.2 \pm 0.1 ^b		
	Pichón-Tardío	-19.3 \pm 0.1 ^c			15.0 \pm 0.1 ^b		

Para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en las células sanguíneas, encontramos únicamente diferencias en los pichones en cuidado tardío (valores más negativos) respecto a los machos y las hembras (Tabla 2). Mientras que en el plasma encontramos diferencias entre etapas

para las tres edades siendo más negativos los valores en cuidado tardío. A su vez, en este tejido, también se observó que tanto en cuidado temprano como en cuidado tardío, los pichones presentaron valores más negativos de $\delta^{13}\text{C}$ respecto a los machos y las hembras (Tabla 2).

Para los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en las células sanguíneas, encontramos diferencias en los valores de los machos y las hembras entre etapas, presentando valores más altos en cuidado temprano en comparación con el cuidado tardío, mientras que los pichones no mostraron diferencias entre etapas (Tabla 2). Por otro lado, en cuidado temprano los pichones presentaron valores más bajos de $\delta^{15}\text{N}$ respecto a los machos y las hembras (Tabla 2). En las muestras de plasma se observaron diferencias entre etapas (valores más bajos de $\delta^{15}\text{N}$ en cuidado tardío) pero no entre sexos/edades (Tabla 2). Sin embargo, esas diferencias estuvieron dentro del error analítico de precisión.

Las comparaciones estadísticas entre los valores isotópicos de los pichones y los padres no resultaron significativas para ningún tejido y etapa (Tabla 3).

Tabla 3. Modelos lineales para los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de los pichones y sus padres para cada tejido en cada etapa. Se informa el estadístico de Fisher, el p-valor y el ajuste de R^2 para cada modelo.

Etapa	Tejido	Modelo	F	p-valor	R²	
Cuidado Temprano	Células	$\delta^{15}\text{N}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{15}\text{N}_{\text{Hembra}}$	0.01	0.91	-0.05	
		$\delta^{15}\text{N}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{15}\text{N}_{\text{Macho}}$	2.84	0.12	0.08	
		$\delta^{13}\text{C}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{13}\text{C}_{\text{Hembra}}$	0.07	0.79	-0.05	
		$\delta^{13}\text{C}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{13}\text{C}_{\text{Macho}}$	0.75	0.40	-0.01	
	Plasma	$\delta^{15}\text{N}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{15}\text{N}_{\text{Hembra}}$	4.54	0.05	0.14	
		$\delta^{15}\text{N}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{15}\text{N}_{\text{Macho}}$	0.31	0.60	-0.03	
		$\delta^{13}\text{C}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{13}\text{C}_{\text{Hembra}}$	1.79	0.20	0.04	
		$\delta^{13}\text{C}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{13}\text{C}_{\text{Macho}}$	7.09	0.02	0.23	
	Cuidado Tardío	Células	$\delta^{15}\text{N}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{15}\text{N}_{\text{Hembra}}$	2.81	0.11	0.08
			$\delta^{15}\text{N}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{15}\text{N}_{\text{Macho}}$	0.34	0.57	-0.03
			$\delta^{13}\text{C}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{13}\text{C}_{\text{Hembra}}$	3.12	0.09	0.09
			$\delta^{13}\text{C}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{13}\text{C}_{\text{Macho}}$	0.01	0.91	-0.05
Plasma		$\delta^{15}\text{N}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{15}\text{N}_{\text{Hembra}}$	0.00	0.97	-0.05	
		$\delta^{15}\text{N}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{15}\text{N}_{\text{Macho}}$	3.00	0.10	0.09	
		$\delta^{13}\text{C}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{13}\text{C}_{\text{Hembra}}$	2.31	0.14	0.06	
		$\delta^{13}\text{C}_{\text{Pichón}} \sim \delta^{13}\text{C}_{\text{Macho}}$	2.46	0.13	0.07	

Por último, el análisis de la distancia euclídea en el plasma arrojó que para el cuidado temprano de pichones el rango de DE entre pichones-hembras fue de 0.07 a 2.48 ‰ (1.38 ± 0.62) y entre pichones-machos fue de 0.04 a 2.35 ‰ (1.25 ± 0.59). Mientras que en cuidado tardío la distancia entre pichones-hembras fue de 0.17 a 1.90 ‰ (1.00 ± 0.44) y entre pichones-machos fue de 0.37 a 2.23 (0.98 ± 0.44). Para ambas etapas no encontramos relación entre la distancia euclídea y el sexo/edad (ED cuidado temprano: $F=0.08$, $p=0.48$; ED cuidado tardío: $F=0.01$, $p=0.08$).

DISCUSIÓN

En este trabajo hemos podido evaluar cambios en el nicho isotópico de los pingüinos de Magallanes a través de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en diferentes tejidos, como plasma y células sanguíneas. Estos tejidos nos ofrecen una información de corto y de mediano plazo, respectivamente, y nos permite responder que tan consistentes pueden ser los pingüinos en cuanto a su comportamiento de alimentación entre etapas, y según las edades y el grado de especialización/generalización que pudieran tener.

A través de estudios previos sobre la dieta del pingüino de Magallanes de la colonia de la Isla Martillo realizados por Scioscia et al. (2014) se conoce que la proporción de presas consumidas por los machos y las hembras adultas puede cambiar según la temporada y según la etapa del cuidado de pichones (temprano vs. tardío). Se registraron años donde la dieta ha sido más diversa compuesta por sardina fueguina (*Sprattus fueguensis*), langostilla (*Munida gregaria*), calamar (*Doryteuthis gahi*) y otros peces en menor proporción, y años con predominancia de un tipo de presa (ej. sardina fueguina). Sumado a ello, durante la

etapa de cuidado temprano, la dieta también fue más diversa siendo más específica hacia el cuidado tardío. Por estudios de sus viajes de alimentación (individuos con dispositivos GPS) se ha registrado que durante el cuidado tardío pueden desplazarse más lejos en búsqueda de sus presas preferidas (ej. sardina fueguina) (Raya Rey datos no publicados). Durante dicha etapa los pichones ya son más grandes y dependen menos de sus padres, pudiendo éstos últimos realizar viajes más largos y lejos de la colonia para alimentarse, mientras que durante la etapa de cuidado temprano los requerimientos energéticos de los pichones son mayores y por lo tanto los viajes de alimentación de los adultos son de corta duración y cercanos a la colonia (Raya Rey et al. 2012b). Estos cambios en el comportamiento de forrajeo de los adultos condicionados por los requerimientos de sus pichones se reflejan en variaciones en el nicho isotópico. Durante el cuidado tardío, al alejarse más de la colonia, los adultos se desplazan hacia el este y utilizan áreas de alimentación más oceánicas (Raya Rey datos no publicados), lo cual se traduce en los valores más bajos de $\delta^{13}\text{C}$ observados en el plasma de los machos, las hembras y los pichones.

Estos cambios en el consumo de presas y en las áreas donde las capturan repercuten en los valores isotópicos de los individuos analizados y en la amplitud de sus nichos isotópicos. El mayor consumo de un tipo de presa en particular hacia el cuidado tardío de pichones, puede generar una reducción en la amplitud del nicho isotópico y un corrimiento de los valores de los ejes de $\delta^{13}\text{C}$ y/o $\delta^{15}\text{N}$, como hemos registrado en este trabajo en las hembras y en los pichones tanto para células sanguíneas y plasma, indicando una falta de consistencia en su alimentación como se observa en el análisis de consistencia individual entre etapas. Por su parte, los machos mantuvieron una amplitud de nicho similar entre

etapas analizando células sanguíneas, lo que podría indicar una consistencia en el tipo y en la proporción de presas consumidas. Sin embargo, se observaron también variaciones en su nicho isotópico entre etapas mediante la evaluación de los valores isotópicos en plasma, específicamente en la posición de la elipse no así en su amplitud, esto concuerda con la inconsistencia individual encontrada.

El uso de diferentes tejidos con distintas tasas de recambio, nos permite evaluar distintas escalas temporales de integración. Dado que las células sanguíneas presentan una mayor integración temporal, es probable que se atenúen diferencias sutiles en la dieta, lo cual queda mejor registrado con el plasma. De esta manera, es probable que el nicho isotópico analizado en base a células sanguíneas, incluya períodos por fuera de los analizados, es decir, parte de la dieta durante el período de incubación en el caso de la etapa de cuidado temprano, y parte de ésta última integrada durante la etapa de cuidado tardío. En consecuencia, esto nos indica la importancia de seleccionar un tejido con una tasa de recambio más corta, como es el caso del plasma \approx 15 días, para evaluar diferencias entre etapas de cría.

A pesar de las variaciones registradas en el nicho isotópico de la población y de la nula consistencia individual, las posiciones tróficas estimadas no se han modificado sustancialmente entre etapas para ningún sexo/edad. Esto puede indicar que no ha variado en mayor grado las posiciones tróficas ocupadas por sus principales presas entre una etapa y otra.

La variabilidad dentro de los grupos familiares representó el 90% de la variabilidad isotópica total y el análisis de la distancia euclídea arrojó que la tasa de aprovisionamiento

parental de hembras y machos fue similar. Es decir que no hubo aprovisionamiento selectivo. Esto contrasta con estudios realizados con muestras de sangre completa en colonias de esta misma especie en Patagonia norte, donde hallaron un aprovisionamiento selectivo durante la etapa de cuidado tardío siendo los machos los que presentaron una mayor contribución a la dieta de los pichones que las hembras (Ciancio et al. 2018).

Los resultados de este trabajo resultan relevantes dado que son pocos los estudios de especialización individual y aprovisionamiento parental realizados en pingüinos.

CAPÍTULO 6

Estudios sobre los patrones de movimiento y la ecología trófica durante la etapa no reproductiva del pingüino de Magallanes de Isla Martillo

INTRODUCCIÓN

El movimiento de un organismo, definido como un cambio en su ubicación espacial en el tiempo, es una característica fundamental de su ciclo de vida que está impulsada por procesos que actúan a través de múltiples escalas espaciales y temporales (Nathan et al. 2008) y generan que los individuos cambien su nicho a lo largo del año. La migración es una estrategia adoptada por un gran número de especies que les permite el uso de recursos estacionales en áreas distantes (Newton 2008), de manera que pueden sincronizar sus movimientos con la disponibilidad de sus principales fuentes de alimento (Lehodey et al. 2006, Boersma et al. 2009, Louge et al. 2009).

Durante los períodos no reproductivos, muchas aves marinas emprenden extensas migraciones y se internan en el mar para alimentarse sin regresar a tierra (Schreiber 2001). Algunas de ellas muestran diferencias entre sexos en la programación (fechas de inicio o fin), las áreas destino y el rango latitudinal utilizado durante este período (González-Solís et al. 2007, Müller et al. 2014). A su vez, estudios con isótopos estables en varias especies de aves marinas han evidenciado una segregación sexual en el tipo de presas elegidas durante este período (Bearhop et al. 2006, Phillips et al. 2011).

El pingüino de Magallanes concluye su temporada reproductiva hacia mediados de febrero, momento en el cual realiza su viaje de alimentación previo a la muda. Luego de

mudar, hacia fines de marzo, comienza la etapa de dispersión invernal que dura seis meses aproximadamente y finaliza cuando regresa nuevamente a la colonia a reproducirse, hacia mediados/fines de septiembre. De marzo a septiembre, la migración de esta especie se cree está asociada con zonas altamente productivas y a la disponibilidad de una de sus principales presas en zonas de Patagonia norte, la anchoíta *Engraulis anchoita* (Boersma et al. 1990, Stokes y Boersma 1998, Pütz et al. 2000, Pütz et al. 2007, Barrionuevo et al. 2019, Yamamoto et al. 2019), la cual a su vez es un recurso pesquero muy importante para la región (Hansen 2004). El conocimiento de su ecología trófica durante este período es de vital importancia para su supervivencia y para llegar en buenas condiciones físicas a la siguiente etapa reproductiva (Raya Rey et al. 2007a).

El período no reproductivo es el momento de mayor riesgo de muerte para las aves marinas (Barbraud y Weimerskirch 2003). Conocer la dispersión durante ese período podría tener un profundo impacto en la conservación de la especie, ya que puede proporcionar información sobre áreas de alimentación previsibles (Thiebot et al. 2011), posibles superposiciones con las actividades humanas (Frederiksen et al. 2012, McFarlane Tranquilla et al. 2013) y permitir identificar zonas de importancia ecológica para su conservación.

El objetivo general de este capítulo fue analizar el uso del hábitat de los pingüinos de Magallanes mientras se encuentran en el mar durante el período no reproductivo (tanto durante la etapa de pre-muda, febrero-marzo, como durante la dispersión invernal, marzo-septiembre), mediante el uso combinado de sensores globales de geolocalización (SGG) y el análisis de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$). La hipótesis de trabajo

asociada a este objetivo fue que existen diferencias entre sexos en la dispersión y en el nicho trófico durante la etapa no reproductiva.

Hasta el momento, solo dos estudios han registrado con éxito a esta especie durante todo el período de dispersión invernal y han encontrado diferencias en el dominio espacial entre sexos en dos colonias, una de ellas ubicada en Cabo dos Bahías (44°56'S, 65°33'E; (Yamamoto et al. 2019) y la segunda en Isla Quiroga (47°45'S, 65°53'E; (Barrionuevo et al. 2019). En este sentido, en este capítulo evaluamos si existe un patrón similar en los individuos de la colonia de Isla Martillo, localizadas al sur de las dos colonias mencionadas, y de esta manera poder extender las conclusiones a otras poblaciones de la especie. Los estudios de Yamamoto et al. (2019) y Barrionuevo et al. (2019) fueron realizados en el mismo año que el presente trabajo, por lo cual nuestros análisis aportarían nueva información sobre la distribución espacial Norte-Sur del pingüino de Magallanes durante su período invernal en el mar.

METODOLOGÍA

Área de estudio, colocación de SGG y toma de muestras

Este estudio se llevó a cabo solo en la colonia de Isla Martillo al finalizar la temporada reproductiva (fines de febrero de 2017). Equipamos 26 adultos con sensores globales de geolocalización (SGG) modelo LAT2900 antes de que éstos emprendieran su viaje de alimentación previo a la muda. Seleccionamos individuos que estaban ya identificados con *microchips* (Raya Rey et al. 2007b) y se encontraban presentes en nidos marcados con estacas (Figura 1). Los pingüinos de Magallanes se consideran altamente

filopátricos, dado que regresan a la misma colonia e incluso al mismo sitio de anidación, todos los años (Boersma et al. 2013), lo que hizo factible su recaptura al comienzo de la siguiente temporada reproductiva (fines de septiembre - principios de octubre de 2017). Colocamos los SGG en el tarso de cada individuo mediante un precinto unido al dispositivo (Figura 2).



Figura 1. Búsqueda de pingüinos con *microchips* en nidos marcados con estacas en febrero de 2017. La antena roja se coloca sobre el lomo de los pingüinos y el lector (azul, en la mano) permite leer el número de *microchip* e identificar al individuo.



Figura 2. Adulto de pingüino de Magallanes con sensor global de geolocalización colocado en el tarso mediante un precinto unido al dispositivo en febrero de 2017.

Los SGG registran intensidad lumínica de manera continua, lo que permite calcular diariamente los tiempos absolutos de la salida y la puesta del sol y realizar una estimación de la posición diaria (latitud y la longitud). Las ubicaciones diarias se estiman mediante un algoritmo que ajusta la curva de intensidad de luz diaria a una “plantilla” que modela la dispersión atmosférica y la atenuación. De esta manera, hace dos estimaciones separadas para cada posición utilizando posiciones iniciales tanto para el hemisferio norte como para el hemisferio sur, a fin de ayudar a resolver las posibles ambigüedades de cada hemisferio cerca de los equinoccios (debido a una variación mínima en la duración del día en todo el mundo) (Ekstrom 2007). Cada posición es reportada con su respectivo error asociado, tanto para el hemisferio norte como para el sur. La precisión de esta técnica se ve afectada por

varios factores entre ellos la estación, la latitud, la cobertura de nubes, el sombreado, los cambios en la orientación del sensor, la distancia recorrida, etc. Por estas razones es que este tipo de dispositivos tienen un error promedio de 186 ± 114 km en latitud y 85 ± 47 km en longitud (Phillips et al. 2004).

La temporada siguiente a la colocación, se recapturaron a los pingüinos equipados y se les tomó muestras de sangre y plumas al momento de arribar a la colonia. Luego se procedió a procesar las muestras para el análisis de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) (ver detalles en Metodología general, sección *Análisis y procesamiento de muestras*).

Análisis de los datos colectados por los SGG

Se descargo la información recopilada en los dispositivos utilizando el software proporcionado por el proveedor (Tag Talk Software 2011). Dicho software permitió obtener una base de datos para cada aparato la cual contaba con: fechas, latitud y longitud expresadas en grados, el error asociado en la medición de la latitud para el hemisferio Sur, el error asociado a la medición de la longitud para el hemisferio Sur, la temperatura superficial del mar expresada en grados centígrados, la hora del amanecer, la hora del atardecer, la presión máxima registrada en 24 horas y el número de veces que el dispositivo cambio del estado seco al mojado. Esta información nos permitió corregir las posiciones según el hemisferio sur y examinar individualmente todos los valores atípicos en las ubicaciones (generados por condiciones de nubosidad o inmersiones rápidas y frecuentes,

por ejemplo), así como estimar las fechas de partida y regreso a la colonia gracias al sensor de seco/mojado.

Para el análisis espacial de los movimientos de los individuos utilizamos el software libre QGIS versión 3.10 (QGIS Development Team 2019) y trazamos las posiciones separadas por sexos y meses a fin de poder observar la distribución general. Asimismo, el Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de la Nación Argentina (MAGYP) proveyó información sobre embarcaciones pesqueras en actividad en la plataforma continental Argentina durante los meses de dispersión invernal de los pingüinos (marzo a septiembre) a fin de poder identificar posibles solapamientos entre las áreas utilizadas por los pingüinos y esta actividad.

Para estimar las áreas más utilizadas por los pingüinos durante su viaje previo a la muda realizamos un mapa de calor (*heatmap*) mediante estimación de densidad de Kernel para representar las posiciones de fines de febrero y principios de marzo, complementando dicho análisis con los datos del análisis de isótopos estables en las muestras de plumas (integran la dieta durante el viaje de alimentación previo a la muda, Silva et al. 2014, Marques et al. 2018). Realizamos lo mismo para las posiciones de fines de agosto y principios de septiembre (último mes de la dispersión invernal), que representan las posiciones próximas a su regreso a la colonia y que complementan la información de los valores isotópicos de las muestras de sangre (integran la dieta de mes previo al regreso a la colonia, Barquete et al. 2013). Para la construcción del mapa de calor utilizamos el complemento "mapas de calor" (*heatmap*) que permite estimar a partir de los datos puntuales el número de puntos que se encuentran dentro de un área focal o de búsqueda. Cuanto mayor es el número de puntos que se localizan dentro del núcleo de búsqueda,

mayor es el valor de densidad para una celda dada del ráster de salida. Para estimar el valor de densidad elegimos la forma del núcleo Epanechnikov (Epanechnikov 1969).

Por último, para ambas etapas, evaluamos diferencias entre sexos en la duración de los viajes y la distancia recorrida utilizando modelos lineales. La variable respuesta fue la duración del viaje o la distancia recorrida (un modelo para cada una) y la variable explicativa fue el sexo.

Análisis del nicho isotópico

Estimamos las áreas de elipses estándar corregidas para muestras pequeñas (AEE_C) y las áreas de elipses estándar bayesianas (AEE_B) en base a los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ obtenidos de las muestras de plumas y sangre, y realizamos el análisis del nicho isotópico para cada etapa (ver detalles en Metodología general, sección *Análisis del nicho isotópico*).

Evaluamos diferencias entre sexos en la etapa de pre-muda y para el último mes de la dispersión invernal utilizando modelos lineales con los valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ obtenidos a partir de las muestras de plumas y sangre, respectivamente. En cada caso la variable respuesta fue el valor isotópico y la variable explicativa el sexo. Corrimos un modelo para cada isótopo por separado y cada etapa (cuatro modelos en total).

Posición trófica

Estimamos la posición trófica (PT) de cada sexo en cada etapa a fin de evaluar posibles diferencias (ver detalles en Metodología general, sección *Estimación de la posición trófica*).

Para el cálculo de la PT se utilizaron tres líneas de base diferentes: 1) Tierra del Fuego, donde se utilizó el valor de $\delta^{15}\text{N}$ ($12.16 \pm 0.31\text{‰}$) del bivalvo *Mytilus chilensis* colectados en Isla Martillo en diciembre 2016 como línea de base isotópica (ver Capítulo 3) 2) Patagonia norte, donde se utilizó el valor de $\delta^{15}\text{N}$ ($11.6 \pm 0.1\text{‰}$) del bivalvo *Aulacomya atra* reportado por Saporiti et al. (2015) para el sector norte de Patagonia (40°S a 44°S) y 3) Patagonia sur, donde se utilizó el valor de $\delta^{15}\text{N}$ ($12.7 \pm 0.5 \text{‰}$) del bivalvo *Aulacomya atra* reportado por Saporiti et al. (2015) para el sector sur patagónico (48°S a 52°S). Para todos estos organismos considerados línea de base de cada sector se los consideró como completamente herbívoros y con $\text{PTs} = 2$. También asumimos que los valores isotópicos de los bivalvos no cambiaron a lo largo de los años.

Dado que se realizaron estimaciones de las PTs en base a dos tejidos diferentes, plumas y sangre, se consideraron dos factores de discriminación trófica para el $\delta^{15}\text{N}$ ($\text{FDT}_{\delta^{15}\text{N}}$). Para estimar la PT con muestras de plumas, en ambos sexos utilizamos el $\text{FDT}_{\delta^{15}\text{N-pluma}}$ de $3.2 \pm 1.2 \text{‰}$ estimado para la red trófica del Canal Beagle (Ricciardelli et al. 2017a) y la información de la línea de base de Tierra del Fuego. Para estimar la PT con muestras de sangre utilizamos el $\text{FDT}_{\delta^{15}\text{N-sangre}}$ de $2.8 \pm 0.2 \text{‰}$ estimado para este tejido en pingüinos de Magallanes (Ciancio et al. 2016). El análisis de las posiciones obtenidas con los SGG para los meses de agosto y septiembre, nos permitió ajustar la estimación de la PT de los machos considerando sólo la información de línea de base de Patagonia norte. Mientras que para las hembras dado que, según las posiciones obtenidas por los SGG durante dichos meses, presentaron dos fuentes distintas de $\delta^{15}\text{N}$, Patagonia Norte y Patagonia Sur, se consideró la información de la línea de base de ambos sectores. En

consecuencia, para calcular la PT de las hembras utilizamos la fórmula correspondiente a una red trófica con dos fuentes de $\delta^{15}\text{N}$ (Post 2002):

$$PT_i: [\delta^{15}\text{N}_i - (\delta^{15}\text{N}_{\text{base1}} * \lambda + \delta^{15}\text{N}_{\text{base2}} * (1 - \lambda)) / \text{FDT}] + PT_{\text{líneabase}}$$

donde PT_i y $\delta^{15}\text{N}_i$ son la posición trófica y la composición isotópica de nitrógeno, respectivamente, de cada pingüino individual, mientras que $\delta^{15}\text{N}_{\text{base1}}$, $\delta^{15}\text{N}_{\text{base2}}$ y $PT_{\text{líneabase}}$ son la composición isotópica media de nitrógeno y la posición trófica, respectivamente, del organismo seleccionado como línea de base de las redes tróficas. Por otro lado, el λ surge a partir de los valores de carbono y se calcula como $= (\delta^{13}\text{C}_i - \delta^{13}\text{C}_{\text{base2}}) / (\delta^{13}\text{C}_{\text{base1}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{base2}})$, siendo $\delta^{13}\text{C}_i$ la composición isotópica de carbono de cada pingüino individual y $\delta^{13}\text{C}_{\text{base}}$ la composición isotópica media de carbono del organismo seleccionado como línea de base de cada red trófica.

Finalmente, examinamos las diferencias en las PTs entre sexos y etapas utilizando modelos lineales. La variable respuesta fue la posición trófica y las variables explicativas el sexo y la etapa.

RESULTADOS

Sensores globales de geolocalización

De los 26 individuos equipados regresaron en la siguiente temporada al sitio de nidificación 24, representando una supervivencia del 92%. Sin embargo, solo 20 de ellos portaban el dispositivo colocado y sólo fue posible extraer los datos de nueve aparatos debido a problemas con el software.

Los pingüinos partieron al viaje de alimentación pre-muda entre el 22-24 de febrero, regresando entre el 5-10 de marzo (Tabla 1). No encontramos diferencias entre sexos en la duración del viaje de alimentación ($F=0.02$, $p=0.92$) ni en la distancia recorrida ($F=0.02$, $p=0.91$).

Los machos comenzaron la dispersión invernal entre el 18-25 de marzo y las hembras entre el 15- 25 de marzo (Tabla 1). Luego, los machos regresaron entre el 14-20 de septiembre, mientras que las hembras lo hicieron entre el 19 de septiembre y el 1 de octubre (Tabla 1). No encontramos diferencias en la duración del viaje entre sexos ($F=2.00$, $p=0.20$, machos: 180.5 ± 5.2 días, hembras: 186.2 ± 6.5 días, Tabla 1) ni en la distancia recorrida ($F=0.55$, $p=0.48$, machos: 1652 ± 103.11 km, hembras: 1532.25 ± 308.82 km, Tabla 1).

Tabla 1. Pingüinos de Magallanes recuperados con los geolocalizadores (SGG) en la colonia de Isla Martillo. Se muestran la fecha de partida, la fecha de arribo a la colonia, la duración del viaje y la distancia recorrida para cada individuo.

N°SGG	Sexo	Fecha partida viaje pre- muda	Fecha de arribo viaje pre- muda	Duración viaje de pre-muda (días)	Distancia recorrida en la pre-muda (km)	Fecha de partida dispersión invernal	Fecha de arribo dispersión invernal	Duración viaje de dispersión invernal (días)	Distancia recorrida en la dispersión invernal (km)
3482	Hembra	22/02/2017	05/03/2017	12	279.08	14/03/2017	19/09/2017	189	1214.61
3488	Hembra	22/02/2017	10/03/2017	17	400.31	25/03/2017	26/09/2017	185	1825.65
3494	Hembra	23/02/2017	09/03/2017	14	148.28	19/03/2017	01/10/2017	196	1182.78
3509	Hembra	24/02/2017	10/03/2017	14	385.61	25/03/2017	21/09/2017	180	1754.63
3514	Hembra	24/02/2017	05/03/2017	10	199.49	24/03/2017	21/09/2017	181	1683.60
3497	Macho	24/02/2017	10/03/2017	14	469.77	19/03/2017	20/09/2017	185	1678.71
3499	Macho	24/02/2017	08/03/2017	12	259.49	18/03/2017	16/09/2017	182	1512.17
3510	Macho	24/02/2017	10/03/2017	14	137.26	25/03/2017	14/09/2017	173	1660.34
3503	Macho	23/02/2017	08/03/2017	13	305.02	21/03/2017	19/09/2017	182	1759.52

Durante el viaje previo a la muda los pingüinos no superaron los 50°S y la mayoría de las posiciones se concentraron en las aguas adyacentes a Tierra del Fuego (Figura 3). A su vez, las posiciones registradas para los pingüinos se encontraron en su mayoría alejadas de las flotas pesqueras según la información reportada por MAGYP para este periodo (Figura 3).

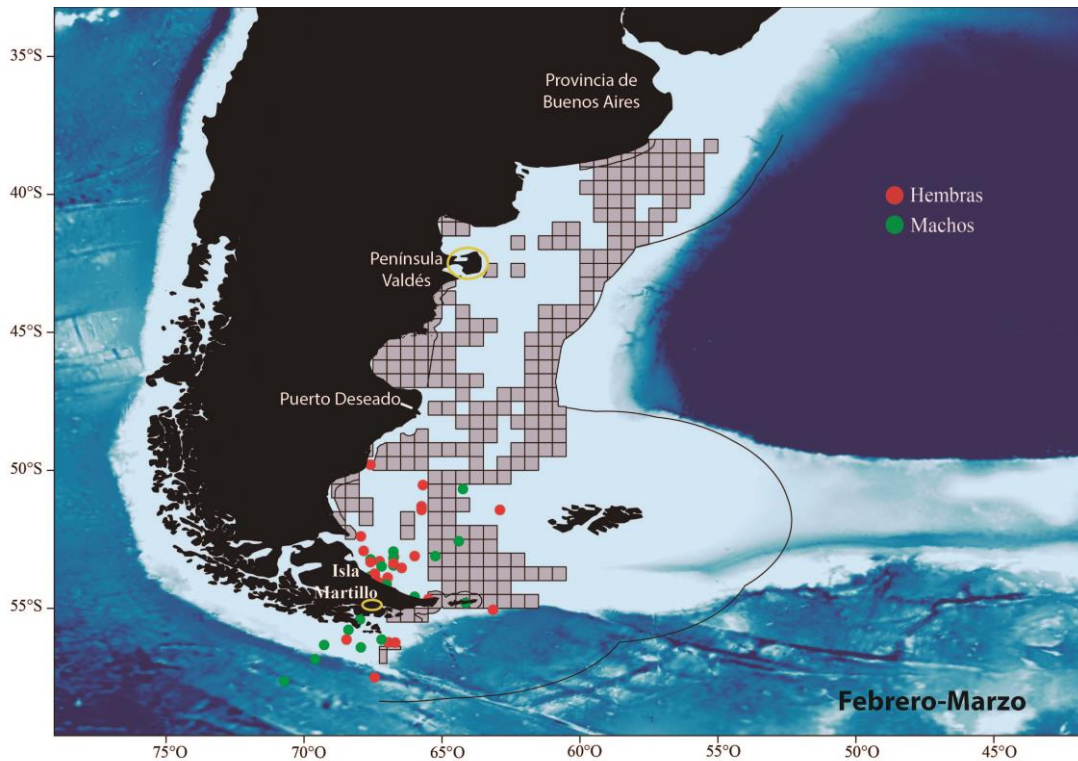


Figura 3. Viaje de alimentación previo a la muda del pingüino de Magallanes de la colonia de Isla Martillo separada por sexos para fines de febrero- principios de marzo de 2017. Se presenta también la grilla de posiciones con actividad pesquera (cuadrados grises).

Durante la dispersión invernal encontramos que, latitudinalmente, los pingüinos se dispersaron hacia el norte por la costa patagónica llegando hasta el sur de la provincia de Buenos Aires. Longitudinalmente, se observó que en ningún momento de la migración superaron la isobata de 200 m de la plataforma continental (Figura 4). En abril llegaron hasta Península Valdés (42°S), en mayo continuaron con rumbo norte y en junio alcanzaron la latitud máxima observada para la migración llegando hasta los 38°S aproximadamente (Figura 4). Luego, durante el mes de julio la mayor concentración de posiciones se encontró

en las aguas frente a Península Valdés. En agosto se registraron nuevamente posiciones más al sur y finalmente en septiembre se observaron sólo posiciones al sur de Puerto Deseado.

En el mes de abril las flotas pesqueras operaron entre las latitudes norte de la provincia de Tierra del Fuego y Puerto Deseado que coincidieron con las posiciones de los pingüinos (Figura 4). Durante los meses de mayo a agosto las flotas pesqueras se encontraron operando principalmente entre Puerto Deseado y el sur de la Provincia de Buenos Aires, coincidiendo nuevamente con las posiciones de los pingüinos (Figura 4). Por último, para el mes de septiembre las posiciones de los pingüinos se concentraron entre Puerto Deseado y Tierra del Fuego, mientras que las flotas pesqueras continuaron operando más al norte principalmente entre Puerto Deseado y el sur de la Provincia de Buenos Aires (Figura 4).

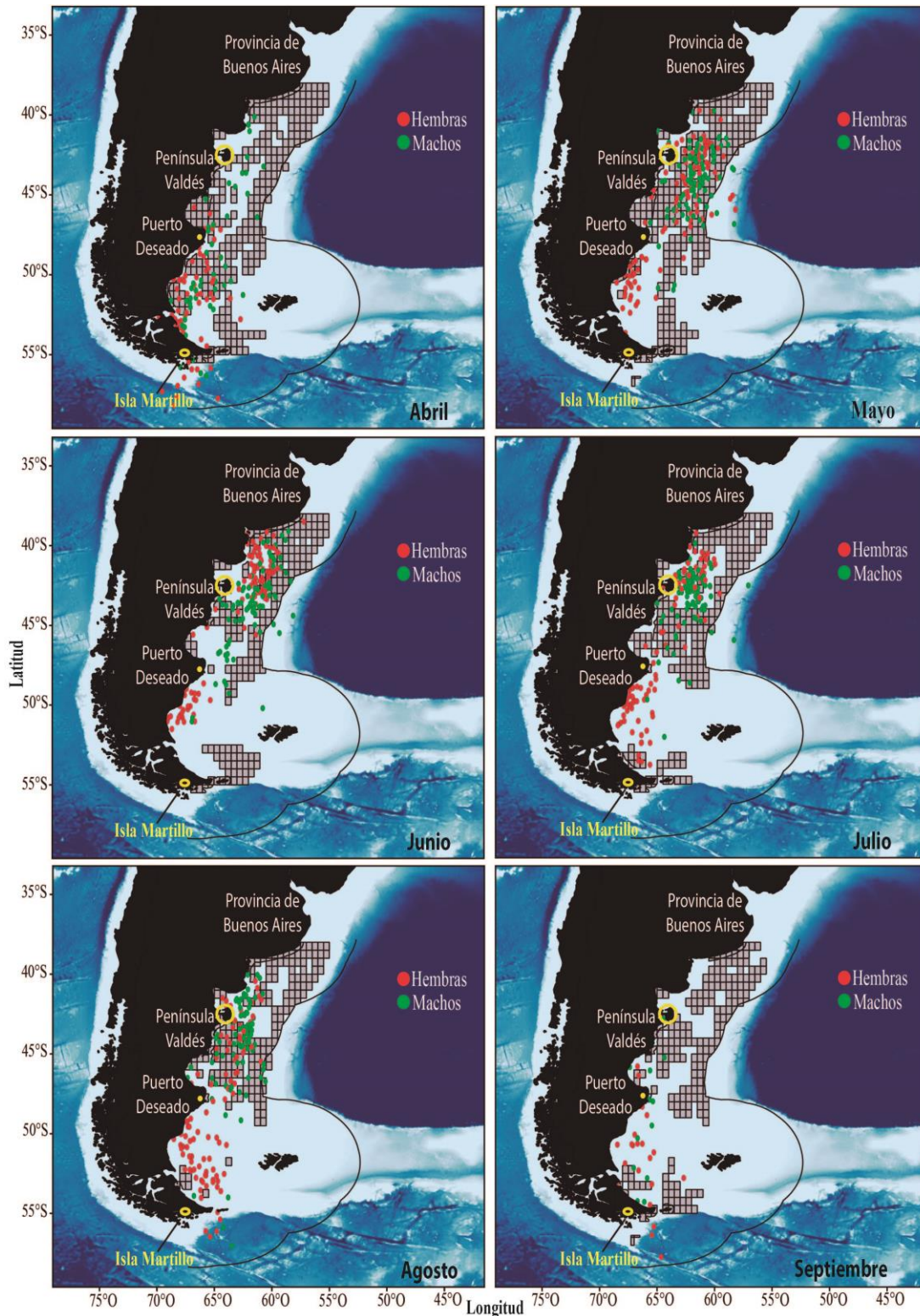


Figura 4. Dispersión invernal del pingüino de Magallanes de la colonia de Isla Martillo separada por sexos para los meses de abril a septiembre. Se presentan las grillas de posiciones con actividad pesquera (cuadrados grises) para cada mes.

El análisis de las densidades de Kernel para la etapa de pre-muda (fines de febrero-principios de marzo) mostró que los machos y las hembras compartieron la misma zona de alimentación en los alrededores de Tierra del Fuego (Figura 5).

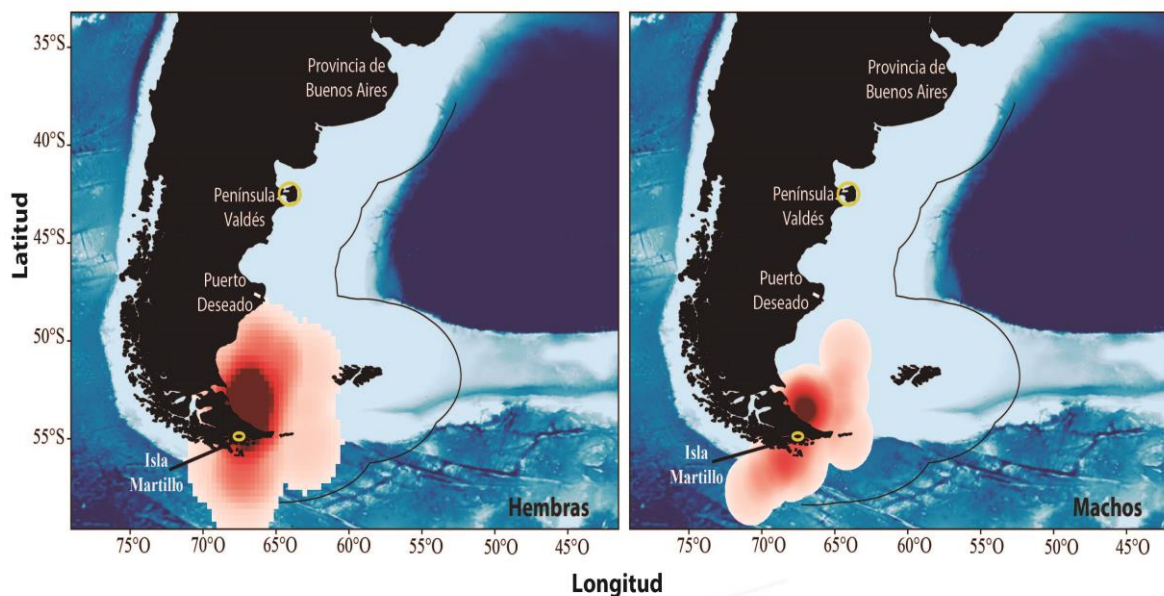


Figura 5. Distribución de densidades de Kernel para machos y hembras de pingüinos de Magallanes de Isla Martillo durante la etapa de pre-muda de la temporada 2016-2017 (fines de febrero – principios de marzo 2017). Las zonas bordo representas las áreas de mayor densidad de posiciones y rojas/anaranjadas las de menor (el degrade de colores en el medio representan las transiciones).

Mientras que en el último mes de la dispersión invernal (fines de agosto - principios de septiembre), las hembras, si bien dispersas por toda la región, se concentraron principalmente en aguas entre los 49°S y 55°S, es decir más cercanas a la colonia, aunque también se registró otro punto caliente en el área utilizada por los machos, lo cuales se encontraron en posiciones más al norte (entre los 41°S y 45°S) (Figura 6).

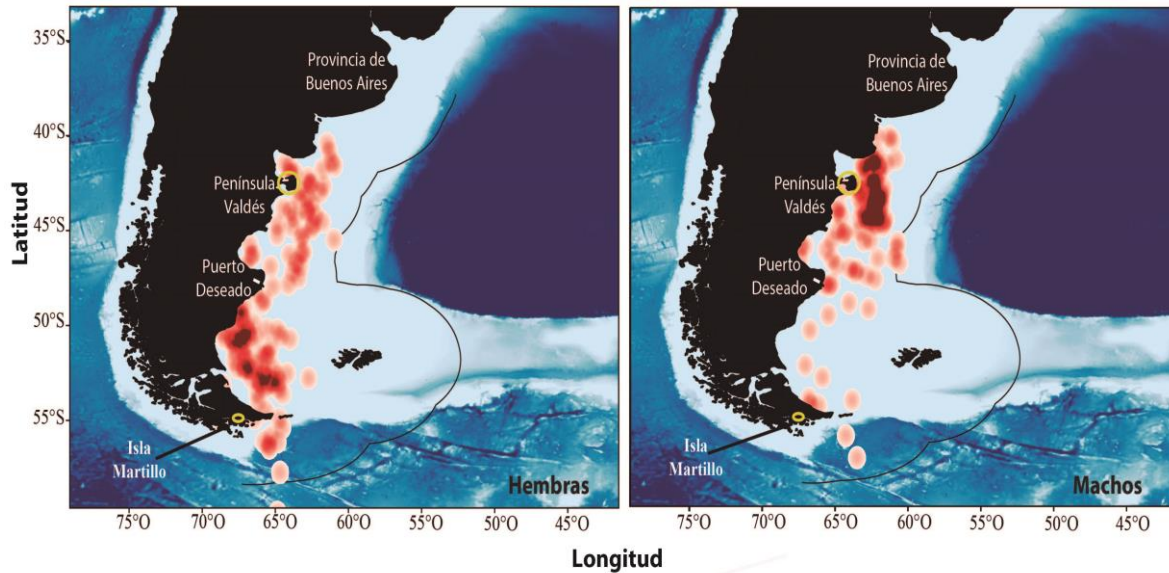


Figura 6. Distribución de densidades de Kernel para machos y hembras de pingüinos de Magallanes de Isla Martillo en el último mes de la dispersión invernal (fines de agosto 2017- principios de septiembre 2017). Las zonas bordo representas las áreas de mayor densidad de posiciones y rojas/anaranjadas las de menor (el degrade de colores en el medio representan las transiciones).

Nicho isotópico

A pesar del inconveniente con la descarga de la información de los dispositivos, para el análisis isotópico tuvimos en cuenta las muestras de sangre y plumas colectadas en los 24 individuos recapturados.

Durante la etapa de pre-muda (muestras de plumas) los nichos isotópicos de las hembras y los machos se superpusieron en un 24%, lo que representó el 44% de la elipse de las primeras y el 53% de los últimos (Figura 7). No encontramos diferencias en la amplitud del nicho isotópico entre sexos (Figura 8).

Durante el último mes de la dispersión invernal (muestras de sangre) los nichos isotópicos de las hembras y los machos se superpusieron en un 12%, lo que representó el 16% de la elipse de las primeras y el 48% de los últimos (Figura 7). A su vez, encontramos diferencias entre sexos en la amplitud del nicho isotópico presentando las hembras una amplitud de nicho mayor que los machos (Figura 8).

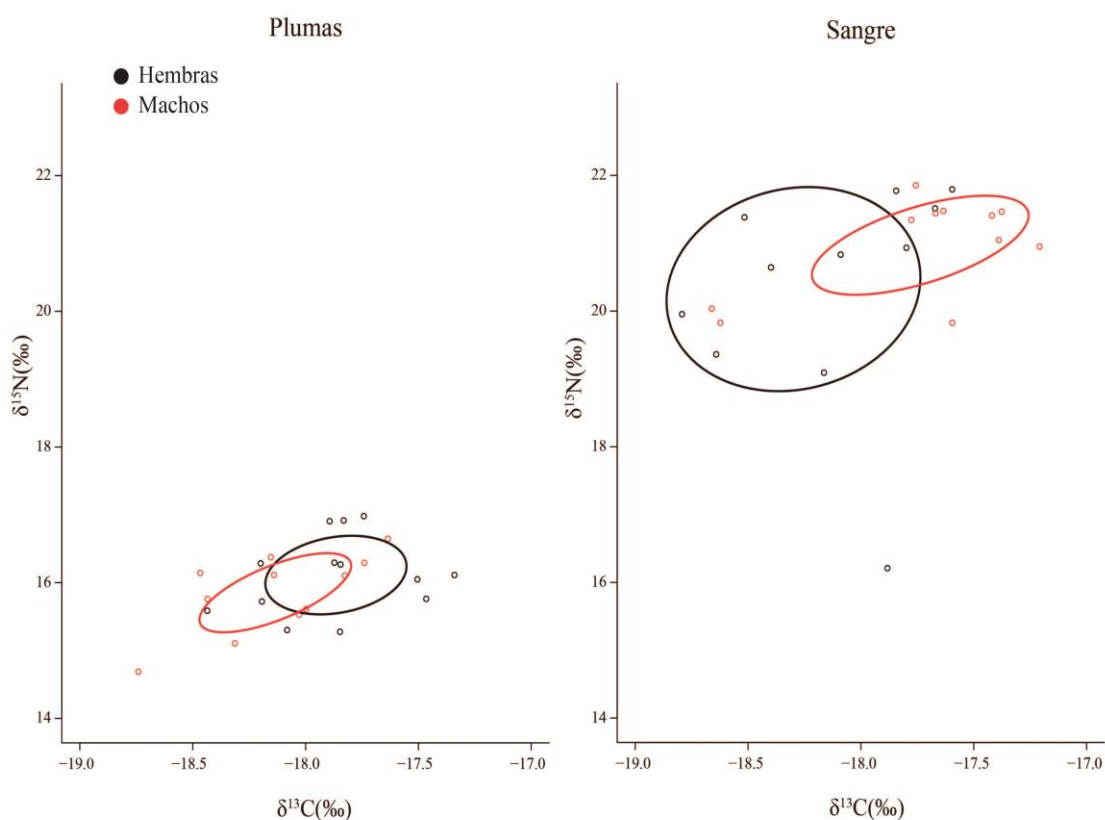


Figura 7. Áreas de las elipses estándares corregidas para muestras pequeñas (AEE_C) estimadas a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de plumas y sangre de los pingüinos de Magallanes separados por sexos.

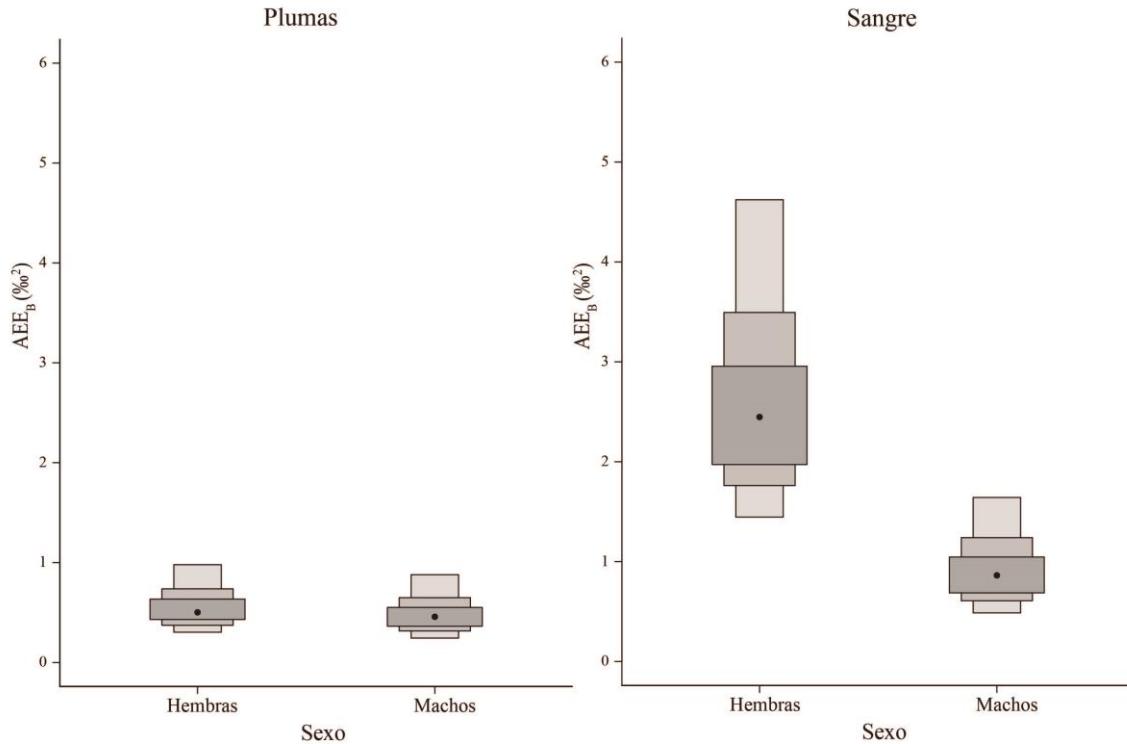


Figura 8. Área de las elipses estándares bayesianas (AEE_B) para las muestras de sangre y plumas del pingüino de Magallanes separadas por sexos. Los puntos negros corresponden al valor medio de AEE_B para cada sexo, los cuadros sombreados representan los intervalos de confianza del 50%, 75% y 95%, desde el gris oscuro hasta el gris claro.

Para el $\delta^{13}C$ no encontramos diferencias entre sexos en la etapa de pre-muda ($F=4.10$, $p=0.06$, Tabla 1) pero sí encontramos diferencias en el último mes de la dispersión invernal ($F=6.77$, $p=0.02$, Tabla 2). Mientras que para el $\delta^{15}N$ no encontramos diferencias entre sexos para ninguna etapa ($F_{pre-muda}=1.20$, $p_{pre-muda}=0.29$; $F_{pre-reproductiva}=1.69$, $p_{pre-reproductiva}=0.21$, Tabla 2).

Tabla 2. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de sangre y plumas del pingüino de Magallanes separadas por sexos. Se presentan los valores medios con sus respectivos desvíos estándares ($\pm\text{DE}$). Letras diferentes indican diferencias significativas entre sexos para un mismo tejido ($p < 0.05$).

Sexo	Tejido	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	
		Media \pm DE	Rango	Media \pm DE	Rango
Hembra	Pluma	-17.8 \pm 0.3 ^a	-18.4 a -17.3	16.1 \pm 0.6 ^a	15.3 a 17.0
Macho	Pluma	-18.1 \pm 0.3 ^a	-18.7 a -17.6	15.9 \pm 0.6 ^a	14.7 a 16.7
Hembra	Sangre	-18.3 \pm 0.6 ^a	-19.3 a -17.6	20.3 \pm 1.1 ^a	16.2 a 21.8
Macho	Sangre	-17.7 \pm 0.5 ^b	-18.7 a -17.2	21.0 \pm 0.7 ^a	19.8 a 21.9

Posición trófica

El análisis del modelo lineal arrojó que sólo la variable explicativa etapa resultó significativa siendo mayor la PT estimada para el último mes de la dispersión invernal ($F = 145.8$, $p < 0.05$). La posición trófica estimada para los machos durante la etapa de pre-muda fue de 3.15 ± 0.18 y para las hembras de 3.24 ± 0.18 , mientras que para el último mes de la dispersión invernal la posición trófica de los machos fue de 5.33 ± 0.26 y la de las hembras de 5.05 ± 0.53 .

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio nos permitieron describir los movimientos en el mar y la ecología trófica del pingüino de Magallanes durante su etapa no reproductiva en una de sus colonias más australes. Encontramos que los pingüinos utilizan una extensa área de la plataforma patagónica, llegando hasta el sur de la provincia de Bueno Aires. Durante el viaje de alimentación previo a la muda no encontramos segregación sexual espacial ni trófica con PTs similares en ambos sexos. Tampoco se observó segregación trófica, nuevamente PTs similares en ambos sexos, durante el último mes de la dispersión invernada pero sí hubo segregación espacial. Dicha segregación espacial se registró latitudinalmente, dado que las posiciones de las hembras estuvieron concentradas al sur de Patagonia (entre las latitudes 50°S y 55°S) y los machos al norte (entre las latitudes 40°S y 45°S). Sin embargo, a pesar de esta mayor concentración al sur, también se registraron algunas posiciones de las hembras solapadas con las de los machos. Esta amplitud en las posiciones observada para las hembras se reflejó en una mayor amplitud de su nicho isotópico y en un rango amplio de valores de $\delta^{13}\text{C}$, mientras que por el contrario los machos presentaron un nicho isotópico más acotado y un rango de valores de $\delta^{13}\text{C}$ más pequeño. Este comportamiento de las hembras, las cuales parecen explorar un rango más amplio del océano durante la dispersión invernada también se registró en la colonia de Isla Quiroga, provincia de Santa Cruz (Barrionuevo et al. 2019).

Durante este mismo invierno la población de la colonia de Cabo dos Bahías, estudiada por Yamamoto et al. (2019), evidenció también una segregación sexual espacial latitudinal, pero, a diferencia de nuestros resultados, las hembras de esta colonia se encontraron más al norte que los machos. En cambio, en la colonia ubicada en la Isla

Quiroga, estudiada por Barrionuevo et al. (2019) observaron que la segregación sexual espacial se dio longitudinalmente, alimentándose los machos más alejados de la costa que las hembras. En conjunto ambos estudios junto al presente, que han sido realizados el mismo año, ratifican que durante la dispersión invernal puede generarse una segregación espacial entre los sexos para aprovechar diferentes áreas de alimentación, cuya elección a su vez depende de los individuos de cada colonia (Frederiksen et al. 2016).

La diferencia en las posiciones tróficas estimadas durante el viaje de alimentación previo a la muda y el último mes de la dispersión invernal nos refleja un cambio en la dieta durante este período no reproductivo. La posición trófica estimada para la etapa de pre-muda se condice con una dieta compuesta de presas de bajo nivel trófico como la langostilla, la sardina fueguina al sur o la anchoíta en Patagonia norte (estas dos últimas resultan equivalentes tróficamente) (ver Capítulo 7). Mientras que la posición trófica observada para el último mes de la dispersión invernal indica una dieta compuesta por presas de un nivel trófico superior, como pueden ser los cefalópodos u otros peces de mayor posición trófica. Análisis de isótopos estables en pingüinos de Magallanes y sus potenciales presas en colonias de Patagonia Norte y Sur durante la etapa no reproductiva han encontrado una contribución importante de calamares (*Illex argentinus* y *Doryteuthis gahi*) y peces como la merluza común (*Merluccius hubbsi*), además de la presencia de anchoíta para las colonias del norte y de la sardina fueguina para las colonias del sur en la dieta de los pingüinos (Silva et al. 2014). La distribución de estas especies a lo largo de la plataforma Argentina (Allega et al. 2019) las convierte en presas que pueden ser elegidas por los pingüinos durante su migración invernal.

Las diferencias en las posiciones tróficas encontradas entre etapas podría estar asociada a un cambio temporal en la disponibilidad de estas presas mencionadas, considerando que los pingüinos de Magallanes son predadores oportunistas y se alimentan de las presas más abundantes disponibles a lo largo de su distribución (Frere et al. 1996, Radl y Culik 1999, Pütz et al. 2001). Futuros análisis utilizando modelos de mezcla con valores de isótopos estables de las potenciales presas en esta etapa ayudarán a comprender la composición de la dieta de los pingüinos durante este importante período del ciclo de vida de la especie.

Tanto la anchoíta, los calamares y la merluza son especies de gran interés comercial para la región y se encuentran ampliamente explotadas por la actividad pesquera (Hansen 2004, Allega et al. 2019). El efecto de las pesquerías cerca de las colonias es una de las principales causas de la disminución de las poblaciones de pingüinos de Magallanes, no solo por la captura incidental sino también por la sobreexplotación de sus principales fuentes de alimento (Gandini et al. 1996, Gandini et al. 1999, Yorio et al. 1999, Scolaro et al. 1999, Cardoso et al. 2011, Boersma et al. 2015). La información proporcionada en este trabajo sobre el uso de áreas de alimentación concretas durante la dispersión invernal, que depende de la colonia y el sexo, y se solapa con esta actividad (especialmente entre las latitudes 48°S y 38°S) resulta primordial para la conservación de la especie dado los posibles impactos colonia-específicos que puede ocasionar la explotación de los recursos pesqueros en dichas áreas. No obstante, el análisis ha sido solo visual, no ahondando en el tipo de actividad pesquera desarrollada en cada sector del mar Argentino lo cual sería crucial para profundizar en el análisis de dicho solapamiento.

CAPÍTULO 7

Variación inter-anual en el nicho trófico del pingüino de Magallanes durante la etapa de pre-muda en Isla Martillo

INTRODUCCIÓN

Los ecosistemas costeros y marinos de todo el mundo sufren severas modificaciones debido a la destrucción del hábitat, la sobrepesca, la contaminación, las especies introducidas y el cambio climático (Pauly et al. 1998). Ante estos impactos, la plasticidad en la búsqueda de alimento es un mecanismo importante por el cual las aves marinas y otros consumidores marinos pueden hacer frente a los eventos ambientales cambiantes, así como a las limitaciones intrínsecas de su historia de vida (Cherel et al. 2014). Asimismo, la variación temporal en la ecología trófica (ej. cambios en la dieta) de las aves marinas tiene el potencial de afectar las dinámicas de las poblaciones (Frederiksen et al. 2006) e influir en la estructura de la comunidad ecológica (Hyrenbach y Veit 2003). Las poblaciones de 11 de las 18 especies de pingüinos están disminuyendo en términos de abundancia y se ha identificado que los principales motivos son las alteraciones que se registran en el clima y en las diversas interacciones que suceden entre las especies en las redes alimentarias (Ropert-Coudert et al. 2019). El conocimiento sobre la flexibilidad en el comportamiento de alimentación de los pingüinos es, por lo tanto, importante para apoyar diferentes estrategias de conservación para cada especie.

Los marcadores biogeoquímicos, como los isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) son un método común utilizado para investigar la ecología trófica de los

consumidores marinos. Esto se debe a que los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ actúan como medidas de los componentes escenopoéticos (hábitat) y bionómicos (tróficos) del nicho isotópico de un consumidor, siendo una representación de su nicho ecológico (Newsome et al. 2007). Además, el análisis de isótopos estables también permite evaluar los cambios temporales en la dieta a corto y a largo plazo (Inger y Bearhop 2008). Los diferentes tejidos de un mismo animal ofrecen información sobre su nicho isotópico en diferentes momentos del ciclo anual y/o durante toda su vida debido a la tasa de renovación isotópica que caracteriza a cada tejido (Newsome et al. 2007).

Los valores de isótopos estables en las plumas de los pingüinos reflejan su dieta y la ecología de alimentación durante el período de alimentación previo a la muda (Silva et al. 2014, Marques et al. 2018). La muda constituye un período de alto estrés fisiológico durante el ciclo de reproducción de un pingüino y está precedido por un período de alimentación intensa en el mar, ya que deben obtener las reservas de energía necesarias para la renovación de todo su plumaje (Croxall 1982, Adams y Brown 1990, Croxall y Davis 1999). Si la disponibilidad de alimentos es insuficiente, el almacenamiento de reservas de energía podría verse limitado, comprometiendo así la supervivencia del individuo (Brown 1985, Cherel et al. 1994, Green et al. 2004, Morgenthaler et al. 2018). Por lo tanto, esta etapa es muy crítica en el ciclo de vida de los pingüinos con grandes implicancias para su conservación. En los pingüinos de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*), este período tiene lugar entre finales de febrero y principios de marzo, cuando los pingüinos pasan aproximadamente quince días en el mar (Boersma et al. 2013).

El objetivo de este estudio fue investigar la ecología trófica del pingüino de Magallanes durante la etapa previa a la muda a lo largo de los años en la colonia de Isla

Martillo utilizando el análisis de isótopos estables. La hipótesis de trabajo asociada a este objetivo fue que el nicho trófico del pingüino de Magallanes presenta variaciones entre años. Específicamente, comparamos la amplitud de nicho isotópico, la posición trófica y la composición de la dieta a lo largo de seis años. Los pingüinos de Magallanes son un modelo ideal para estudiar la disponibilidad de recursos en el medio marino en la costa de Argentina, ya que se alimentan en áreas marinas definidas y tienen un retorno frecuente a tierra para reproducirse y mudar. Por lo tanto, la variación interanual en la dieta del pingüino de Magallanes reflejada a través de sus plumas puede también reflejar variaciones concurrentes en el ecosistema en el que se alimentan y/o cambios en su dieta durante la etapa previa a la muda.

METODOLOGÍA

Área de estudio, toma de muestras y procesamiento de isótopos estables

Este estudio se realizó en la colonia de pingüino de Magallanes situada en Isla Martillo, Canal Beagle (ver descripción en Metodología general). Para cumplir con el objetivo de este trabajo se colectaron plumas de diferentes individuos adultos durante 6 temporadas reproductivas (Febrero-Marzo): 2009 (n = 32, sexos no identificados), 2013 (n = 10, 5 machos y 5 hembras), 2014 (n = 8, 4 machos y 4 hembras), 2015 (n = 43, 20 machos y 23 hembras), 2016 (n = 21, 11 machos y 10 hembras), 2017 (n = 24, 11 machos y 13 hembras). El sexo se determinó utilizando los caracteres morfométricos siguiendo a Gandini et al. (1992).

Luego se procedió al procesamiento de las muestras colectadas para el análisis de isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) siguiendo el protocolo general (ver detalles en Metodología general, sección *Análisis y procesamiento de muestras*). Dado que las muestras de pingüinos se recolectaron de 2009 y 2013 a 2017, aplicamos un factor de corrección de $-0.022 \text{ ‰ año}^{-1}$ a todos los valores de muestra de isótopos estables de carbono para tener en cuenta el efecto Suess (Francey et al. 1999, Idermühle et al. 1999).

Análisis del nicho isotópico

Para evaluar posibles cambios en la composición de la dieta del pingüino de Magallanes a través de los años en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos en las plumas colectadas se ajustaron modelos lineales (ML). Se realizaron gráficos diagnósticos (Zuur et al. 2009) y dado que los grupos no están equilibrados se ajustaron modelos de cuadrados mínimos generalizados (MCMG) con función de varianza varIdent del paquete nlme en R (Pinheiro et al. 2015). Se corrió un modelo para cada isótopo por separado y ante diferencias significativas entre los años, se realizó un test de múltiples comparaciones mediante la prueba posthoc de Games-Howell para identificar qué año generaba esas diferencias.

Luego se evaluaron las diferencias en el área del nicho isotópico y el solapamiento entre años utilizando el *Análisis de nicho isotópico* (ver detalles en Metodología general).

Análisis de modelos de mezcla

Para determinar posibles cambios en la contribución de las diferentes presas en la dieta del pingüino de Magallanes a lo largo de los años, utilizamos modelos de mezcla

isotópicos bayesianos (MixSiar en R, Stock et al. 2018). Sobre la base de información de estudios anteriores en contenidos estomacales de esta especie en Isla Martillo (Scioscia et al. 2014), seleccionamos cuatro posibles presas: 1) langostilla pelágica *Munida gregaria* (valor promedio de muestras de los años 2014 y 2016 de Riccialdelli et al. 2018), 2) langostilla bentónica *M. gregaria* (valor promedio de muestras del 2009 de Riccialdelli et al. 2017a), 3) sardina fueguina *Sprattus fuegensis* (valor promedio del 2013 de Riccialdelli datos no publicados), y 4) un promedio entre distintos peces bentónicos y bentopelágicos (*Harpagifer bispinis*, *Australychus depressiceps*, *Eleginops maclovinus*, *Patagonotothen tessellata*) (valor promedio de las muestras de los años 2009 y 2010 de Riccialdelli et al. 2017a). Todas las fuentes pertenecen a muestras colectadas en el Canal Beagle. Dado que los años en los que se contó con valores de isótopos estables de presas no fueron completamente los mismos que los que se recolectaron las plumas de pingüino, el uso de estos valores de presas tiene el potencial de impartir incertidumbre adicional en las predicciones del modelo resultante. Sin embargo, estudios previos en el Canal Beagle sugieren un patrón general de consistencia interanual en los valores de isótopos estables de estos grupos de presas, tanto dentro como entre grupos (Perez Barros et al. 2010, Riccialdelli et al. 2017, L. Riccialdelli datos no publicados). Además, como se recolectaron muestras de presas de 2009 a 2016, aplicamos el mismo factor de corrección utilizado para normalizar las muestras de pingüinos para tener en cuenta el efecto Suess (Francey et al. 1999, Idermühle et al. 1999) y de esta manera reducir el potencial de sesgos temporales al mezclar los resultados del modelo.

Para determinar un factor de discriminación trófica (FDT) apropiado, corrimos cuatro modelos con distintos factores: 1) con un valor promedio de FDT de 3.8 ± 1.6 ‰

para $\delta^{15}\text{N}$ y 1.6 ± 1.5 ‰ para $\delta^{13}\text{C}$ de estudios basados en diferentes especies de pingüinos (Marques et al. 2018) , 2) con un FDT genérico de 3.4 ± 0.5 ‰ para $\delta^{15}\text{N}$ y 1.0 ± 0.5 ‰ para $\delta^{13}\text{C}$ calculado para especies marinas (Post 2002), 3) con un valor promedio de FDT de 4.06 ± 1.12 ‰ para $\delta^{15}\text{N}$ y 2.1 ± 1.2 ‰ para $\delta^{13}\text{C}$ calculado mediante el paquete SIDER del software R, y 4) con un valor promedio de FDT de 3.2 ± 1.2 ‰ para $\delta^{15}\text{N}$ y 1.5 ± 2.0 ‰ para $\delta^{13}\text{C}$ estimado para la red alimentaria del Canal Beagle como la diferencia isotópica media entre los consumidores primarios y sus respectivas fuentes orgánicas principales (Riccialdelli et al. 2017a). Para seleccionar el mejor modelo, utilizamos una simulación Monte Carlo de polígonos de mezcla de isótopos estables (Smith et al. 2013). Finalmente, modelamos la contribución isotópica de cada fuente de alimento a la composición isotópica de las plumas del pingüino de Magallanes usando el TDF que mejor se ajustó. Ejecutamos el modelo con tres cadenas de Markov Monte Carlo con 3.000.000 iteraciones, y con un descarte inicial de las primeras 1.500.000 iteraciones. Ajustamos el modelo confeccionando un *prior* basado en un porcentaje de preferencias de las presas del 25% para *M. gregaria* pelágica, 25% para *M. gregaria* bentónica, 25% para *S. fueguensis* y 3% para peces bentopelágicos. Para el prior utilizamos como base la información previa de la composición de la dieta de los pingüinos de Magallanes de Isla Martillo (Scioscia et al. 2014). Informamos los resultados de los modelos bayesianos con los respectivos valores medios y los intervalos de credibilidad del 95%.

Posición trófica

Para complementar el análisis del modelo de mezcla anterior calculamos la posición trófica (PT) del pingüino de Magallanes a fin de evaluar posibles cambios a lo largo de los

años utilizando el valor de $\delta^{15}\text{N}$ del FDT seleccionado mediante el enfoque descrito anteriormente. Para establecer la línea de base isotópica utilizamos a los mejillones *Mytilus chilensis* como organismos base de las tramas tróficas debido a que sus tejidos integran mejor la variabilidad estacional que los productores primarios (por ejemplo, fitoplancton, Cabana y Rasmussen 1996). Asumimos para este grupo una completa herbivoría y una $PT = 2$. Para el año 2009, utilizamos el valor promedio (\pm DE) de $\delta^{15}\text{N}$ de *Mytilus chilensis* (Ricciardelli et al. 2017a) como valor de referencia. Para los años 2013 a 2017, utilizamos un valor promedio (\pm DE) de $\delta^{15}\text{N}$ de *Mytilus chilensis* de muestras colectadas en 2016 como un *proxy* de dichos años. Examinamos las diferencias entre los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de *M. chilensis* para 2009 vs. 2016 usando modelos de mínimos cuadrados generalizados (MCG) (los grupos no están equilibrados y la varianza no es homogénea) con función de varianza variable (paquete nlme, Pinheiro et al. 2015). Corrimos un modelo para cada isótopo y luego realizamos el test de múltiples comparaciones mediante la prueba posthoc de Games-Howell.

Estimamos la PTs para el pingüino de Magallanes en cada año utilizando la ecuación de Hobson y Welch (1992) (ver detalles en Metodología general). Examinamos las diferencias en los PTs entre años utilizando modelos de cuadrados mínimos generalizados (MCMG) con función de varianza varIdent (nlme package, Pinheiro et al. 2015) y el test de múltiples comparaciones de Games-Howell.

RESULTADOS

Nicho isotópico

Encontramos diferencias significativas en las medias de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre los años analizados ($F = 157.26$, $p < 0.05$; $F = 180.05$, $p < 0.05$, respectivamente). Específicamente, encontramos una diferencia importante entre el año 2009 respecto al resto de los años, siendo los valores de ambos isótopos en 2009 significativamente más altos ($p < 0.05$, Tabla 1).

Tabla 1: Valores de los isótopos estables de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) de las plumas del pingüino de Magallanes colectadas en seis temporadas desde 2009 a 2017. Los valores presentados son la media \pm desviación estándar. Diferentes letras indican diferencias significativas dentro de los años luego de la prueba post-hoc de Games-Howell ($p < 0.05$).

Año	n	$\delta^{13}\text{C}$ (‰)		$\delta^{15}\text{N}$ (‰)	
		Media \pm DE	Rango	Media \pm DE	Rango

2009	32	-16.8 ± 0.0^a	-17.1 a -16.5	17.8 ± 0.1^a	17.2 a 18.6
2013	10	-17.8 ± 0.1^b	-18.2 a -17.4	15.6 ± 0.1^b	15.2 a 16.3
2014	8	-17.6 ± 0.0^b	-18.0 a -17.4	16.1 ± 0.1^b	15.9 a 16.6
2015	43	-17.7 ± 0.0^b	-18.0 a -17.1	16.0 ± 0.1^b	15.1 a 16.7
2016	21	-18.0 ± 0.0^b	-18.3 a -17.6	15.9 ± 0.2^b	15.1 a 17.0
2017	24	-18.0 ± 0.1^b	-18.7 a -17.3	16.0 ± 0.3^b	14.7 a 17.0

El área de las elipses estándares corregidas para tamaño de muestra pequeña (AEEc) no mostró superposición entre el nicho isotópico del año 2009 con el resto de los años. Mientras que para los años del 2013 al 2017 se observaron distintos grados de superposiciones entre ellos (Figura 1). Por su parte, el AEE_B predijo diferentes amplitudes de nicho entre los años, se observó el nicho más amplio en el 2017, mientras que en los años 2009, 2014 y 2015 se encontraron los nichos más estrechos (Figura 2, Tabla 2).

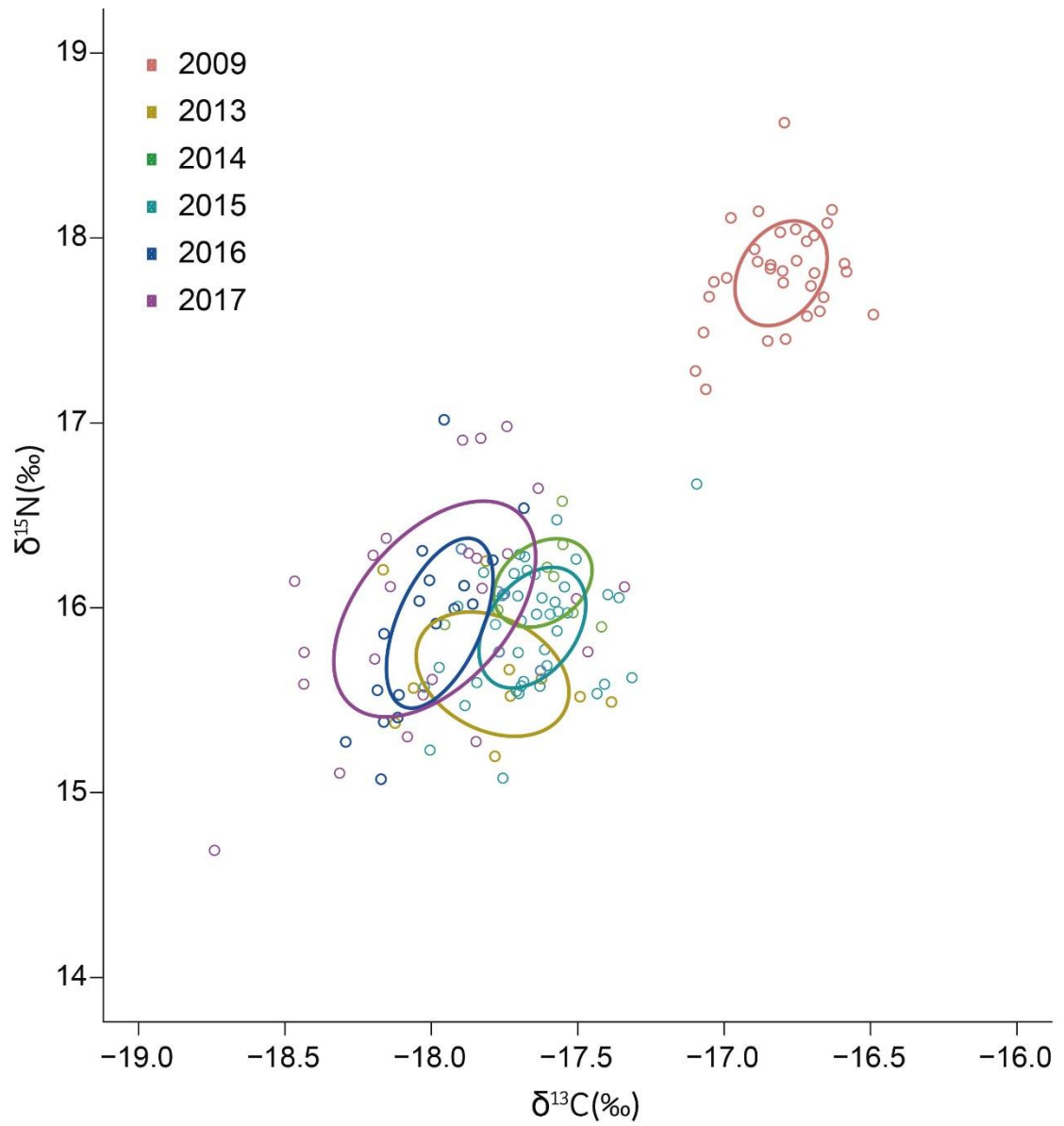


Figura 1. Áreas de las elipses estándares corregidas para tamaño de muestra pequeña (AEE_C) estimado a partir de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las plumas del pingüino de Magallanes de los años 2009 y 2013 a 2017.

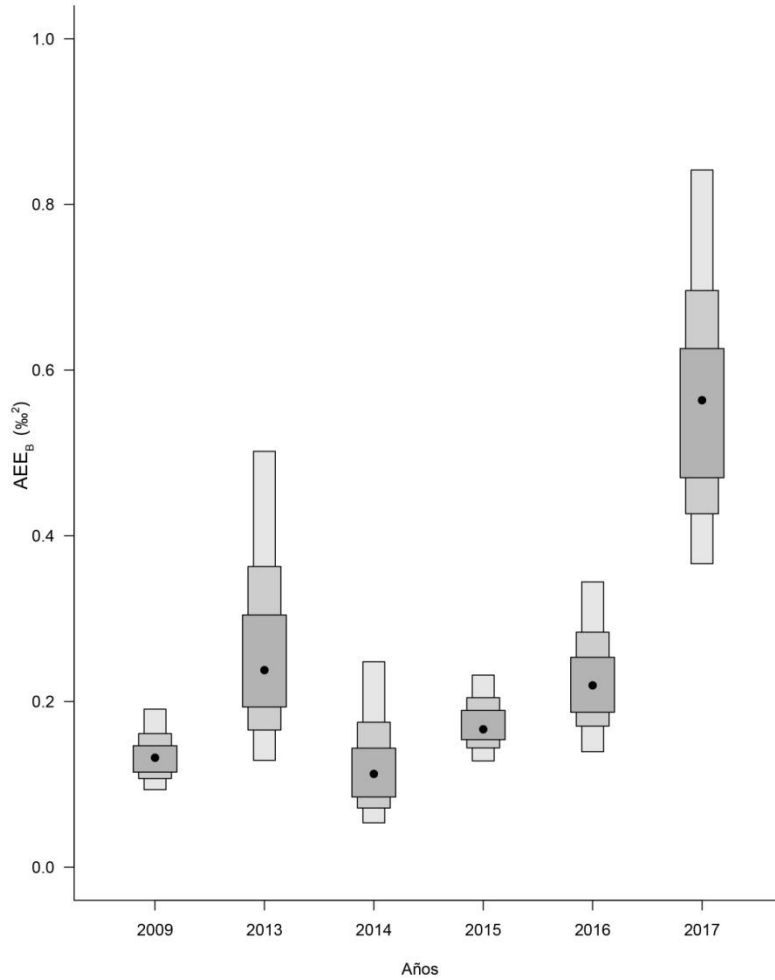


Figura 2. Área de elipse estándar bayesiana (AEE_B) para el pingüino de Magallanes. Los puntos negros corresponden a la AEE_B media de cada año, los cuadros sombreados representan los intervalos de credibilidad del 50%, 75% y 95%, desde el gris oscuro hasta el gris claro.

Tabla 2. Diferencias en los anchos del nicho isotópico para el pingüino de Magallanes entre los distintos grupos. Se muestra la probabilidad de que el grupo A sea más pequeño que el grupo B que resulta de la proporción de 100000 iteraciones de pasos hacia atrás de SEA_B. Si el grupo A es más pequeño que el grupo B, la proporción es cercana a 1. Si es falso, la proporción es cercana a 0. Si son similares, la proporción es cercana a 0.5.

Grupo	A					
	Año	2009	2013	2014	2015	2016
B	2009	-	-	-	-	-
	2013	0.997	-	-	-	-
	2014	0.996	0.534	-	-	-
	2015	0.444	0.002	0.002	-	-
	2016	0.977	0.171	0.160	0.987	-
	2017	0.999	0.473	0.436	0.999	0.865

Modelos de mezcla y posición trófica

Los valores de FDT de Riccialdelli et al. (2017a) fueron los más apropiados debido a que presentaron el mayor número de puntos de los consumidores dentro de los intervalos de confianza del polígono de mezcla creado por los grupos de fuentes de presas (Figura 3). El modelo de mezcla bayesiano mostró un aumento en la proporción de *Munida gregaria* pelágica en la dieta del pingüino de Magallanes a lo largo de los años (Figura 4). Esto es consistente con el cambio en los valores isotópicos de las plumas de los pingüinos observado entre el año 2009 vs los años de 2013 a 2017. En el año 2009, la composición de la dieta de los pingüinos estuvo representada en mayor medida por peces, mientras que desde 2013 hasta 2017 aumentó la proporción de la *Munida gregaria* pelágica (Tabla 3).

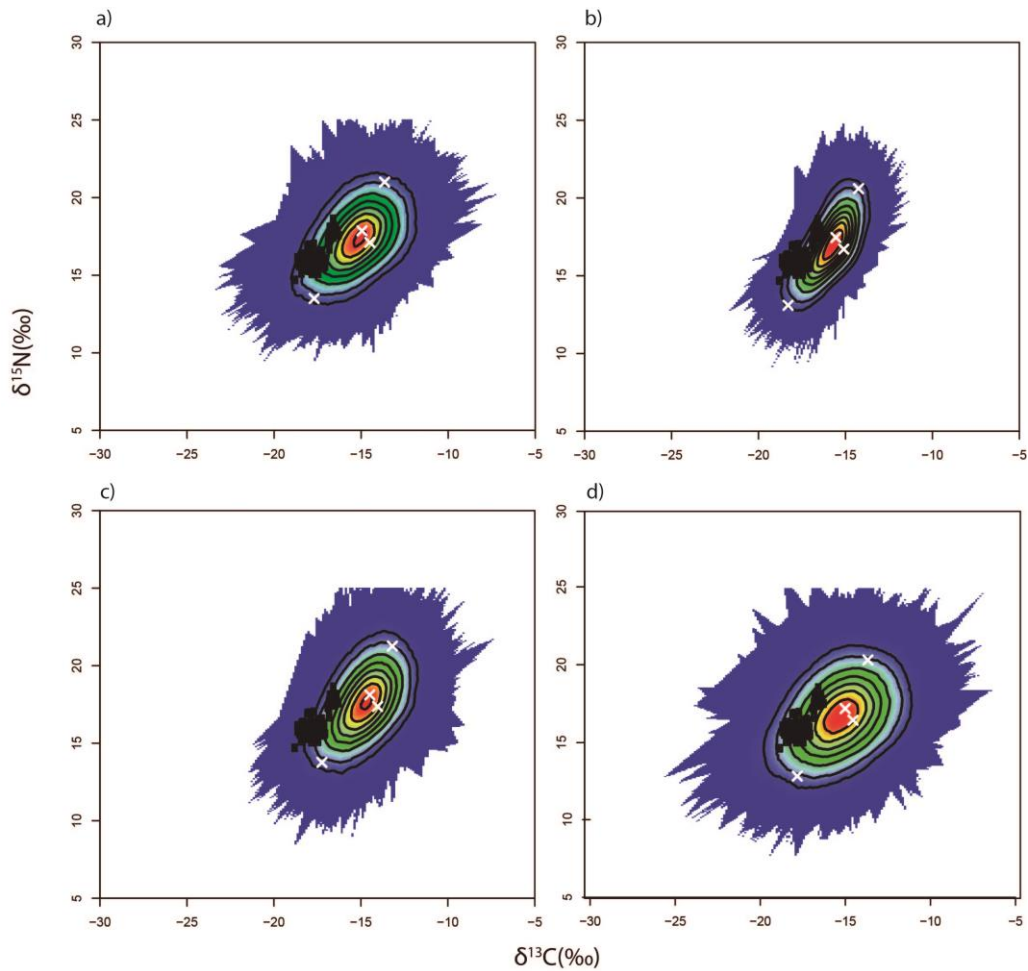


Figura 3. Polígonos de los modelos de mezcla de isótopos estables para el pingüino de Magallanes en relación con cuatro presas potenciales. Puntos negros: firmas de isótopos estables del consumidor. Cruces blancas: firmas de isótopos estables de origen promedio ajustadas para los valores de TDF. La región coloreada representa el intervalo de confianza del 95%. Los contornos de probabilidad están en el nivel del 5%. Los valores de TDF promedios (\pm DE) utilizados se derivaron de a) Marqués et al. 2018, b) Post 2002, c) SIDER y d) Riccialdelli et al. 2017a.

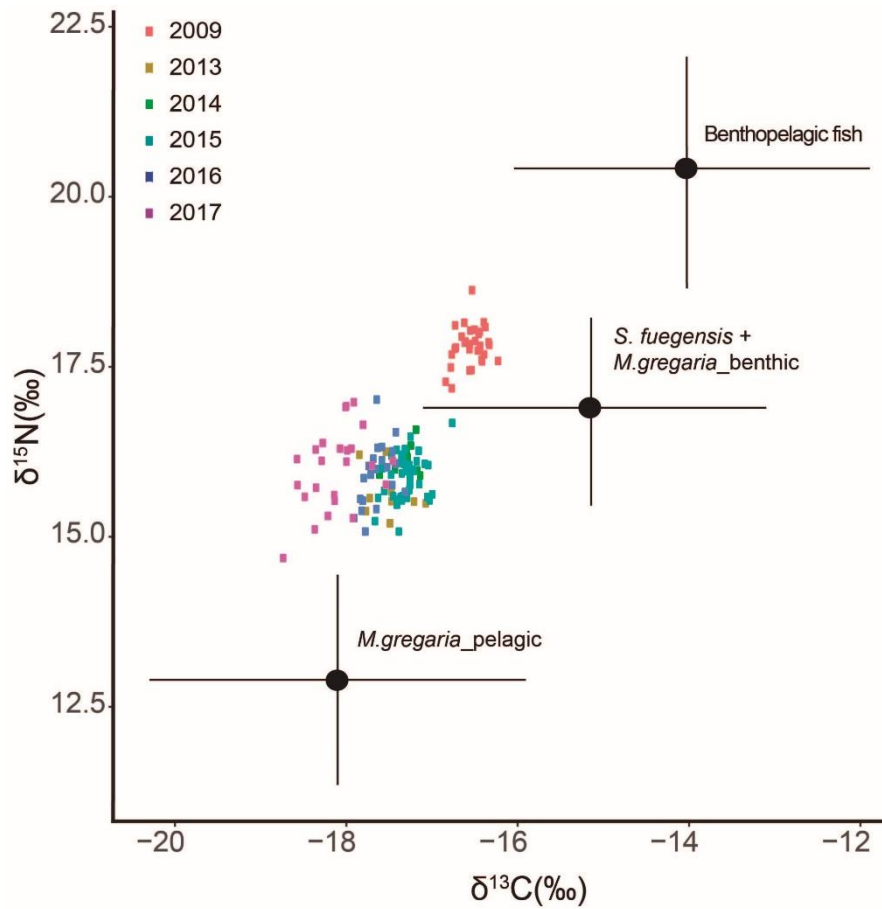


Figura 4. Espacio isotópico dietario del pingüino de Magallanes. Bi-plot de $\delta^{13}\text{C}$ y ^{15}N de las posibles presas (peces bentopelágicos, *Munida gregaria* pelágica y bentónica, y *Sprattus fuegensis*) y de las plumas de los pingüinos de los diferentes años. Los valores isotópicos de las presas se muestran ajustados acordes al factor de discriminación trófica que mejor se ajustó (Ricciardelli et al. 2017a). Las líneas negras representan el desvío estándar para cada presa.

Tabla 3. Resultados del modelo de mezcla isotópico bayesiano MixSIAR. Se muestra la proporción media y el intervalo de credibilidad del 95% de la contribución de cada presa a la dieta de los pingüinos de Magallanes adultos en Isla Martillo durante la etapa de pre-muda a lo largo de los años.

Presas	Proporción de la dieta					
	2009	2013	2014	2015	2016	2017
<i>M. gregaria</i> pelágica	0.4 (0.3-0.6)	0.6 (0.3-0.7)	0.5 (0.3-0.7)	0.5 (0.3-0.7)	0.6 (0.3-0.8)	0.7 (0.4-0.9)
<i>M. gregaria</i> bentónica	0.1 (0.0-0.2)	0.1 (0.0-0.4)	0.3 (0.0-0.6)	0.2 (0.0-0.5)	0.2 (0.0-0.5)	0.1 (0.0-0.4)
<i>S. fueguensis</i>	0.0 (0.0-0.1)	0.3 (0.1-0.5)	0.2 (0.0-0.4)	0.3 (0.1-0.5)	0.2 (0.0-0.4)	0.1 (0.0-0.2)
Peces bentopelágicos	0.5 (0.4-0.6)	0.0 (0.0-0.1)	0.0 (0.0-0.1)	0.0 (0.0-0.1)	0.0 (0.0-0.1)	0.1 (0.0-0.3)

No encontramos diferencias en los valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ de *Mytilus chilensis* entre el año 2009 (12.0 ± 0.7 ‰, Riccialdelli et al. 2017a) y el año 2016 (12.2 ± 0.3 ‰) ($F=1.1$, $p > 0.05$), pero sí en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (2009 = -18.7 ± 0.8 vs. 2016 = -17.1 ± 0.4 , $F=57.5$, $p < 0.05$).

La posición trófica estimada para los pingüinos difirió significativamente entre años ($F=232.2$, $p < 0.05$). Específicamente, encontramos una diferencia de casi un nivel entre el año 2009 y el resto de los años ($p < 0.05$, Figura 5): el pingüino de Magallanes ocupó en 2009 una PT de 3.9 ± 0.1 en 2009, mientras que para el resto de los años (2013-2017) mostró una PT más baja (2013 = 3.1 ± 0.1 ; 2014 = 3.2 ± 0.1 ; 2015 = 3.2 ± 0.1 ; 2016 = 3.2 ± 0.1 ; 2017 = 3.2 ± 0.2).

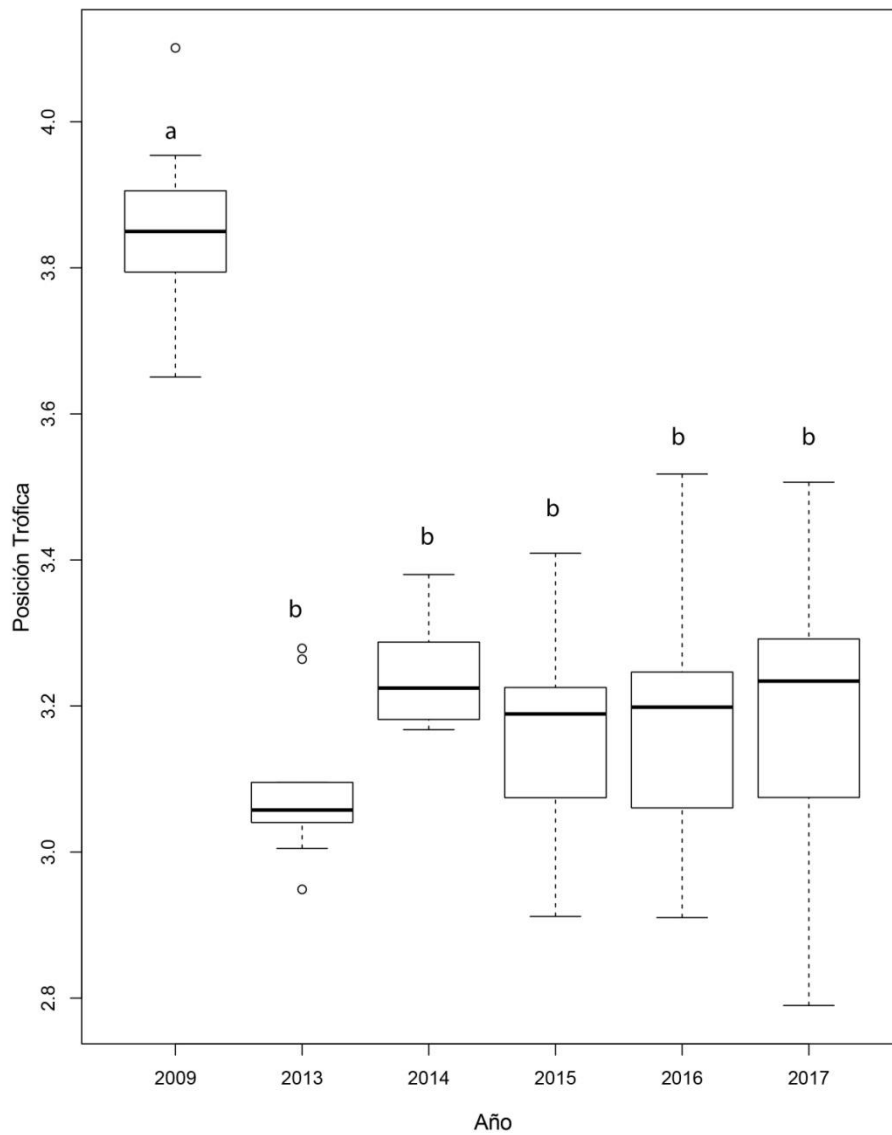


Figura 5. Posiciones tróficas estimadas para el pingüino de Magallanes en Isla Martillo desde el año 2009 al 2017. El rectángulo central abarca desde el primer hasta el tercer cuartil, la línea negra representa la mediana del conjunto de datos, y los bigotes encima y debajo del cuadro indican valores mínimos y máximos. Letras diferentes indican diferencias significativas entre los años ($p < 0.05$).

DISCUSIÓN

Los pingüinos son considerados centinelas del mar (Boersma et al. 2009) dado que reflejan cambios en las condiciones ambientales y / o en factores biológicos. En este trabajo examinamos el nicho trófico del pingüino de Magallanes durante la etapa pre-muda en el Canal Beagle durante un período de ocho años. Encontramos una diferencia notable en el nicho isotópico de los pingüinos en el año 2009 en comparación con el período abarcado desde el 2013 al 2017, observando una diferencia de ~ 1.0 para $\delta^{13}\text{C}$ y ~ 1.9 para $\delta^{15}\text{N}$ entre estas dos ventanas de años analizados. Esta diferencia puede ser atribuida a un cambio isotópico en la base de las tramas tróficas y en consecuencia en toda la estructura trófica hacia los niveles superiores o bien un cambio en la ecología trófica del pingüino de Magallanes. Al menos para el nitrógeno no se pudo asociar con un cambio isotópico sustancial en la base de la red trófica, dado que no encontramos diferencias en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de los organismos utilizados como línea de base, *Mytilus chilensis*, entre los años 2009 y 2016. Las diferencias observadas en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de *M. chilensis* entre años pueden deberse a una variación espacial y temporal de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en el Canal Beagle, el cual está influenciado de manera variable por el aporte de agua dulce (ej. glaciares, ríos) y el entorno marino que lo rodea (los Océano Pacífico y Atlántico, respectivamente) (Balestrini et al. 1998, Bujalesky et al. 2004). Sin embargo, los valores más altos de $\delta^{13}\text{C}$ registrados para los pingüinos de Magallanes en el año 2009 no parecen ser un reflejo pasivo de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ registrados para la base de la red trófica, dado que se esperarían valores más altos también en los organismos base. Por el contrario, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de *M. chilensis* resultaron ser más bajos en el 2009 en comparación con el 2016. En consecuencia, las diferencias en los valores isotópicos de los pingüinos parecen

estar más relacionados con un cambio en la composición de su dieta (por ejemplo, un cambio en la proporción de las presas elegidas a lo largo de los años) y por consiguiente cambios en su posición trófica.

Los pingüinos de Magallanes son consumidores oportunistas y son flexibles en su dieta, dependiendo de la temporada y la disponibilidad de presas en la región (Thompson 1993, Frere et al. 1996, Scolaro et al. 1999, Pütz et al. 2001, Clausen y Pütz 2002, Forero et al. 2002, Wilson et al. 2005, Scioscia et al. 2014, Yorio et al. 2017). A su vez, se ha reportado una expansión en el rango de distribución de cardúmenes pelágicos de *Munida gregaria* para el extremo sur de Sudamérica (Diez et al. 2016). En particular, en el Canal Beagle mediante estudios hidroacústicos se ha registrado un aumento notable en la ocurrencia de *Munida gregaria* pelágica, desde una presencia del 20% en 2009 hasta un 72% en 2014 en la ocupación del área barrida (Diez et al. 2016). De acuerdo con nuestro estudio en base a los modelos de mezcla isotópicos, los pingüinos de Magallanes mostraron un aumento en el consumo de esta presa a lo largo de los años. El aumento en la disponibilidad de *M. gregaria* pelágica y su consumo por parte de los pingüinos se reflejó en una disminución en los valores isotópicos de los mismos a lo largo de los años, con valores más altos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en 2009 respecto a los años más actuales (desde 2013 a 2017). Asimismo, esto ha ido de la mano con un nicho isotópico más amplio (varianzas más amplias), dado por el consumo de presas con diferentes valores isotópicos y de distintos niveles tróficos. En concordancia con este cambio hacia el consumo de presas de menor nivel trófico, encontramos una disminución en la posición trófica del pingüino de Magallanes en los últimos años de estudio, con una diferencia de casi un nivel trófico que los cambia de ser consumidores terciarios a consumidores secundarios.

M. gregaria constituye un suministro de alimento altamente energético (7.15 kJ / g, Ciancio et al. 2007). Durante la temporada de verano, que incluye a la etapa de viaje de alimentación previo a la muda de los pingüinos, la langostilla acumula una gran cantidad de lípidos para ser utilizados en su reproducción temprana en mayo, al menos esto es conocido para la forma bentónica (Romero et al. 2006). A pesar de que no existe un estudio para la forma pelágica en Tierra del Fuego, en Baja California no se encontraron diferencias en la composición química entre la forma pelágica y bentónica de *Pleuroncodes planipes* (Smith et al. 1975), que también es una presa importante para los consumidores tope (como los mamíferos marinos y las aves marinas) en ese ecosistema.

Asimismo, la sardina fueguina también tiene un importante contenido de grasa (7,5 kJ/g, Scioscia et al. 2014); y constituye un ítem presa importante para el pingüino de Magallanes durante el período de cría cuando la misma parece ser más abundante en el canal (Scioscia et al. 2014).

De todas maneras, este cambio en la composición de la dieta y la posición trófica de los pingüinos no parece haber influenciado en la población de pingüinos durante los años en estudio (Raya Rey et al. 2014, LECOViS datos no publicados). Los cambios en la distribución y disponibilidad de las presas podrían explicar la variabilidad en la dieta de los consumidores generalistas. El hecho de que los pingüinos de Magallanes cambien sus presas favoritas, al menos durante el período previo a la muda, podría ser una consecuencia del consumo de presas fáciles de capturar y ricas energéticamente que se hicieron más abundantes (la langostilla) o la ausencia de su presa preferida (es decir, la sardina fueguina, Scioscia et al. 2014). Aunque no podemos precisar la razón exacta del consumo diferencial de los tipos de presa, este cambio en la dieta provocó una reducción en la longitud de la

cadena trófica, lo que en términos podría afectar otras relaciones tróficas de toda la red alimentaria del Canal Beagle (Dunne 2005).

En conclusión, se encontraron diferencias significativas en los valores de isótopos estables de carbono y nitrógeno de las plumas del pingüino de Magallanes a lo largo de los años, lo que indica una variación interanual en la composición de la dieta durante el período previo a la muda. Una tendencia hacia un mayor consumo de organismos cada vez más disponibles de menor posición trófica, como la *Munida gregaria* pelágica (ej. Diez et al. 2016) resultó en una disminución de la posición trófica del pingüino. La langostilla (*M. gregaria*) y la sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*) se consideran presas clave para las aves marinas y los mamíferos marinos del Canal Beagle (Scioscia et al. 2014, Riccialdelli et al. 2017b, Diez et al. 2018). Estos resultados podrían ayudar a comprender la relación entre el pingüino de Magallanes y sus presas, especialmente en el actual escenario de cambio global, lo cual puede tener implicancias en la integridad del ecosistema del Canal Beagle, ya que los cambios en la estructura de la red trófica podrían afectar su estabilidad y resiliencia (Dunne 2005).

CAPÍTULO 8

Consideraciones Finales

En esta tesis se abordó el estudio de la ecología trófica del pingüino de Magallanes en Tierra del Fuego a lo largo de su ciclo anual. Para ello nos focalizamos en el estudio de su nicho isotópico, incorporando información acerca de las relaciones intra-específicas durante la temporada reproductiva y fuera de ella, analizamos el aprovisionamiento parental, las consistencias individuales y las variaciones tróficas inter-anales. A su vez complementamos dicho enfoque aportando información valiosa sobre su exposición a la contaminación por mercurio y su ruta migratoria en invierno. En este sentido, además de registrar el grado de exposición a la contaminación por metales de cada colonia, el análisis de [Hg] nos permitió distinguir los nichos tróficos que ocupa cada población así como también su grado de segregación mediante distintas herramientas. Asimismo, la metodología de dispositivos geolocalizadores junto al análisis de isótopos estables nos permitió realizar un estudio integral para conocer las áreas de alimentación y los potenciales recursos utilizados por los pingüinos, información de relevancia para evaluar el grado de exposición con actividades humanas como por ejemplo las pesquerías.

Los resultados obtenidos a lo largo de este trabajo, en respuesta a los objetivos planteados al comienzo, han permitido identificar diferencias entre colonias, sexos y edades en el nicho isotópico de las poblaciones de Tierra del Fuego. A su vez, pudimos evaluar el nicho isotópico y la exposición a contaminantes de la población de pingüino de Magallanes que anida en Isla Observatorio por primera vez.

Este trabajo aportó nueva información sobre la plasticidad de la especie y su capacidad de adaptarse a diferentes condiciones ambientales (ej. diferentes condiciones oceanográficas y de disponibilidad de presas). Dicha plasticidad se reflejó en las diferencias encontradas entre colonias en el uso de áreas y recursos alimenticios tanto dentro como fuera de la temporada reproductiva, el cambio de posición trófica a lo largo de los últimos años (en sintonía con un cambio en la disponibilidad de una de sus principales presas, la langostilla), la gran variabilidad intra-familiar encontrada en el nicho isotópico, y la falta de consistencia individual hallada a lo largo de la temporada de cría, siendo esto reflejo de un cambio en la proporción y/o tipo de presas elegidas entre etapas durante la temporada de cría. Esto último refuerza las evidencias aportadas por estudios anteriores mediante técnicas convencionales (Scioscia et al. 2014), y ratifican el comportamiento oportunista y la plasticidad de la especie.

Por otro lado, el estudio del nicho isotópico utilizando tejidos con distintas tasas de recambio isotópico como el plasma que integra información de corto plazo, las células sanguíneas que integra información de mediano plazo y las plumas que integran información del momento previo de su formación, resultó altamente complementaria y permitió integrar diferentes escalas temporales que resultan claves para comprender distintas etapas del ciclo anual de esta especie.

Como se mencionó al comienzo de esta tesis, la importancia de estudiar la ecología de alimentación de las aves marinas radica en su potencial utilización como herramienta para la identificación de áreas importantes para las aves y monitorear a largo plazo la salud de estas poblaciones y el ambiente que habitan. En este sentido, el aporte del estudio de la

ecología trófica del pingüino de Magallanes del Atlántico Sudoccidental podría contribuir a la elaboración de planes de manejo para la región y la gestión de áreas marinas protegidas.

Se destaca la necesidad de continuar estos estudios para profundizar el conocimiento adquirido, como así también generar nuevas herramientas para la conservación de la especie y su ambiente. Además, tal como se evidenció en este trabajo, el estudio del comportamiento de alimentación de las aves marinas permite establecer su rol en la red trófica, y extendido en el tiempo, permite evidenciar cambios en el ambiente que pueden modificar dicho rol.

REFERENCIAS

- Acha, E. M., Mianzan, H. W., Guerrero, R. A., Favero, M., Bava, J. (2004). Marine fronts at the continental shelves of austral South America. Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* **44**, 83–105.
- Ackerman, J. T., Eagles-Smith, C. A., Herzog, M. P. (2011). Bird mercury concentrations change rapidly as chicks age: toxicological risk is highest at hatching and fledging. *Environmental Science and Technology* **45**, 5418–5425.
- Adams, N., Brown, C. (1990). ‘Energetics of moult in penguins’ Eds L. Davis y J. Darby. (Academic Press: San Diego.)
- Ainley, D., Ballard, G., Barton, K. J., Karl, B., Rau, G. H., Ribic, C. A., Wilson, P. R. (2003). Spatial and temporal variation of diet within a presumed metapopulation of Adelie penguins. *Condor* **105**, 95–106.
- Allega, L., Braverman, M., Cabreira, A. G., Campodónico, S., Colonello, J. H., Derisio, C., Di Mauro, R., Firpo, C. A., y otros. (2019). Estado del conocimiento biológico pesquero de los principales recursos vivos y su ambiente, con relación a la exploración hidrocarburífera en la Zona Económica Exclusiva Argentina y adyacencias.
- Álvarez-Varas, R., Morales-Moraga, D., González-Acuña, D., Klarian, S. A., Vianna, J. A. (2018). Mercury exposure in Humboldt (*Spheniscus humboldti*) and Chinstrap (*Pygoscelis antarcticus*) penguins throughout the Chilean coast and Antarctica. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* **75**, 75–86.
- Antezana, T. (1999). Hydrographic feature of Magellan and Fuegian inland passages and adjacent subantarctic waters. In ‘Magellan-Antarctic: ecosystems that drifted apart’. (Eds W. E. Arntz y C. Ríos.) pp. 23–34. (Scientia Marina.)
- Balestrini, C., Manzella, G., Lovrich, G. A. (1998). Simulación de Corrientes en el Canal

Beagle y Bahía Ushuaia, mediante un Modelo Bidimensional.

- Ballard, G., Dugger, K. M., Nur, N., Ainley, D. G. (2010). Foraging strategies of Adélie penguins: adjusting body condition to cope with environmental variability. *Marine Ecology Progress Series* **405**, 287–302.
- Balza, U., Franco-Navarro, I Liljeström, M., Pimper, L., Cañas-Barrovecchio, S Zunino, F., Acardi, S., Raya Rey, A. Refuge and...trap? Population status and trends of birds on Observatorio Island, Argentina. En revisión.
- Barbraud, C., Weimerskirch, H. (2003). Climate and density shape population dynamics of a marine top predator. *Proceedings: Biological Sciences* **270**, 2111–211.
- Bargagli, R., Monaci, F., Sanchez-Hernandez, J. C., Cateni, D. (1998). Biomagnification of mercury in an Antarctic marine coastal food web. *Marine Ecology Progress Series* **169**, 65–76.
- Barquete, V., Strauss, V., Ryan, P. G. (2013). Stable isotope turnover in blood and claws: A case study in captive African Penguins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **448**, 121–127.
- Barrionuevo, M., Ciancio, J., Steinfurth, A., Frere, E. (2019). Geolocation and stable isotopes indicate habitat segregation between sexes in Magellanic penguins during the winter dispersion. *Journal of Avian Biology*, 1–12.
- Bearhop, S., Phillips, R. A., Thompson, D. R., Waldron, S., Furness, R. W. (2000a). Variability in mercury concentrations of great skuas *Catharacta skua*: the influence of colony, diet and trophic status inferred from stable isotope signatures. *Marine Ecology Progress Series* **195**, 261–8.
- Bearhop, S., Teece, M. A., Waldron, S., Furness, R. W. (2000b). The influence of lipid and uric acid upon ^{13}C and ^{15}N values in avian blood: implications for trophic studies. *The Auk* **117**, 504–507.
- Bearhop, S., Waldron, S., Votier, S., Furness, R. W. (2002). Factors that influence

- assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiological and Biochemical Zoology* **75**, 451–458.
- Bearhop, S., Furness, R. W., Hilton, G. M., Votier, S. C., Waldron, S. (2003). A forensic approach to understanding diet and habitat use from stable isotope analysis of (avian) claw material. *Functional Ecology* **17**, 270–275.
- Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A., Macleod, H. (2004). Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* **73**, 1007–1012.
- Bearhop, S., Phillips, R. A., McGill, R., Cherel, Y., Dawson, D. A., Croxall, J. P. (2006). Stable isotopes indicate sex-specific and long-term individual foraging specialisation in diving seabirds. *Marine Ecology Progress Series* **311**, 157–164.
- Becker, P. H., Furness, R. W., Henning, D. (1993). The value of chick feathers to assess spatial and interspecific variation in the mercury contamination of seabirds. *Environmental Monitoring and Assessment* **28**, 255–62.
- Begon, M., Townsend, C. R., Harper, J. L. (2006). ‘Ecology: from individuals to ecosystems’. (Blackwell Publishers: Malden, MA.)
- Bertellotti, M., Yorio, P. (1999). Spatial and temporal patterns in the diet of the Kelp Gull in northern Chubut, Patagonia. *Condor* **101**, 790–798.
- Boersma, P. D., Davies, E. M. (1987). Sexing Monomorphic Birds by Vent Measurements. *The Auk* **104**, 780–783.
- Boersma, P. D., Stokes, D. L., Yorio, P. M. (1990). Reproductive variability and historical change of Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina. In ‘Penguin biology’. (Eds L. Davis y J. Darby.) pp. 15–43. (Academic Press: San Diego, USA.)

- Boersma, P. D., Rebstock, G. A. (2009). Foraging distance affects reproductive success in Magellanic penguins. *Marine Ecology Progress Series* **375**, 263–275.
- Boersma, P., Rebstock, G., Frere, E., Moore, S. (2009). Following the fish: Penguins and productivity in the South Atlantic. *Ecological Monographs* **79**, 59–76
- Boersma, P. D., Frere, E., Kane, O., Pozzi, L., Pütz, K., Raya Rey, A., Rebstock, G., Simeone, A., Smith, J., Van Buren, A., Yorio, P., Garcia Borboroglu, P. (2013). Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*). In ‘Penguin biology’. (Eds P. G. Borboroglu and P. D. Boersma.) pp. 232–263. (University of Washington Press: Seattle, USA.)
- Boersma, P. D., Rebstock, G. A., Garcia Borboroglu, J. P. (2015). Marine protection is needed for Magellanic penguins in Argentina based on long-term data. *Biological Conservation* **182**, 197–204.
- Bolnick, D. I., Svanback, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., Forister, M. L. (2003). The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *The American Naturalist* **161**, 1– 28.
- Bond, A. L., Diamond, A. W. (2009). Total and methyl mercury concentrations in seabird feathers and eggs. *Archives of Environmental Contamination and Toxicology* **56**, 286–291.
- Booth, J. M., McQuaid, C. D. (2013). Northern rockhopper penguins prioritise future reproduction over chick provisioning. *Marine Ecology Progress Series* **486**, 289–304.
- Brasso, R. L., Polito, M. J. (2013). Trophic calculations reveal the mechanism of population-level variation in mercury concentrations between marine ecosystems: Case studies of two polar seabirds. *Marine Pollution Bulletin* **75**, 244–249.

- Brasso, R. L., Drummond, B. E., Borrett, S. R., Chiaradia, A., Polito, M. J., Raya Rey, A. (2013). Unique pattern of molt leads to low intraindividual variation in feather mercury concentrations in penguins. *Environmental Toxicology and Chemistry* **32**, 2331–2334.
- Brasso, R. L., Chiaradia, A., Polito, M. J., Raya Rey, A., Emslie, S. D. (2015). A comprehensive assessment of mercury exposure in penguin populations throughout the Southern Hemisphere: Using trophic calculations to identify sources of population-level variation. *Marine Pollution Bulletin* **97**, 408–418.
- Brown, C. R. (1985). Energetic cost of moult in macaroni penguins (*Eudyptes chrysolophus*) and rockhopper penguins (*E. chrysocome*). *Journal of Comparative Physiology B* **155**, 515–520.
- Bujalesky, G., Aliotta, S., Isla, F. (2004). Facies del subfondo del canal Beagle, Tierra del Fuego. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* **59**, 29–37.
- Burger, J. (1993). Metals in avian feathers: bioindicators of environmental pollution. *Reviews of Environmental Contamination and Toxicology* **5**, 203–311.
- Burger, J., Gochfeld, M. (2000). Metal levels in feathers of 12 species of seabirds from Midway Atoll in the northern Pacific Ocean. *The Science of the Total Environment* **257**, 3752.
- Burger, J., Gochfeld, M. (2004). Marine birds as sentinels of environmental pollution. *EcoHealth* **1**, 263–274.
- Cabana, G., Rasmussen, J. B. (1994). Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature* **372**, 255–257.
- Cabana, G., Rasmussen, J. (1996). Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Ecology* **93**, 10844–10847.

- Cáceres-Saez, I., Haro, D., Blank, O., Aguayo Lobo, A., Dougnac, C., Arredondo, C., Cappozzo, H. L., Guevara, S. R. (2018). High status of mercury and selenium in false killer whales (*Pseudorca crassidens*, Owen 1846) stranded on Southern South America: A possible toxicological concern? *Chemosphere* **199**, 637–646.
- Cairns, D. K. (1992). Bridging the gap between ornithology and fisheries science: use of seabird data in stock assessment models. *Condor* **94**, 811–824.
- Campagna, C., Sanderson, E. W., Coppolillo, P. B., Falabella, V., Piola, A. R., Strindberg, S., Croxall, J. P. (2007). A species approach to marine ecosystem conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **17**, S122–S147.
- Campagna, C., Sanderson, E. W., Coppolillo, P. B., Falabella, V., Piola, A. R., Strindberg, S., Croxall, J. P. (2008). A species approach to marine ecosystem conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **17**, 122–147.
- Cardona Garzón, J. E., Martínez, A. M., Barrera, F., Pfaff, F., Koch, B. P., Freije, R. H., Gómez, E. A., Lara, R. J. (2016). The Pacific-Atlantic connection: Biogeochemical signals in the southern end of the Argentine shelf. *Journal of Marine Systems* **163**, 95–101.
- Cardoso, L. G., Bugoni, L., Mancini, P. L., Haimovici, M. (2011). Gillnet fisheries as a major mortality factor of Magellanic penguins in wintering areas. *Marine Pollution Bulletin* **62**, 840–844.
- Carravieri, A., Bustamante, P., Churlaud, C., Cherel, Y. (2013). Penguins as bioindicators of mercury contamination in the Southern Ocean: Birds from the Kerguelen Islands as a case study. *Science of the Total Environment* **454–455**, 141–148.
- Carravieri, A., Cherel, Y., Blevin, P., Brault-Favrou, M., Chastel, O., Bustamante, P. (2014). Mercury exposure in a large subantarctic avian community. *Environmental Pollution* **190**, 51–57.
- Carravieri, A., Cherel, Y., Jaeger, A., Churlaud, C., Bustamante, P. (2016). Penguins as

- bioindicators of mercury contamination in the southern Indian Ocean: Geographical and temporal trends. *Environmental Pollution* **213**, 195–205.
- Catry, P., Matias, R., Granadeiro, P. (2009). Brood-guarding behaviour in Cory's Shearwaters *Calonectris diomedea*. *Journal of Ornithology* **150**, 103–108.
- Ceia, F. R., Paiva, V. H., Fidalgo, V., Morais, L., Baeta, A., Crisóstomo, P., Mourato, E., Garthe, S., Marques, J. C., Ramos, J. A. (2014). Annual and seasonal consistency in the feeding ecology of an opportunistic species, the yellow-legged gull (*Larus michahellis*). *Marine Ecology Progress Series* **497**, 273–284.
- Cherel, Y., Charrassin, J. B., Challet, E. (1994). Energy and protein requirements for molt in the king penguin *Aptenodytes patagonicus*. *The American journal of physiology* **266**, 1182–8.
- Cherel, Y., Hobson, K. A., Hassani, S. (2005). Isotopic Discrimination between Food and Blood and Feathers of Captive Penguins: Implications for Dietary Studies in the Wild. *Physiological and Biochemical Zoology* **78**, 106–115.
- Cherel, Y., Jaeger, A., Alderman, R., Jaquemet, S., Richard, P., Wanless, R. M., Phillips, R. A., Thompson, D. R. (2013). A comprehensive isotopic investigation of habitat preferences in nonbreeding albatrosses from the Southern Ocean. *Ecography* **36**, 277–286.
- Cherel, Y., Connan, M., Jaeger, A., Richard, P. (2014). Seabird year-round and historical feeding ecology: Blood and feather $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values document foraging plasticity of small sympatric petrels. *Marine Ecology Progress Series* **505**, 267–280.
- Chiaradia, A., Forero, M. G., Hobson, K. A., Swearer, S. E., Hume, F., Renwick, L., Dann, P. (2012). Diet segregation between two colonies of Little Penguins *Eudyptula minor* in southeast Australia. *Austral Ecology* **37**, 610–619.

- Chouvelon, T., Spitz, J., Caurant, F., Mendez-Fernandez, P., Autier, J., Lassus-Debat, A., Chappuis, A., Bustamante, P. (2012). Enhanced bioaccumulation of mercury in deep-sea fauna from the bay of Biscay (North-East Atlantic) in relation to trophic positions identified by analysis of carbon and nitrogen stable isotopes. *Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers* **65**, 113–124.
- Ciancio, J. E., Pascual, M. A., Beauchamp, D. A. (2007). Energy Density of Patagonian Aquatic Organisms and Empirical Predictions Based on Water Content. *Transactions of the American Fisheries Society* **136**, 1415–1422.
- Ciancio, J. E., Righi, C., Faiella, A., Frere, E. (2016). Blood-specific isotopic discrimination factors in the Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*). *Rapid communications in mass spectrometry* **30**, 1865–1869.
- Ciancio, J. E., Yorio, P., Wilson, R., Frere, E. (2018). Food provisioning in Magellanic penguins as inferred from stable isotope ratios. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* **32**, 489–494.
- Clausen, A. P., Pütz, K. (2002). Recent trends in diet composition and productivity of gentoo, magellanic and rockhopper penguins in the Falkland Islands. *Marine Ecology Progress Series* **12**, 51–61.
- Costa, D. P. (1991). Reproductive and foraging energetics of high latitude penguins, albatrosses and pinnipeds: implications for life history patterns. *American Zoologist* **31**, 111–130.
- Cransveld, A., Amouroux, D., Tessier, E., Koutrakis, E., Ozturk, A. A., Bettoso, N., Mieiro, C. L., Bérail, S., Barre, J. P. G., Sturaro, N., Schnitzler, J., Das, K. (2017). Mercury stable isotopes discriminate different populations of European seabass and trace potential Hg sources around Europe. *Environmental Science and Technology* **51**, 12219-12228.

- Croxall, J. (1982). Energy costs of incubation and moult in petrels and penguins. *The Journal of Animal Ecology* **51**, 177–194.
- Croxall, J. P. (1987). Conclusions. In ‘Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems’. (Ed J. P. Croxall.) pp. 369–381. (Cambridge University Press: Cambridge.)
- Croxall, J. P., Lishman, G. S. (1987). The food and feeding ecology of penguins. In ‘Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems.’ (Ed J. P. Croxall.) pp. 101–134. (Cambridge University Press: Cambridge.)
- Croxall, J. P., and Davis, L. S. (1999). Penguins paradoxes and patterns. , 1–12
- Dehnhard, N., Eens, M., Sturaro, N., Lepoint, G., Demongin, L., Quillfeldt, P., Poisbleau, M. (2016). Is individual consistency in body mass and reproductive decisions linked to individual specialization in foraging behavior in a long-lived seabird? *Ecology and Evolution* **6**, 4488–4501.
- Diez, M. J., Cabreira, A. G., Madirolas, A., Lovrich, G. A. (2016). Hydroacoustical evidence of the expansion of pelagic swarms of *Munida gregaria* (Decapoda, Munididae) in the Beagle Channel and the Argentine Patagonian Shelf, and its relationship with habitat features. *Journal of Sea Research* **114**, 1–12.
- Diez, M. J., Cabreira, A. G., Madirolas, A., De Nascimento, J. M., Scioscia, G., Schiavini, A., Lovrich, G. A. (2018). Winter is cool: spatio-temporal patterns of the squat lobster *Munida gregaria* and the Fuegian sprat *Sprattus fuegensis* in a sub-Antarctic estuarine environment. *Polar Biology* **41**, 2591–2605.
- Dingemanse, N. J., Wolf, M. (2013). Between-individual differences in behavioural plasticity within populations: causes and consequences. *Animal Behaviour* **85**, 1031–1039.
- Driscoll, C. T., Mason, R. P., Chan, H. M., Jacob, D. J., Pirrone, N. (2013). Mercury as a

- global pollutant: Sources, pathways, and effects. *Environmental Science and Technology* **47**, 4967–4983.
- Dunne, J. (2005). The network structure of food webs. In ‘Ecological Networks: Linking Structure to Dynamics in Food Webs’. (Eds M. Pascual and J. Dunne.) pp. 27–86. (Oxford University Press.)
- Ekstrom, P. (2007). Error measures for template-fit geolocation based on light. *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **54**, 392–403.
- Epanechnikov, V. A. (1969). Non-parametric estimation of a multivariate probability density. *Theory of Probability and Its Applications* **14**, 153–158.
- Evers, D. C., Kaplan, J. D., Meyer, M., Reaman, P., Braselton, W., Major, A., Burgess, N., Scheuhammer, A. M. (1998). Geographic trend in mercury measured in common loon feathers and blood. *Environmental Toxicology and Chemistry* **17**, 173–183.
- Falabella, V., Campagna, C., Croxall, J. (Eds) (2009). ‘Atlas del mar Patagónico, especies y espacios /Atlas of the Patagonian Sea, species and spaces’. (Wildlife Conservation Society and Birdlife International: Ciudad Autónoma de Buenos Aires.).
- Fitzgerald, W. F., Lamborg, C., Hammerschmidt, C. R. (2007). Marine biogeochemical cycling of mercury. *Chemical Reviews* **107**, 641–662.
- Forero, M. G., Gonzalez-Solis, J., Hobson, K. A., Doncazar, J. A., Bertellotti, M., Blanco, G., Bortolotti, G. R. (2005). Stable isotopes reveal trophic segregation by sex and age in the southern giant petrel in two different food webs. *Marine Ecology Progress Series* **296**, 107–113.
- Forero, M. G., Hobson, K. A., Bortolotti, G. R., Donázar, J. A., Bertellotti, M., Blanco, G. (2002). Food resource utilization by the Magellanic penguin evaluated through stable-isotope analysis: Segregation by sex and age and influence on offspring quality.

Marine Ecology Progress Series **234**, 289–99.

- Forero, M. G., Tella, J. L., Donázar, J. A., Blanco, G., Bertellotti, M., Ceballos, O. (2001). Phenotypic assortative mating and within-pair sexual dimorphism and its influence on breeding success and offspring quality in Magellanic penguins. *Canadian Journal of Zoology* **79**, 1414–1422.
- Francey, R.K., Allison, C.E., Etheridge, D.M., Trudinger, C.M., y otros (1999) A 1000 year record of $\delta^{13}\text{C}$ in atmospheric CO_2 . *Tellus B: Chemical and Physical Meteorology* **51**, 170–193.
- Frederiksen, M., Edwards, M., Richardson, A. J., Halliday, N. C., Wanless, S. (2006). From plankton to top predators: Bottom-up control of a marine food web across four trophic levels. *Journal of Animal Ecology* **75**, 1259–1268.
- Frederiksen, M., Moe, B., Daunt, F., Phillips, R. A., Barrett, R. T., Bogdanova, M. I., Boulinier, T., Chardine, J. W., y otros. (2012). Multicolony tracking reveals the winter distribution of a pelagic seabird on an ocean basin scale. *Diversity and Distributions* **18**, 530–542.
- Frederiksen, M., Descamps, S., Erikstad, K. E., Gaston, A. J., Gilchrist, H. G., Grémillet, D., Johansen, K. L., Kolbeinsson, y otros. (2016). Migration and wintering of a declining seabird, the thick-billed murre *Uria lomvia*, on an ocean basin scale: Conservation implications. *Biological Conservation* **200**, 26–35.
- Frere, E., Gandini, P., Boersma, P. D. (1996). Aspectos particulares de la biología de reproducción y tendencia poblacional del Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la colonia de Cabo Vírgenes, Santa Cruz, Argentina. *El Hornero* **14**, 50–59.

- Frias, J. E., Gil, M. N., Esteves, J. L., García Borboroglu, P., Kane, O. J., Smith, J. R., Boersma, P. D. (2012). Mercury levels in feathers of Magellanic penguins. *Marine Pollution Bulletin* **64**, 1265–1269.
- Gandini, P. A., Frere, E., Holik, T. M. (1992). Implicancias de las diferencias en el tamaño corporal entre colonias para el uso de medidas morfométricas como método de sexado en *Spheniscus magellanicus*. *El Hornero* **13**, 211–213.
- Gandini, P. A., Frere, E., Pettovello, A. D., Cedrola, P. V (1999). Interaction between Magellanic Penguins and shrimp fisheries in Patagonia, Argentina. *The Condor* **101**, 783–789.
- Gandini, P., Frere, E., Boersma, P. D. (1996). Status and conservation of Magellanic Penguins *Spheniscus magellanicus* in Patagonia, Argentina. *Bird Conservation International* **6**, 307–316.
- Gallo, F. (2012). Diagnosis of mercury in the Mediterranean countries: Key points. Almaden.
- Green, J. A., Butler, P. J., Woakes, A. J., Boyd, I. L. (2004). Energetics of the moult fast in female macaroni penguins *Eudyptes chrysolophus*. *Journal of Avian Biology* **35**, 153–161.
- Gochfeld, M. (2003). Cases of mercury exposure, bioavailability, and absorption. *Ecotoxicology and Environmental Safety* **56**, 174–179.
- González-Solís, J., Croxall, J. P., Afanasyev, V. (2007). Offshore spatial segregation in giant petrels *Macronectes* spp.: Differences between species, sexes and seasons. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **17**, S22–S36.
- Gordillo, S., Bujalesjy, G., Pirazzoli, P., Rabassa, J., Saliège, G. (1992). Holocene raised beaches along the northern coast of the Beagle Channel, Tierra del Fuego, Argentina. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **99**, 41–54.

- Graham, B. S., Koch, P. L., Newsome, S. D., McMahon, K. W., Aurioles, D. (2010). Using isoscapes to trace the movements and foraging behavior of top predators in oceanic ecosystems. En 'Isoscapes: Understanding movement, pattern, and process on earth through isotope mapping'. pp. 299–318. (Springer Netherlands.)
- Grémillet, D., Dell'Omo, G., Ryan, P. G., Peters, G., Ropert-Coudert, Y., Weeks, S. J. (2004). Offshore diplomacy, or how seabirds mitigate intraspecific competition: a case study based on GPS tracking of Cape gannets from neighbouring colonies. *Marine Ecology Progress Series* **268**, 265–279.
- Hansen, J. E. (2004). Anchoíta (*Engraulis anchoita*). En 'El Mar Argentino y sus recursos pesqueros'. pp. 101–115
- Hansson, S., Hobbie, J. E., Elmgren, R., Larsson, U., Fry, B., Johansson, S. (1997). The stable nitrogen isotope ratio as a marker of food-web. *Ecology* **78**, 2249–2257.
- Healy, K., Guillerme, T., Kelly, S. B. A., Inger, R., Bearhop, S., and Jackson, A. L. (2018). SIDER: an R package for predicting trophic discrimination factors of consumers based on their ecology and phylogenetic relatedness.
- Hilton, G. M., Cuthbert, R. J., Thompson, D. R., Bury, S. J., Cherel, Y., Sagar, P. M. (2006). A stable isotopic investigation into the causes of decline in a sub-Antarctic predator, the rockhopper penguin *Eudyptes chrysocome*. *Global Change Biology* **12**, 611–625.
- Hobson, K. A., Welch, H. E. (1992). Determination of trophic relationships within a high arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series* **84**, 9–18.
- Hobson, K. A. (1993). Trophic relationships among high Arctic seabirds: insights from tissue-dependent stable-isotope models. *Marine Ecology Progress Series* **95**, 7–18.

- Hobson, K. A., Gloutney, M. L., Gibbs, H. L. (1997). Preservation of blood and tissue samples for stable-carbon and stable-nitrogen isotope analysis. *Canadian Journal of Zoology* **75**, 1720–1723.
- Hodum, P. J., Hobson, K. A. (2000). Trophic relationships among Antarctic fulmarine petrels: insights into dietary overlap and chick provisioning strategies inferred from stable- isotope ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) analyses. *Marine Ecology Progress Series* **198**, 273–281.
- Hothorn, T., Bretz, F., Westfall, P. (2008). Simultaneous inference in general parametric models. *Biometrical Journal* **50**, 346–363.
- Hutchinson, G. E. (1978). ‘An introduction to population biology’. (Yale University Press: NewHaven.)
- Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks Ed Q. Biology. *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*. **22**, 415–427.
- Hyrenbach, K. D., and Veit, R. R. (2003). Ocean warming and seabird communities of the southern California Current System (1987-98): Response at multiple temporal scales. *Deep-Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* **50**, 2537–2565.
- Idermühle A., Stocker T., Joos F., Fisher H. y otros (1999) Holocene carbon-cycle dynamics based on CO_2 trapped in ice at Taylor Dome, Antarctica. *Nature* **398**, 121–126.
- Inger, R., and Bearhop, S. (2008). Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis* **150**, 447–461.
- Isla, F., Bujalesky, G., Coronato, A. (1999). Procesos estuarinos en el Canal Beagle, Tierra del Fuego. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* **54**, 307–318.

- Iturraspe, R. J., Schroeder, C. (1994). Clima en el Canal Beagle, CADIC, Ushuaia.
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* **80**, 595–602.
- Jaeger, A., Cherel, Y. (2011). Isotopic investigation of contemporary and historic changes in penguin trophic niches and carrying capacity of the Southern Indian Ocean. *PLoS ONE* **6**.
- Jaeger, A., Jaquemet, S., Phillips, R. A., Wanless, R. M., Richard, P., Cherel, Y. (2013). Stable isotopes document inter- and intra-specific variation in feeding ecology of nine large southern procellariiformes. *Marine Ecology Progress Series* **490**, 255–266.
- Jardine, T. D., Kidd, K. A., Fisk, A. T. (2006). Applications, considerations, and sources of uncertainty when using stable isotope analysis in ecotoxicology. *Environmental Science and Technology* **40**, 7501–7511.
- Lamborg, C. H., Hammerschmidt, C. R., Bowman, K. L., Swarr, G. J., Munson, K. M., Ohnemus, D. C., Lam, P. J., Heimbürger, L. E., Rijkenberg, M. J. A., Saito, M. A. (2014). A global ocean inventory of anthropogenic mercury based on water column measurements. *Nature* **512**, 65–68.
- Lehodey, P., Alheit, J., Barange, M., Baumgartner, T., Beaugrand, G., Drinkwater, K., Fromentin, J. M., Hare, S. R., Ottersen, G., Perry, R. I., Roy, C., Van Der Lingen, C. D., Werner, F. (2006). Climate Variability, Fish, and Fisheries. *Journal of Climate* **19**, 5009–5030.
- Lewis, S., Sherratt, T. N., Hamer, K. C., Wanless, S. (2001). Evidence of intraspecific competition for food in a pelagic seabird. *Nature* **412**, 816–819.

- Louge, E., Reta, R., Santos, B., Hernandez, D. (2009). Distribución de merluza (*Merluccius hubbsi* Marini, 1933) en el Mar Argentino (41°- 48°S) en relación con parámetros oceanográficos durante el invierno (1996-2003). *Revista de biología marina y oceanografía* **44**, 497–510.
- MacAvoy, S. E., Macko, S. A., Arneson, L. S. (2005). Growth versus metabolic tissue replacement in mouse tissues determined by stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Canadian Journal of Zoology* **83**, 631–641.
- Marques, F. P., Cardoso, L. G., Haimovici, M., Bugoni, L. (2018). Trophic ecology of Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) during the non-breeding period. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **210**, 109–122.
- Martinez del Rio, C., Sabat, P., Anderson-Sprecher, R., Gonzalez, S. P. (2009). Dietary and isotopic specialization: the isotopic niche of three *Cinclodes* ovenbirds. *Oecologia*. *Oecologia* **161**, 149–159.
- Mason, R. P., Choi, A. L., Fitzgerald, W. F., Hammerschmidt, C. R., Lamborg, C. H., Soerensen, A. L., Sunderland, E. M. (2012). Mercury biogeochemical cycling in the ocean and policy implications. *Environmental Research* **119**, 101–117.
- McFarlane Tranquilla, L. A., Montevicchi, W. A., Hedd, A., Fifield, D. A., Burke, C. M., Smith, P. A., Regular, P. M., Robertson, G. J., y otros . (2013). Multiple-colony winter habitat use by murrens *Uria* spp. in the Northwest Atlantic Ocean: implications for marine risk assessment. *Marine Ecology Progress Series* **472**, 287–303.
- Michener, R. H., Kaufman, L. (2007). Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: an update. In ‘Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science’. (Eds R. H. Michener and K. Lajtha.) pp. 238. (Balckwell Publishing: Malden, MA.)
- Mizutani, H., Fukuda, M., Kabaya, Y. (1992). ¹³C and ¹⁵N enrichment factors of feathers of 11 species of adult birds. *Ecology* **73**, 1391–1395.

- Monaghan, P., Uttley, J. D., Burns, M. D., Thaine, D., Blackwood, J. (1989). The relationship between food supply, reproductive effort and breeding success in arctic terns *Sterna paradisaea*. *Journal of Animal Ecology* **58**, 261–274.
- Moreno, J., Sanz, J. J. (1996). Field metabolic rates of breeding Chinstrap penguins (*Pygoscelis antarctica*) in the South Shetlands. *Physiological Zoology* **69**, 586–598.
- Morgenthaler, A., Frere, E., Rey, A. R., Torlaschi, C., Cedrola, P., Tiberi, E., Lopez, R., Mendieta, E., Carranza, M. L., Acardi, S., Collm, N., Gandini, P., and Millones, A. (2018). Unusual number of Southern Rockhopper Penguins, *Eudyptes chrysocome*, molting and dying along the Southern Patagonian coast of Argentina: pre-molting dispersion event related to adverse oceanographic conditions? *Polar Biology* **41**, 1041–1047.
- Müller, M. S., Massa, B., Phillips, R. A., Dell’omo, G. (2014). Individual consistency and sex differences in migration strategies of scopoli’s shearwaters *Calonectris diomedea* despite year differences. *Current Zoology* **60**, 631–641.
- Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**, 19052–19059.
- Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* **5**, 429–436.
- Newsome, S. D., Clementz, M. T., Koch, P. L. (2010). Using stable isotope biogeochemistry to study marine mammal ecology. *Marine Mammal Science* **26**, 509–572.
- Newton, I. (2008). ‘The Migration Ecology of Birds’. (Academic Press.)
- Nur, N. (1986). Is Clutch Size Variation in the Blue Tit (*Parus caeruleus*) Adaptive? An

- Experimental Study. *Journal of Animal Ecology* **55**, 983–999.
- Ochoa-Acuña, H., Sepúlveda, M. S., Gross, T. S. (2002). Mercury in feathers from Chilean birds: influence of location, feeding strategy, and taxonomic affiliation. *Marine Pollution Bulletin* **44**, 340–349.
- O’Connell, T. C. (2017). ‘Trophic’ and ‘source’ Amino acids in trophic estimation: a likely metabolic explanation. *Oecologia* **184**, 317–326.
- Pauly, D., Christensen, V., Dalsgaard, J., Froese, R., and Torres, F. (1998). Fishing down marine food webs. *Science* **279**, 860–863.
- Pelletier, L., Chiaradia, A., Kato, A., Ropert-Coudert, Y. (2014). Fine-scale spatial age segregation in the limited foraging area of an inshore seabird species, the little penguin. *Oecologia* **176**, 399–408.
- Peterson, S. H., Ackerman, J. T., Costa, D. P. (2015). Marine foraging ecology influences mercury bioaccumulation in deep-diving northern elephant seals. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* **1810**, 282.
- Phillips, D. L. (2001). Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia* **127**, 166–170.
- Phillips, R. A., Silk, J. R. D., Croxall, J. P., Afanasyev, V., Briggs, D. R. (2004). Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series* **266**, 265–272.
- Phillips, R. A., McGill, R. A. R., Dawson, D. A., Bearhop, S. (2011). Sexual segregation in distribution, diet and trophic level of seabirds: Insights from stable isotope analysis. *Marine Biology* **158**, 2199–2208.
- Pinheiro, J., Bates, D. M., Saikat, D., Sarkar, D., Team, R. C. (2015). Linear and Nonlinear Mixed Effects Models: 3.2.5. R package version 3.1-131.
- Pinzone, M., Damseaux, F., Michel, L. N., Das, K. (2019). Stable isotope ratios of carbon,

nitrogen and sulphur and mercury concentrations as descriptors of trophic ecology and contamination sources of Mediterranean whales. *Chemosphere* **237**.

Piola, A. R., Falabella, V. (2009). 'El Mar Patagónico. The Patagonian Sea'.

Ponce, J. F., Fernández, M. (2014). 'Climatic and environmental history of Isla de los Estados, Argentina' SpringerBr. Eds G. Lohmann, J. Rabassa, J. Notholt, A. M. Lawrence, and V. Unnithan. (Springer Berlin Heidelberg: Springer Dordrecht Heidelberg New York London.)

Post, D. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* **83**, 703–718.

Pütz, K., Ingham, R. J., Smith, J. G. (2000). Satellite tracking of the winter migration of Magellanic Penguins *Spheniscus magellanicus* breeding in the Falkland Islands. *Ibis* **142**, 614–622.

Pütz, K., Ingham, R. J., Smith, J. G., Croxall, J. P. (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., Schiavini, A., Rey, A. R., Lüthi, B. H. (2007). Winter migration of magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) from the southernmost distributional range. *Marine Biology* **152**, 1227–1235.

QGIS Development Team (2019). QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Disponible en: <http://qgis.osgeo.org>

Quillfeldt, P., Bugoni, L., McGill, R. A. R., Masello, J. F., Furness, R. W. (2008). Differences in stable isotopes in blood and feathers of seabirds are consistent across species, age and latitude: Implications for food web studies. *Marine Biology* **155**, 593–

598.

R Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. Available at:

<http://www.r-project.org/>

Rabassa, J., Heusser, C. J., Stuckenrath, R. (1986). New data on Holocene sea transgression in the Beagle Channel: Tierra del Fuego, Argentina. In 'Quaternary of South America & Antarctic Península'. (Ed J. Rabassa.) pp. 291–309. (Balkema Publishers: Rotterdam.)

Radl, A., Culik, B. M. (1999). Foraging behavior and reproductive success in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*): a comparative study of two colonies in southern Chile. *Marine Biology* **133**, 381–93.

Ramos, R., González-Solís, J. (2012). Trace me if you can: The use of intrinsic biogeochemical markers in marine top predators. *Frontiers in Ecology and the Environment* **10**, 258–266.

Raya Rey, A., Trathan, P. N., Pütz, K., Schiavini, A. (2007a). Effect of oceanographic conditions on the winter movements of rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* from Staten Island, Argentina. *Marine Ecology Progress Series* **330**, 285–295.

Raya Rey, A., Trathan, P., Schiavini, A. (2007b). Inter-annual variation in provisioning behaviour of Rockhopper Penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* at Staten Island. *Ibis* **149**, 826–835.

Raya Rey, A., Bost, C. A., Schiavini, A., Pütz, K. (2010). Foraging movements of Magellanic penguins *Spheniscus magellanicus* in the Beagle Channel, Argentina, related to tide and tidal currents. *Journal of Ornithology* **151**, 933–43.

- Raya Rey, A., Polito, M. J., Archuby, D., Coria, N. R. (2012a). Stable isotopes identify age- and sex-specific dietary partitioning and foraging habitat segregation in southern giant petrels breeding in Antarctica and southern Patagonia. *Marine Biology*, 1317–1326.
- Raya Rey, A., Pütz, K., Scioscia, G., Lüthi, B. (2012b). Sexual differences in the foraging behaviour of Magellanic Penguins related to stage of breeding. *Emu* **112**, 90–96.
- Raya Rey, A., Rosciano, N., Liljesthröm, M., Sáez Samaniego, R., Schiavini, A. (2014). Species-specific population trends detected for penguins, gulls and cormorants over 20 years in sub-Antarctic Fuegian Archipelago. *Polar Biology* **37**, 1343–1360.
- Raya Rey, A., Riccialdelli, L., Dellabianca, N., Harris, S., Scioscia, G., Paso Viola, N., Dodino, S., San Martin, A., Lois, N., Balza, U., Becker, Y., Torres, M. (2018). Why to protect to predators? The values of seabirds and marine mammals in the social-ecological seascape in the Beagle Channel. In ‘US-IALE’. (Chicago.)
- Riccialdelli, L., Newsome, S. D., Fogel, M. L., Fernández, D. A. (2017a). Trophic interactions and food web structure of a subantarctic marine food web in the Beagle Channel: Bahía Lapataia, Argentina. *Polar Biology* **40**, 807–821.
- Riccialdelli, L., Paso Viola, N., Panarello, H., Goodall, R. (2017b). Evaluating the isotopic niche of beaked whales from the southwestern south atlantic and southern oceans. *Marine Ecology Progress Series* **581**, 183–198.
- Riccialdelli, L., Iachetti, C., Becker, Y. A., Torres, M. A., Bruno, D. O., Alder, V., Fernández, D. A., Raya Rey, A. (2018). Variabilidad isotópica en ecosistemas marinos subantárticos, conexión desde el Canal Beagle al Área Marina Protegida Namuncurá-Banco Burdwood: su implicancia en estudios tróficos. En ‘X Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar/ XVIII Coloquio Nacional de Oceanografía’. (Eds A. Menoret y M.

Güller.) pp. 389. (Buenos Aires, Argentina.)

- Romero, M. C., Lovrich, G. A., Tapella, F. (2006). Seasonal changes in dry mass and energetic content of *Munida Subrugosa* (Crustacea: Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of Shellfish Research* **25**, 101–106.
- Ropert-Coudert, Y., Chiaradia, A., Ainley, D., Barbosa, A., Boersma, P. D., Brasso, R., Dewar, M., Ellenberg, U., y otros. (2019). Happy Feet in a Hostile World? The Future of Penguins Depends on Proactive Management of Current and Expected Threats. *Frontiers in Marine Science* **6**, 1–23.
- Rosciano, N. G., Polito, M. J., Raya Rey, A. (2016). Do penguins share? Evidence of foraging niche segregation between but not within two sympatric, central-place foragers. *Marine Ecology Progress Series* **548**, 249–262.
- Rosciano, N. G., Pütz, K., Polito, M. J., and Raya Rey, A. (2018). Foraging behaviour of Magellanic Penguins during the early chick-rearing period at Isla de los Estados, Argentina. *Ibis* **160**, 327–341.
- Rosciano, N. G., Polito, M. J., Raya Rey, A. (2019). What's for dinner mom? Selective provisioning in southern rockhopper penguins (*Eudyptes chrysocome*). *Polar Biology* **42**, 1529–1535.
- Saporiti, F., Bearhop, S., Vales, D. G., Silva, L., Zenteno, L., Tavares, M., Crespo, E. A., Cardona, L. (2015). Latitudinal changes in the structure of marine food webs in the Southwestern Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* **538**, 23–34.
- Schiavini, A., Yorio, P., Gandini, P. A., Raya Rey, A., Boersma, P. D. (2005). Los pingüinos de las costas argentinas: estado poblacional y conservación. *El Hornero* **20**, 5–23.

- Schreiber, E. A. (2001). Climate and weather effects on seabirds. En 'Biology of Marine Birds'. (Ed J. Burger.) pp. 179–207. (CRC Press: Boca Raton, FL.)
- Scioscia, G., Raya Rey, A., Saenz Samaniego, R. A., Florentín, O., Schiavini, A. (2014). Intra- and interannual variation in the diet of the Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) at Martillo Island, Beagle Channel. *Polar Biology* **37**, 1421–1433.
- Scolaro, J. A., Hall, M. A., Ximenez, I. M. (1983). The Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*): sexing adults by discriminant analysis of morphometric characters. *The Auk* **100**, 221–4.
- Scolaro, J. A., Wilson, R. P., Laurenti, S., Kierspel, M. A., Gallelli, H., Upton, J. A. (1999). Feeding preferences of the Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus* over its breeding range in Argentina. *Waterbirds* **22**, 104–10.
- Silva, L., Saporit, F., Vales, D., Tavares, M., Gandini, P., Crespo, E. A., Cardona, L. (2014). Differences in diet composition and foraging patterns between sexes of the Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) during the non-breeding period as revealed by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in feathers and bone. *Marine Biology* **161**, 1195–1206.
- Smith, J. A., Mazumder, D., Suthers, I. M., Taylor, M. D. (2013). To fit or not to fit: Evaluating stable isotope mixing models using simulated mixing polygons. *Methods in Ecology and Evolution* **4**, 612–618.
- Smith, K. L. J., Harbison, G. R., Rowe, G. T., Clifford, C. H. (1975). Respiration and Chemical Composition of *Pleuroncodes planipes* (Decapoda: Galatheidae): Energetic Significance in an Upwelling System. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **32**, 1607–1612.

- Stewart, F. M., Phillips, R. A., Catry, P., and Furness, R. W. (1997). Influence of species, age and diet on mercury concentrations in Shetland seabirds. *Marine Ecology Progress Series* **151**, 237–44.
- Stock, B. C., Jackson, A. L., Ward, E. J., Parnell, A. C., Phillips, D. L., and Semmens, B. X. (2018). Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ*.
- Stokes, D. L., and Boersma, P. D. (1998). Satellite tracking of Magellanic penguin migration. *Condor* **100**, 376–381.
- Swanson, H. K., Lysy, M., Power, M., Stasko, A. D., Johnson, J. D., Reist, J. D. (2015). A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology* **96**, 318–324.
- Tag Talk Software (2011). Tag Talk for Lotek Archival Tags, 1–29.
- Thiebot, J. B., Cherel, Y., Trathan, P. N., Bost, C. A. (2011). Inter-population segregation in the wintering areas of macaroni penguins. *Marine Ecology Progress Series* **421**, 279–290.
- Thompson, K. R. (1993). Variation in Magellanic Penguin *Spheniscus magellanicus* diet in the Falkland Islands. *Marine Ornithology* **21**, 57–67.
- Tieszen, L. L., Boutton, T. W., Tesdahl, K. G., Slade, N. A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* **57**, 32–37.
- Torniainen, J., Lensu, A., Vuorinen, P. J., Sonninen, E., Keinänen, M., Jones, R. I., Patterson, W. P., Kiljunen, M. (2017). Oxygen and carbon isoscapes for the baltic sea: testing their applicability in fish migration studies. *Ecology and Evolution* **7**, 2255–2267.

- UNEP, U. (2013). Global mercury assessment: sources, emissions, releases and environmental transport. Geneva, Switzerland.
- Velando, A., Freire, J. (1999). Intercolony and seasonal differences in the breeding diet of European shags on the Galician coast (NW Spain). *Marine Ecology Progress Series* **188**, 225–236.
- Wilson, R. P., Scolaro, J. A., Grémillet, D., Kierspel, M. A. M., Laurenti, S., Upton, J., Gallelli, H., Quintana, F., y otros. (2005). How do Magellanic Penguins cope with variability in their acces to prey? *Ecological Monographs* **75**, 379–401.
- Yamamoto, T., Yoda, K., Blanco, G. S., Quintana, F. (2019). The mystery of female-biased stranding in Magellanic penguins. *Current Biology*, 12–13.
- Yorio, P., Frere, E., Gandini, P., Conway, W. (1999). Status and conservation of seabirds breeding in Argentina. *Bird Conservation International* **9**, 299–314.
- Yorio, P.M., Gonzalez Zevallos, D.R., Gatto, A.J., Biagioni, O., Castillo, J.M., Relevance of forage fish in the diet of Magellanic penguins breeding in northern Patagonia, Argentina. *Marine Biology Research* **13**, 603-617.