

UCH-FC
MAG-B
N385
C. 1



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS



Aproximación isotópica a los hábitos alimentarios de poblaciones del pingüino Papúa (*Pygoscelis papua*) en el sector norte y sur de la península Antártica

Tesis entregada a la Universidad de Chile
en cumplimiento parcial de los requisitos
para optar al grado de

Magíster en Ciencias Biológicas

Pablo Andrés Negrete Espinosa

Octubre, 2015
Santiago – Chile

Director de Tesis: Pablo Sabat Kirkwood



INFORME DE APROBACIÓN TESIS DE MAGÍSTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por el candidato

PABLO ANDRÉS NEGRETE ESPINOSA

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 9 de Septiembre de 2015

Dr. Pablo Sabat Kirkwood
Director de Tesis

Firma manuscrita en tinta azul del Dr. Pablo Sabat Kirkwood, sobre una línea horizontal.

Comisión de Evaluación de la Tesis

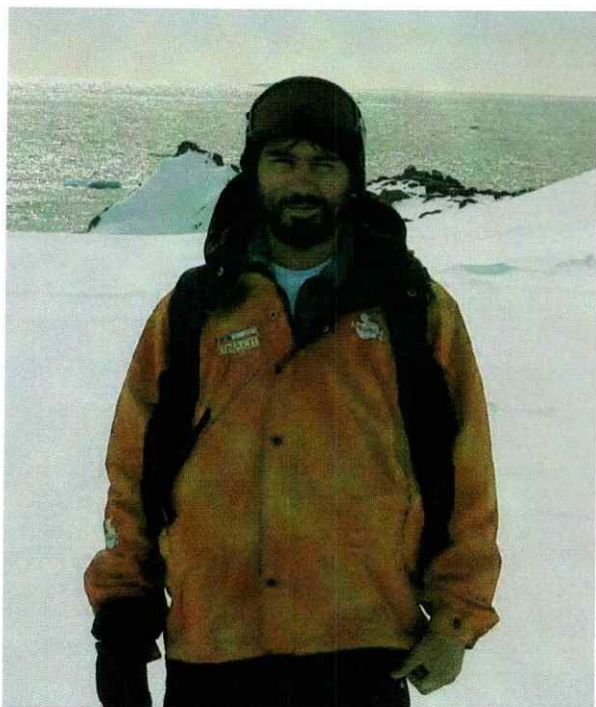
Dr. Ramiro Bustamante Araya
Presidente Comisión

Dr. Elie Poulin Ch.
Evaluador

Firma manuscrita en tinta azul del Dr. Ramiro Bustamante Araya, sobre una línea horizontal. A la derecha de la firma se encuentra un sello circular de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, con el texto "BIBLIOTECA CENTRAL" y "FACULTAD DE CIENCIAS UNIVERSIDAD DE CHILE".

*Cumplamos la tarea de vivir de tal modo
Que cuando fallezcamos
Hasta el de la funeraria lo sienta
(Lo seguimos intentando amigo)*

*A la querida memoria de
Agustín Cabrera Camacho,
Jonathan Salinas Castillo y
María Luz Fuentes Vila
Hoy y siempre en nuestros corazones.*



Pablo Andrés Negrete Espinosa nace el 9 de Junio de 1986, en la ciudad de Santiago. Su infancia se desarrolla en la compleja comuna de Renca donde se destaca por sus aptitudes científicas en el colegio San José, logrando años más tarde acceder al “Instituto Nacional José Miguel Carrera” en 1999. En este prestigioso establecimiento desarrollaría sus habilidades matemáticas y biológicas, siendo esta última, la herramienta que utilizaría para despertar su interés y motivación en el área de las ciencias biológicas en el área ambiental.

De esta forma, ingresa a la carrera de Biología Ambiental de la Universidad de Chile en el año 2005, donde en sus primeros años, el gusto por la temática ambiental y la integridad con la comunidad, lo lleva a apoyar un proyecto de elaboración de Biodiesel, el que si bien no fue exitoso le permite encontrar su real vocación en la solución de la problemática ambiental.

En su interés por contribuir a la búsqueda de soluciones de carácter ambiental, realiza uno de sus mayores proyectos en la temática de los efectos del cambio climático en la Antártica, que con el apoyo del Dr. Pablo Sabat logra ser exitoso, permitiendo la obtención del Título de Biólogo Ambiental. Así, ingresa en el laboratorio de Ecofisiología Animal, en el que permanece hasta nuestros días.

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, agradezco a mi Tutor, Dr. Pablo Sabat por haberme abierto las puertas al laboratorio y al mundo de la Ecofisiología en general. Por sus correcciones y tolerancia, por exigirme al máximo y estar siempre presente.

A los profesores de la comisión Dr. Ramiro Bustamante y Dr. Elie Poulin, por sus correcciones y contribuciones con este trabajo.

A la Dra. Karin Maldonado y al Mg. Gonzalo Barceló por su ayuda enorme con los análisis de isótopos en el programa R, y por su amistad, paciencia y compromiso.

A la Dra. Petra Quillfeldt por su apoyo científico y colaboración a lo largo de esta Tesis. A la Dra. Ronna McGill por el apoyo en el análisis de isótopos estables.

A todos en el Laboratorio de Ecofisiología, especialmente a Claudio Veloso, Andrés Sazo, Natalia Ramírez, Isaac Peña, Gabriela Píriz, y Sofía Léniz, por su siempre buena y oportuna disposición y momentos compartidos.

Agradezco a todos aquellos que de una u otra forma hicieron sentir su apoyo para que este estudio saliera adelante, especialmente a Rafael y Paulina, mis padres, por su sacrificio, cariño y confianza diaria, porque pese a todas las dificultades han logrado otorgar un apoyo incondicional en esta última etapa.

Esta Tesis de Magíster fue financiada gracias al FONDECYT N° 1120276

Índice de Contenidos

Índice de Tablas	vi
Índice de Figuras	vii
Lista de Abreviaturas	ix
Resumen	x
Introducción	1
<i>Ciclo de vida anual del pingüino Papúa</i>	9
<i>Hipótesis</i>	11
<i>Objetivos</i>	12
Métodos	13
<i>Área de estudio y colecta de muestras</i>	13
<i>Preparación de muestras y análisis de isótopos estables</i>	14
<i>Análisis de información</i>	15
<i>Consideraciones metodológicas</i>	16
Resultados	18
<i>Isótopos estables de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$</i>	18
<i>Periodo reproductivo</i>	24
<i>Modelo mixto: SIAR</i>	31
Discusión	34
<i>Estructura trófica y hábitos alimentarios</i>	34
<i>Composición de la dieta y nicho isotópico: Análisis Posteriores</i>	39
<i>Hábitats alimentarios en Isla Ardley para el periodo reproductivo</i>	42
<i>Interacción trófica kril Antártico-Pingüino Papúa</i>	46
Referencias	49

Índice de Tablas

- Tabla 1.** Composición isotópica (corregida por el factor de discriminación) de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en distintos tejidos de las poblaciones del pingüino Papúa, kril Antártico y el tiempo de acumulación de estos tejidos presentes en las localidades de la Región Septentrional de la Península Antártica (RSPA).....21
- Tabla 2.** Comparaciones intra-específicas del tamaño del nicho isotópico construido con los valores de las plumas de pingüinos de las localidades: Isla Ardley, Cabo Legoupil y Bahía Paraíso durante la temporada inter-reproductiva.....24
- Tabla 3.** Comparaciones intra-específicas del tamaño del nicho isotópico de las muestras de glóbulos rojos de pingüinos Papúa de la localidad de Isla Ardley. También se incluyen los valores de los pingüinos Adelia y Barbijo, muestreados en la temporada reproductiva 2009/10 y 2010/11.....26
- Tabla 4.** Tamaño del nicho isotópico de las muestras de plumas y glóbulos rojos de pingüinos Papúa de la localidad de Isla Ardley, muestreados en las temporadas 2009/10 y 2010/11.....27
- Tabla 5.** Porcentaje de las presas principales de la dieta de los pingüinos Papúa, de acuerdo al análisis en SIAR realizado con las proporciones de isótopos estables de carbono y nitrógeno de las plumas obtenidas en (a) las localidades de Isla Ardley, Cabo Legoupil y Bahía Paraíso; (b) Cabo Legoupil, diferenciadas intra-específicamente en grupo con valores isotópicos menor (1) y mayor (2)32
- Tabla 6.** Porcentaje de las presas principales de la dieta de los pingüinos *Pygoscélicos*, de acuerdo al análisis en SIAR realizado con las proporciones de isótopos estables de carbono y nitrógeno de las muestras de glóbulos rojos obtenidos en la localidad de Isla Ardley, para los pingüinos Papúa, Adelia y Barbijo, en las temporadas reproductivas 2009/10 y 2010/11.....33

Índice de Figuras

Figura 1. La Región septentrional de la Península Antártica (RSPA). Se destacan las localidades estudiadas en esta Tesis, de norte a sur: Isla Ardley, Cabo Legoupil y Bahía Paraíso.....	2
Figura 2. Pingüino Papúa (<i>Pygoscelis papua</i>). Sector de Isla Ardley.....	8
Figura 3. Ciclo de vida anual del pingüino Papúa (<i>Pygoscelis papua</i>).....	10
Figura 4. Proporción de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en plumas para la temporada 2010/11, de las distintas localidades estudiadas en la RSPA, Isla Ardley, Cabo Legoupil y Bahía Paraíso de las poblaciones de pingüinos Papúa. Se incluyen valores de la temporada 2009/10 de Isla Ardley y las firmas isotópicas de las presas.....	19
Figura 5. Proporción de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de plumas y glóbulos rojos de la población de pingüinos Papúa en la localidad de Isla Ardley.....	20
Figura 6. Elipses estándar y polígonos convexos mixtos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Phillips & Gregg, 2003) de las plumas de los individuos de pingüinos Papúa de las localidades en estudio.....	23
Figura 7. Elipses estándar y polígonos convexos mixtos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de plumas y glóbulos rojos de la población de pingüinos Papúa en la localidad de Isla Ardley.....	28
Figura 8. Elipses estándar y polígonos convexos mixtos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de glóbulos rojos de la población de pingüinos Papúa en la localidad de Isla Ardley.....	30

Figura 9. Esquema de la Región Septentrional de la Península Antártica con la Corriente Circumpolar Antártica (CCA).....40

Lista de Abreviaturas

RSPA: Región Septentrional de la Península Antártica.

AIE: Análisis de isótopos estables

SIAR: Análisis de isótopos estables en R. Derivado del inglés: Stable Isotope Analysis in R.

SIBER: Elipses bayesianas de isótopos estables. Derivado del inglés: Stable Isotope Bayesian Ellipses in R.

TA: Medida del Área Total. Del inglés: Total Area.

SEA: Área de Elipse estándar. Derivado del inglés: Standard Ellipse Area

SEA_c: Área de Elipse estándar corregida. Derivado del inglés: Corrected Standard Ellipse Area

SEA_B: Área de Elipse estándar bayesiana. Derivado del inglés: Bayesian Standard Ellipse Area

POM: Material orgánico particulado. Del inglés. Particular organic material.

CCA: Corriente circumpolar Antártica.

Resumen

Los ecosistemas Antárticos en el sector noroeste de la Península Antártica han sido dramáticamente afectados debido a la reducción prolongada del hielo marino y de la especie clave de este ecosistema, el Kril Antártico (*Euphausia superba*). En particular, los pingüinos *Pygoscélicos* (Orden *Spheniscidae*) han presentado modificaciones en sus hábitos alimentarios y distribución durante el periodo reproductivo en el verano austral. Análisis de isótopos estables (AIE) fueron utilizados en muestras de plumas referentes al periodo inter-reproductiva 2010, en tres poblaciones de pingüinos Papúa (*P. papua*), Isla Ardley (62°58'S), Cabo Legoupil (63°19'S) y Bahía Paraíso (64°48'), con el objetivo de estimar potenciales variaciones en los nichos isotópicos y composición de la dieta, dado los diferentes estados del hielo marino y kril Antártico en las zonas australes y septentrionales de la Península Antártica.

Los AIE del periodo inter-reproductivo fueron comparados con muestras de pluma y sangre de las especies congéneres, pingüino de Adelia (*P. adeliae*) y pingüino Barbijo (*P. antarctica*); y con muestras de sangre de los pingüino Papúa en las temporadas reproductivas 2009/10 y 2010/11, en la localidad de Isla Ardley. AIE fueron cuantificados en análisis posteriores, mediante modelos mixtos de estructura bayesiana (Análisis de isótopos estables en R (SIAR)) y comparados con valores isotópicos de los principales "ítems" presa.

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las plumas (Periodo inter-reproductivo) de pingüinos fueron significativamente inferiores en la localidad austral, y más similares a los valores

de kril Antártico que las plumas septentrionales. Efectivamente, análisis bayesianos (SIAR) demostraron variaciones en el consumo de kril Antártico entre localidades inter-reproductivas estudiadas con mayor consumo en la localidad austral Bahía Paraíso, pero con la población de Isla Ardley que presentó una alta inclusión de kril difiriendo de lo esperado para esta zona boreal, en la que se esperaba una mayor inclusión en la dieta de aquellas presas secundarias como si fue observado en Cabo Legoupil. Por otra parte, las muestras de sangre en Isla Ardley, presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ mayores que en las localidades restantes, pero ocuparon un menor espacio de nicho isotópico. Se estima que valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ del pingüino Papúa coinciden con una actividad de forrajeo más al interior de la Bahía que en el pingüino Barbijo y de una mayor tamaño del nicho trófico que el pingüino de Adélia durante el periodo reproductivo.

Este estudio sugiere que las variaciones ambientales y climáticas habrían modificado los hábitos alimentarios de los pingüinos *Pygoscélicos* en las localidades más septentrionales de la Península Antártica, resultando en nuevos comportamientos de forrajeo en el periodo de migración inter-reproductiva y alterando el consumo de presas secundarias. Los hábitos alimentarios en el periodo reproductivo están probablemente limitados por la fidelidad de las aves a su colonia de reproducción, pudiendo ser impactada por una potencial exclusión competitiva ejercida por el pingüino Papúa. Sin embargo, se estima que la geografía y características propias de cada localidad podrían afectar también los valores isotópicos de los consumidores y por ende evidenciar variaciones en los hábitos alimentarios de los *Pygoscélicos*.

Introducción

Durante las últimas décadas han ocurrido variaciones climáticas drásticas, alterando el ecosistema de la región septentrional de la Península Antártica (RSPA, Smith et al. 1999, McClintock et al. 2008). En particular, las tendencias climáticas de calentamiento y de pérdida de la masa de hielo han generado una reducción del tamaño poblacional de algunos componentes importantes del plancton, tales como el kril Antártico (*Euphausia superba*, Atkinson et al. 2004, Huang et al. 2011, Yoshitomi & Nagano 2012), especie clave de los ecosistemas del Océano Austral (Knox 1984) e ítem fundamental presente en la dieta de mamíferos y aves marinas (Quillfeldt 2001). Efectivamente, se ha reportado que los stocks de kril Antártico han declinado desde la década de los 1970's en la RSPA (Atkinson et al. 2004), lo que se relacionaría con una reducción de la cubierta de hielo marino de invierno (Frazer 1996, Smetacek 2008). Se ha estimado que los efectos sobre esta especie (e.g., disminución de los tamaños poblacionales, reducción del tamaño reproductivo, entre otros) podría afectar a su vez a aquellos organismos que se especializan en el consumo del crustáceo (McClintock et al. 2008). En este sentido, se ha planteado que variaciones en la producción anual y en el éxito de reclutamiento de kril Antártico podría impactar a múltiples niveles en el ecosistema (Quetin et al. 2007). Esto último podría haber generado distintas respuestas en las poblaciones de aves marinas, especialmente en la de aquellos pingüinos con distribución circumpolar (Carlini et al. 2009) y en aquellos de mayor dependencia del crustáceo. Entre ellos, los pingüinos del género *Pygoscelis* (en adelante pingüinos *Pygoscélicos*), se encuentran entre las especies que presentan el mayor consumo de kril Antártico, especialmente en regiones

del norte de la península Antártica (Volkman et al. 1980), siendo uno de los géneros de pingüinos más amenazadas por la reducción del kril.

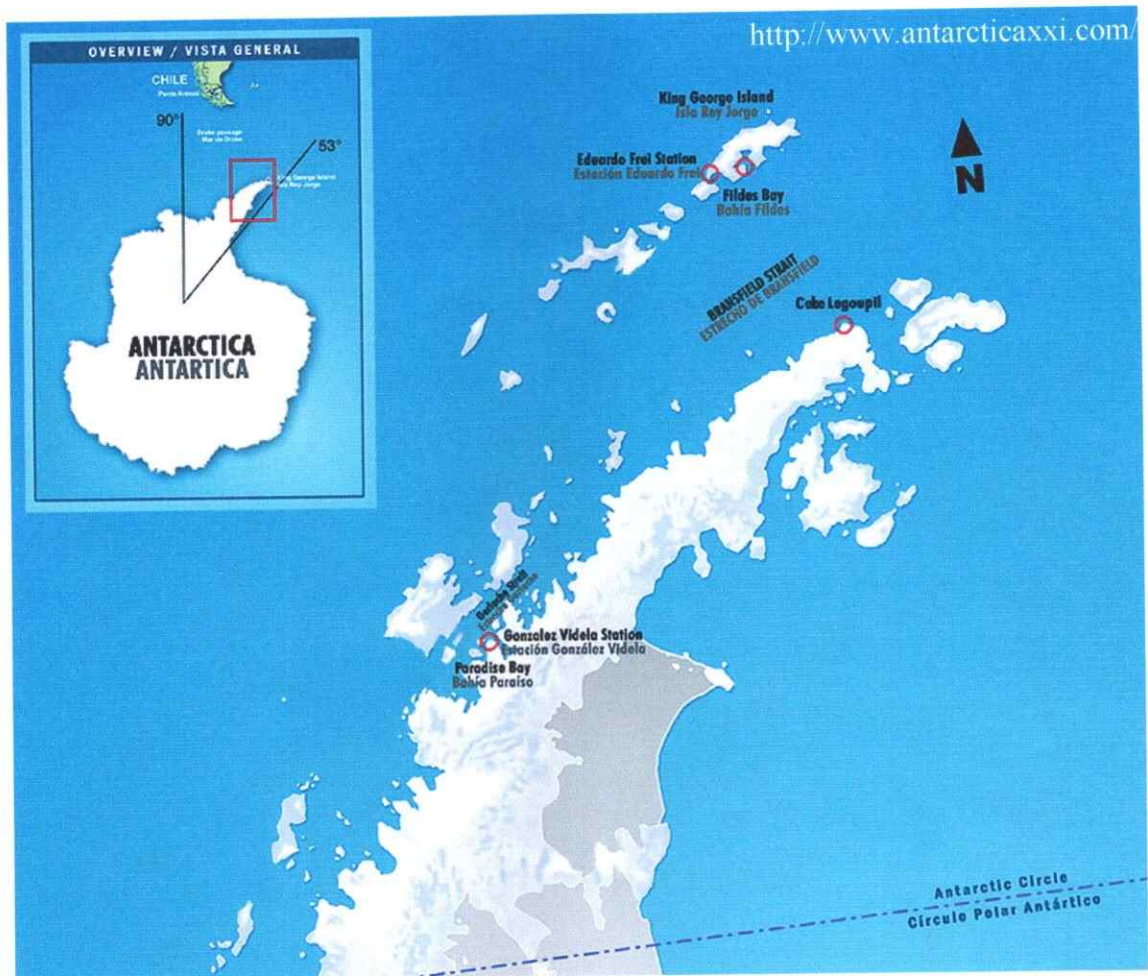


Figura 1: Vista general de la Región septentrional de la Península Antártica (RSPA). Se destacan las localidades en estudio, de norte a sur: Isla Ardley (Base Eduardo Frei Montalva), Cabo Legoupil (Base General Bernardo O'Higgins) y Bahía Paraíso (junto a la Base Gabriel González Videla).

Los pingüinos *Pygoscelidos* habitan simpátricamente en la región boreal de la Península Antártica, en este lugar su dieta es básicamente kril Antártico, pero ésta puede ser complementada con peces, anfipodos, calamares y otros crustáceos (Rombolá et al. 2003, Polito et al. 2011). Este grupo tiene la capacidad de extender su rango de forrajeo en pocos kilómetros (16 km. en pingüinos Papúa (Quillfeldt et al. 2005)) y pueden sumergirse hasta los 100 m bajo el mar, no obstante estos usan principalmente los primeros 20 o 30 m para su alimentación (Wilson et al. 1993, Bengston et al. 1993). La dieta de estos pingüinos varía de acuerdo a la especie, clima (principalmente la relación entre temperaturas invernales y la extensión y duración del hielo marino) y la disponibilidad de recursos tróficos.

El pingüino Papúa (*Pygoscelis papua*, Fig. 2) es una especie de mar abierto durante su migración invernal (Ainley et al. 1994, McClintock et al. 2008). Se distribuye a lo largo del Arco de Mar Scotia, desde los 50°S, hasta el norte de la península Antártica, siendo reciente en el sector centro-austral de la Península (Región de Palmer, 64° S; Woehler & Croxall 1997, Smith et al. 1999, McClintock et al. 2008). Su dieta está basada en kril Antártico, pero (y a diferencia del pingüino de Adelia, *P. adeliae*) en años de baja disponibilidad del crustáceo pueden complementar ésta, con peces y calamares (Berón et al. 2002, Rombolá et al. 2003). Más aún, el pingüino Papúa tiene en general una distribución más septentrional, relacionada a la necesidad de evitar la barrera de hielo austral, característico de las especies “sub-Antárticas” (de clima y distribución sub-polar. McClintock et al. 2008).

No obstante, existe numerosa evidencia que sugiere que en las últimas décadas, estas especies han presentado cambios en el tipo de dieta, áreas de forrajeo y

reproducción, además de registrarse variaciones poblacionales en ellas (Woehler & Croxall 1997); con una tendencia de incremento en la población de los pingüinos Papúa al sur de la región, y a su vez con una posible expansión en sus límites australes de distribución, registrándose zonas de reproducción al suroeste de la Península Antártica (Emslie et al. 1998. McClintock et al. 2008).

Se ha descrito que una gran cantidad de organismos invertebrados, entre ellos el kril Antártico, se concentran bajo el hielo marino alimentados por corrientes submarinas, generando condiciones ventajosas a los depredadores antárticos de esta zona (Mcclintock et al. 2008). Ante la reducción del hielo marino, estos recursos se dispersan afectando el forrajeo de estas especies e inclusive a organismos de niveles tróficos superiores, destacándose el consumo de especies oportunistas de mar abierto, tal como el pingüino Papúa (Mcclintock et al. 2008). Por ello, se ha sugerido que el incremento poblacional del pingüino Papúa, podría ser atribuido al fenómeno inusual de aumento en las temperaturas oceánicas y atmosféricas, considerando que el pingüino Papúa ha sido relacionado históricamente como la especie de distribución más lejana al polo y (por ende) de un hábitat más cálido dentro de los *Pygoscelidos*. Más aún, ante las reducciones poblacionales de los congéneres del pingüino Papúa, el pingüino de Adélia y Barbijo (*P. antarctica*) (Wilson et al. 2001, Kato & Ropert-Coudert. 2006), se estima que el posible desplazamiento del pingüino Papúa hacia el sur esté relacionado tanto como al descenso poblacional del kril, como al posible desplazamiento por competencia de éste pingüino en la RSPA. De esta manera, un estudio comparativo de los hábitos alimenticios de las poblaciones del pingüino Papúa a lo largo de la Península Antártica permitiría contribuir al entendimiento de los efectos de las variaciones ecológicas y climáticas en la región,

especialmente en aquellas que han sido aparentemente beneficiadas por la tendencia del deshielo marino en la región.

La dieta de los pingüinos ha sido esencialmente estudiada en verano durante el periodo reproductivo, siendo considerablemente desconocida la conducta de forrajeo durante el periodo migratorio, cuando los pingüinos se trasladan hacia el océano (Berón et al. 2002), debido principalmente a las dificultades de muestreo durante este periodo (Quillfeldt et al. 2005, Smetacek 2008). Herramientas geoquímicas, tales como el análisis de isótopos estables, han sido aplicados en estudios de ecología trófica (Sabat & Martínez del Río 2002, Martínez del Río et al. 2009b), debido a su bajo costo (Squeo & Ehleringer 2004), permitiendo caracterizar niveles tróficos y estimar composición dietaria (Hobson & Clark 1992, Sabat & Martínez del Río 2002, Inger & Bearhop 2008).

El análisis de isótopos de carbono y nitrógeno ha sido usado para rastrear la dieta de aves marinas (Hobson & Clark 1992) utilizando muestras de plumas o sangre de los individuos, lo que disminuye la invasividad (Thomson & Furness 1995). Asimismo, los análisis de componentes sanguíneos, los cuales tienen una alta tasa de recambio, nos permiten obtener la información de la dieta de las semanas anteriores al muestreo (Inger & Bearhop 2008). En contraste, el análisis isotópico de los tejidos metabólicamente inertes, tales como plumas, los cuales son sintetizados en un discreto periodo de tiempo, mantienen la información isotópica de los recursos incorporados en este periodo (e.g., en el periodo de muda; Martínez del Río et al. 2009b). En particular, el análisis de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ puede ser utilizado como una herramienta para analizar la proporción de presas marinas y terrestres, o como en este estudio, el origen de las distintas fuentes alimentarias (costeras vs. aquellas alejadas de la costa; Harrigan et al. 1989, Corbisier et

al. 2004), dado que existe un rango de valores de $\delta^{13}\text{C}$ en organismos fotosintéticos, donde el fitoplancton marino tiene un menor contenido de ^{13}C que la vegetación costera. Además, las diferencias geográficas en los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ de los productores primarios en el Océano austral (Quillfeldt et al. 2010) pueden también ser utilizadas para diferenciar el nicho bioclimático (Martínez del Río et al. 2009a), especialmente para distinguir animales que forrajean hacia el polo de aquellos que lo hacen hacia aguas más templadas (Quillfeldt et al. 2005). Por otra parte, la composición de $\delta^{15}\text{N}$ se incrementa en 3.4‰ por cada nivel trófico en promedio en los tejidos de los consumidores, (Quillfeldt et al. 2005; Vander Zanden et al. 1997), lo que permite la estimación de la posición trófica relativa de las de aves marinas.

En la última década, un número creciente de modelos analíticos han sido desarrollados para mejorar la comprensión de problemas ecológicos a través del uso de isótopos estables. Estas nuevas perspectivas analíticas se han enfocado principalmente en el estudio de la composición de la dieta y componentes del nicho ecológico, evolucionando inicialmente desde modelos algebraicamente lineales (Phillips and Gregg 2003); de fuentes múltiples (Phillips et al. 2005) y modelos mixtos de estructura bayesiana (Parnell 2010). Estos últimos incorporan los valores isotópicos del modelo de estudio, las concentraciones elementales y factores de discriminación en el modelo, además de las incertezas involucradas en estos valores, siendo de esta manera, visiblemente más robusto para cuantificar las preferencias alimentarias y para explorar las relaciones tróficas en la comunidad (Inger and Bearhop 2008; Moore and Semmens 2008; Parnell et al. 2008).

Paralelamente, en el último tiempo ecólogos han incorporado algunos aspectos del concepto de “nicho ecológico” de Hutchinson (Hutchinson 1957, 1978), lo que ha llevado al desarrollo del concepto de “nicho isotópico” (Bearhop et al. 2004, Newsome et al. 2007, 2012). El nicho isotópico provee información de los componentes ambientales (*scenopoéticos*), a través del análisis de isótopos que estiman diferencias entre distintas localidades (e.g. $\delta^{13}\text{C}$), y aspectos bionómicos, como análisis que estiman diferencias entre distintos niveles tróficos y depredadores y presas (e.g. $\delta^{15}\text{N}$) del nicho en el espacio isotópico (“ δ ”), definido por la estructura multidimensional, construida en el plano cartesiano de valores isotópicos, tales como carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) (Martínez del Río 2009b, Jackson & Inger 2011, Newsome et al. 2012). Además, se han propuesto una serie de “métricas espaciales” que permiten medir la estructura del nicho isotópico, las cuales han conformado un set de herramientas intuitivas para la evaluación de la variación dietaria, la estructura trófica, y el uso del hábitat no solo a nivel individual, sino que también en escala poblacional (Layman et al. 2007). Dichas métricas han sido perfeccionadas a través del enfoque bayesiano (SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R); Jackson et al. 2011) permitiendo realizar comparaciones entre poblaciones de localidades distintas. Los modelos mixtos de estructura bayesiana han probado ser particularmente útiles para cuantificar tanto la importancia trófica relativa de diferentes fuentes de alimento en la dieta de consumidores (SIAR, Parnell et al. 2010), como para estimar aspectos del nicho trófico, tales como la amplitud, robustez, entre otros (SIBER).

En el presente estudio se han evaluado los patrones de forrajeo de tres poblaciones de pingüinos Papúa (*Pygoscelis papua*) a lo largo de la Región septentrional de la Península Antártica, en respuesta a los efectos de las variaciones actuales en el ecosistema, mediante el uso del enfoque bayesiano sobre el análisis de isótopos estables en tejidos de pingüinos antárticos.

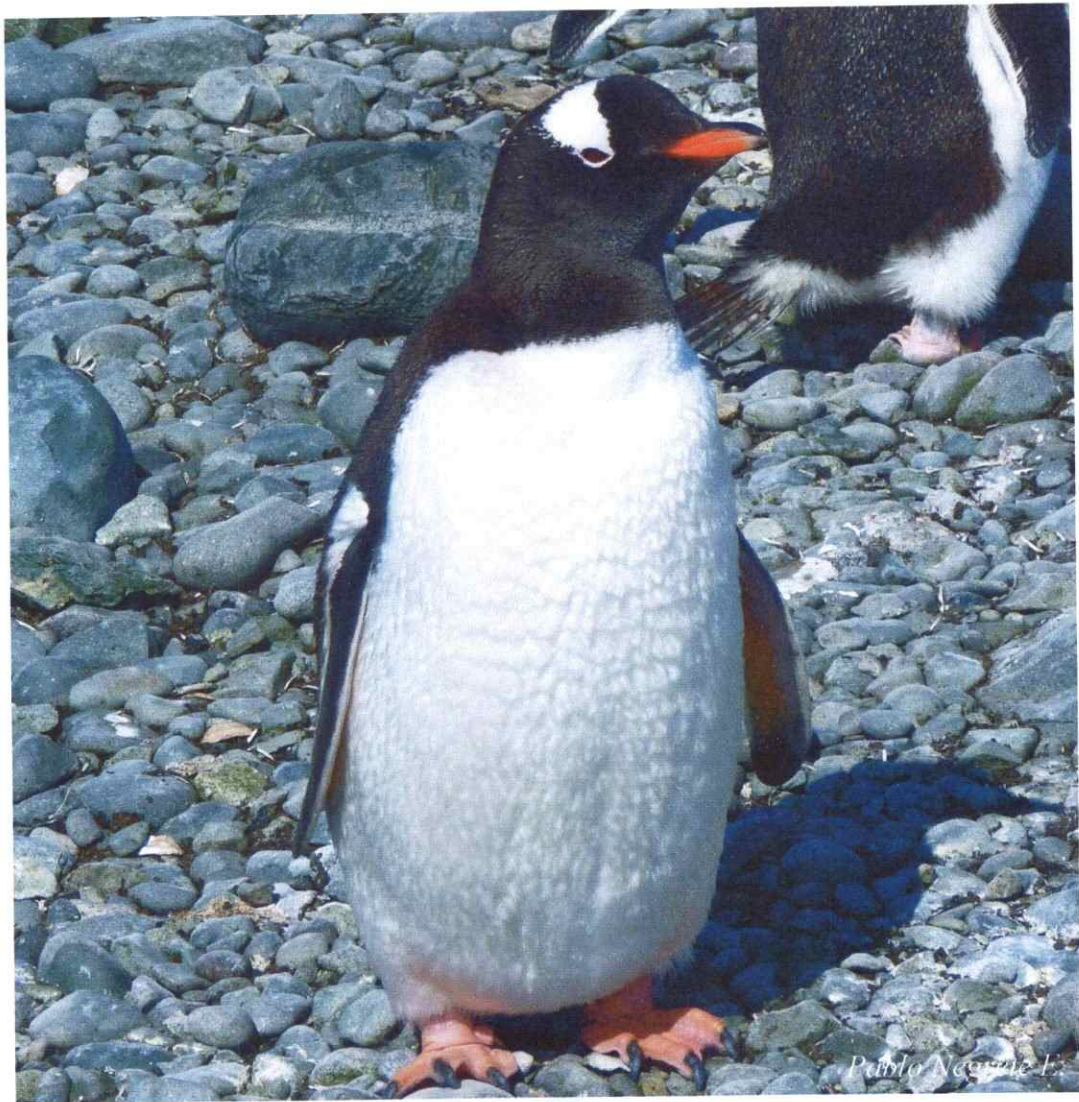


Figura 1: Pingüino Papúa (*Pygoscelis papua*). Localidad septentrional de Isla Ardley.

Ciclo de vida anual del pingüino Papúa

El ciclo de vida anual del pingüino Papúa se encuentra diferenciado en periodo reproductivo, periodo netamente de vida terrestre, y el periodo inter-reproductivo, que para efectos de este estudio consideraremos como el intervalo de tiempo en que los pingüinos se desplazan hacia el Océano Austral (Fig. 3). El período inter-reproductivo comienza en el otoño austral (desde mediados de Marzo a fines de Abril), dependiendo del periodo previo de muda y condiciones climáticas (Ainley 2002), y se extiende durante 6 - 8 meses, en que los pingüinos migran unos pocos cientos de Km. en el océano (<250 Km. Polito et al. 2011), evitando los meses de bajas temperaturas invernales. Por otra parte, el periodo reproductivo, consta de tres etapas, comenzando con la llegada de los pingüinos desde el mar (comienzos y mediados de Noviembre) a las colonias reproductivas. Posteriormente, éste puede ser dividido en dos etapas más, la etapa de incubación (Diciembre) y el periodo de crías de los polluelos (Enero a mediados de Marzo). Los polluelos abandonan el nido a principios-mediados de Marzo, mientras que al final del periodo de cría, los pingüinos adultos se alimentan mar adentro (Febrero tardío/ inicios de Marzo a mediados de Abril) para incrementar sus reservas corporales para el periodo de muda, que en algunos casos se realiza en islotes o plataformas de hielo, ya fuera de la región de la colonia, durante 3-4 semanas en las que cambian el set completo de plumas antes de retornar al mar para el periodo inter-reproductivo (Polito et al. 2011a). Cabe destacar que el periodo reproductivo del pingüino Papúa comienza a realizarse un mes después del pingüino de Adélie y se realiza (aproximadamente) en simpatria con el pingüino Barbijo (INACH 2009).

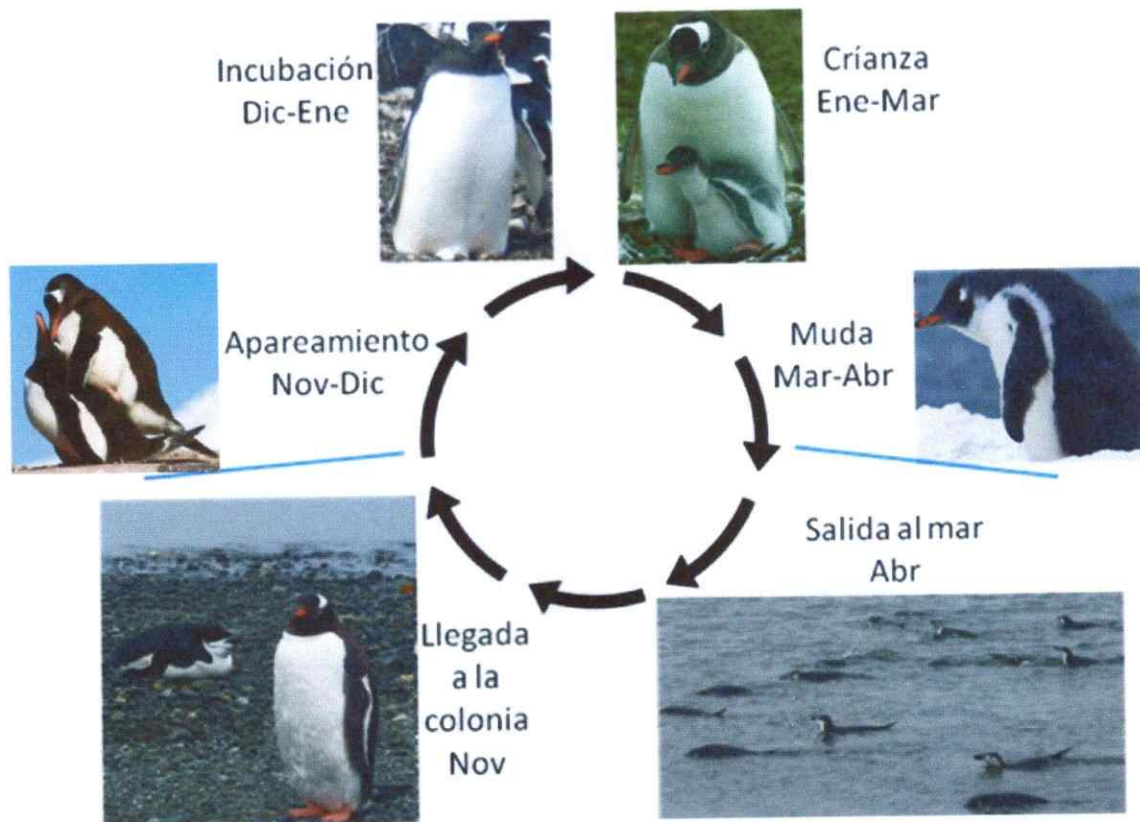


Figura 3. Ciclo de vida anual del pingüino Papúa (*Pygoscelis papua*)

Hipótesis

La drástica disminución actual en el hielo marino (esencial para la reproducción y supervivencia del kril) y en la abundancia del kril Antártico en el sector septentrional a la Península Antártica, limita la incorporación de este crustáceo a la dieta de los pingüinos Papúa (*Pygoscelis papua*), modificando los hábitos alimentarios de las poblaciones de este sector. Paralelamente se mantiene o aumenta el consumo del kril Antártico en la zona más austral de la Península Antártica, por lo que se estima una diferencia en el consumo del crustáceo en estas zonas de la RSPA.

A su vez postulamos que los individuos que pertenezcan a aquellas regiones más afectadas por el calentamiento de la región e.g., zonas de menor latitud en la Península Antártica (entre los 62°13' S y 63°19' S), presentarán menor consumo de kril Antártico y en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ que aquellas regiones del sur de la RSPA. Lo anterior, generaría una variación en los sectores septentrional y austral de la RSPA en las proporciones de isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$), debido a i) el uso de presas que presenten mayor abundancia tales como peces, anfípodos, otros crustáceos y calamares; y/o ii) movimientos hacia otras áreas de forrajeo, observado en variaciones de la composición de la dieta y el nicho isotópico (McClintock et al. 2008).

Finalmente, los pingüinos *Pygoscelidos* presentarían una mayor flexibilidad en su dieta en aquella región más templada, ante la disminución de los recursos lo que se traduciría en mayor cantidad de presas secundarias observadas tanto en especies especialistas de kril como *Pygoscelis adeliae* y en la más omnívora como *Pygoscelis papua*.

Objetivo General:

Estudiar los efectos de la declinación del kril Antártico y variaciones climáticas al norte de la península Antártica, sobre los hábitos alimentarios de poblaciones del pingüino Papúa localizadas en sectores al norte y al sur de la Península Antártica que presenten diferencias de concentración del hielo marino y kril Antártico invernal en la RSPA.

Objetivos Específicos:

- Evaluar las variaciones en la composición isotópica frente en las poblaciones del pingüino Papúa (*Pygoscelis papua*) del norte y sur de la Península Antártica.
- Evaluar las variaciones en la composición de la dieta y del tamaño del nicho isotópico en las poblaciones del pingüino Papúa del norte y sur de la Península Antártica, afectadas por la declinación del hielo marino y kril Antártico.
- Evaluar las diferencias en la respuesta a la declinación de kril Antártico y hielo marino en el gradiente longitudinal, en las dietas de dos modelos de aves: un generalista omnívoro y un especialista en kril Antártico, en el sector de Isla Ardley.

Métodos

Área de estudio y colecta de muestras

Muestras de plumas, sangre y contenidos estomacales de pingüinos *Pygoscelidos* fueron colectadas durante las temporadas reproductivas de 2009/2010 y 2010/2011 correspondientes al verano austral, en las localidades: i) Isla Ardley (62°13'; 58°54'. SO Isla Rey Jorge), Islas Shetland del Sur, dentro de la Zona Antártica Especialmente Protegida No. 150; ii) Cabo Legoupil (63°19'; 57°53'. Base O'Higgins) y iii) Bahía Paraíso (64°49', 62°52'. Base Gabriel González Videla. (Fig. 1)). Muestras de sangre fueron tomadas de los individuos adultos (véase Tabla 1) durante Octubre-Enero, en el periodo de incubación y periodo temprano de crianza de los polluelos. Las muestras de sangre tienen una tasa de recambio de aproximadamente 2 semanas (Hobson & Clark 1992), por lo tanto los tejidos de sangre representan la dieta asimilada cercana a la época de muestreo (Octubre -Enero). Las muestras de plumas de los pingüinos Papúa y también de Adelia y Barbijo fueron colectadas en la época reproductiva entre Octubre y Febrero, cuando los pingüinos regresan a la colonia desde el mar. Esto es antes del periodo de muda de los pingüinos, lo cual ocurre entre el verano tardío y el Otoño temprano (Enero - Marzo). Las plumas negras fueron seleccionadas de la parte dorsal superior de los pingüinos, para representar la dieta asimilada durante la última parte de su periodo previo de muda. Además, dos muestras de grupos de kril antártico fueron obtenidas como contenido estomacal de pingüino Papúa. Los valores isotópicos de otras presas ítems (Peces, anfipodos y calamares) fueron obtenidos de la literatura (Véase análisis de la información).



Preparación de muestras y análisis de isótopos estables

Los análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno fueron realizados en muestras de tejidos, pesadas (0.65-0.7 mg) en pocillos de estaño. Las muestras de plumas fueron limpiadas con éter de petróleo. Estudios han demostrado que los valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ no varían cuando las plumas son limpiadas (Quillfeldt et al. 2010), respaldando la noción de que las proporciones de isótopos estables son bastante robustas ante una contaminación menor. Una única pluma por muestra, libre de contaminación aparente, fue cortada en pequeños fragmentos (0.5mm) usando tijeras de acero inoxidable. Los análisis de isótopos de carbono y nitrógeno se llevaron a cabo midiendo simultáneamente por flujos continuos de radio isotópico con espectrometría de masas (CF-IRMS) usando un Analizador Elemental Costech (EA) unido a un Espectrómetro de masas Thermo Finnigan Delta Plus XP. La proporción de isótopos estables fueron expresados en notación δ como desviaciones de partes por miles (‰) de los estándares internacionales V-Pee dee belemnites (carbono) y AIR (nitrógeno), de acuerdo a la ecuación:

$$\delta X = \left[\left(\frac{R_{\text{sample}}}{R_{\text{standard}}} \right) - 1 \right] \times 1000$$

Donde X es ^{15}N o ^{13}C y R es la proporción correspondiente de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ o $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$. Basado en estándares internacionales (triptófano, véase Quillfeldt et al. 2010), la precisión analítica (± 1 SD) fue estimada como $\pm 0.18\text{‰}$ y $\pm 0.17\text{‰}$ para $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, respectivamente.

Análisis de la Información

Los valores isotópicos de aves de distinta localidad, especie y año fueron analizados mediante un análisis de varianza multivariado (MANOVA). De manera previa se realizó un test de Shapiro-Wilk para probar su normalidad y el test *a posteriori* de comparación múltiple de Tukey HSD fue usado para estimar diferencias entre los promedios. La significancia fue asumida al $p < 0.05$. Estos análisis fueron realizados con el programa Statistica 7.0.

La información del análisis de isótopos estables, para el caso particular de las muestras de las poblaciones de pingüino Papúa de la localidad de Isla Ardley, fueron analizadas entre las temporadas 2009/2010 y 2010/2011, con el objetivo de verificar si existió variación interanual.

Con objeto de ajustar las diferencias de enriquecimiento trófico entre sangre y plumas, se utilizó un factor de discriminación para hacer comparable los valores isotópicos (Fry & Sher 1984, Peterson & Fry 1987, Kelly 2000). En la literatura se ha reportado factores de discriminación para el pingüino Papúa: 0.71‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y 3.95‰ para $\delta^{15}\text{N}$ correspondiente a las plumas de los pingüinos, y 0.02‰ para $\delta^{13}\text{C}$ y 2.72‰ para $\delta^{15}\text{N}$ respecto a las muestras de sangre (basado principalmente en los factores de discriminación descritos por Cherel et al. 2005). La composición de dieta resultante fue analizada de acuerdo al método de SIBER (Stable isotope Bayesian Ellipses in R. Jackson et al. 2011), usando los valores obtenidos para cada temporada corregido con el factor de discriminación (Bond & Jones 2009).

La estimación de la composición de la dieta y el nicho isotópico fueron determinados a través de un enfoque Bayesiano en SIAR (Stable isotope analysis in R. Parnell et al.

2008), el cual incluye los factores de discriminación y la incerteza de los valores isotópicos en el modelo. La composición de la dieta fue estimada en SIAR comparando los valores isotópicos de los pingüinos *Pygoscelidos* con las firmas isotópicas de las presas tipo, Anfípodos, Peces (Principalmente. *Nototénidos*), Calamares y el kril Antártico obtenido de regurgitado de pingüino Papúa de la Isla Ardley (Véase Tabla 1). Se consideró solamente la información proveniente del sector septentrional de la Península Antártica y alrededores, reportados por Nyssen et al (2005); Quillfeldt et al. (2008); Polito et al. (2011b) y este estudio.

Para comparar las medidas de la estructura del nicho de las especies, las áreas de las elipses estándares (SEAc and SEAB) de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ fueron calculados usando SIBER. Una serie de análisis *post hoc* para SEAB fueron aplicados para probar las diferencias significativas en el tamaño de las elipses bayesianas, calculando sobre 10,000 iteraciones bayesianas en R, la proporción de elipses de la “localidad a” que fuesen más pequeñas que aquellas de la “localidad b” para cada especie en estudio. Un análisis de la varianza (ANOVA) también fue aplicado sobre estas 10,000 iteraciones, de acuerdo a lo descrito por Bond et al. (2014), para los resultados de SEAB (ver consideraciones metodológicas). La significancia fue asumida a un $p < 0.05$.

Consideraciones metodológicas

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ pueden variar con respecto a los agentes de limpieza, tejidos y región. Sin embargo, (1) solamente seleccionamos plumas libres de contaminación en terreno, evitando de esta forma el uso intensivo del agente químico, (2) los

correspondientes datos obtenidos de las muestras de plumas y sangres fueron normalizados usando factores de enriquecimiento trófico específicos para cada tejido.

Se consideraron valores isotópicos de muestras de plumas y sangre de los pingüinos Adelia y Barbijo de las temporadas reproductivas 2009/10 y de muestras de sangre del pingüino Papúa de la misma temporada, del sector de Isla Ardley, obtenidas de la literatura (estudios previos) para realizar análisis comparativos referente a los hábitos alimentarios en este sector.

El ANOVA realizado sobre las 10,000 iteraciones bayesianas arrojó diferencias significativas para cada grupo estudiado (por localidad; plumas vs sangre; y relaciones intra-específicas), mientras que el cálculo de la proporción de elipses que son menores en uno de los grupos estudiados (véase Análisis de la información), fue más restrictivo, por lo que solamente se utilizó este método para cuantificar diferencias en el tamaño del nicho isotópico en la sección de Resultados. Por último, los análisis de SIBER sobre las muestras de sangre se realizaron inicialmente segregados por temporada anual (i.e. 2009/10 y 2010/11. Tabla 4). No obstante, debido a que los resultados fueron coincidentes en cuanto al nicho isotópico y a que expresan similitudes, los resultados fueron unificados en su gráfica (Figura 7). Resultados uni-variados del nicho isotópico se observan en la Tabla 4.

Resultados

Isótopos estables de carbono y nitrógeno

Los valores de isótopos estables de las plumas de la población de la localidad de Isla Ardley (única con muestras de 2 temporadas distintas), no presentaron una diferencia inter-anual significativa en $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Fig. 5). Se observó una diferencia menor en el espacio isotópico, con un sobreposición de las temporadas 2009/10 y 2010/11 (MANOVA, Wilk's Lambda 0,6940; $F_{2,22}=4,85$; $p=,0179$), mientras que el análisis univariado no arrojó diferencias significativas para el $\delta^{15}\text{N}$, (t-test; $t=0,31$, $p=0,759$) pero si una mínima diferencia para el $\delta^{13}\text{C}$ (Pingüino Papúa $\delta^{13}\text{C}$: 2009/10: $-25,32 \pm 0,44\%$, 2010/11: $-24,92 \pm 0,11\%$, $t= -2,82$, d.f.=23, $p= 0,01$). Por esta razón los valores de los pingüinos de Isla Ardley fueron realizados agrupando las temporadas en los análisis posteriores (Fig. 4 y 5).

De esta forma, las poblaciones de pingüinos Papúa fueron segregados por localidad en sus valores de firma isotópica promedio (Tabla 1, Fig. 4; MANOVA, Wilk's Lambda 0,5471; $F_{4,122}=10,732$, diferencias significativas entre las poblaciones de pingüinos Papúa de las localidades de Isla Ardley, Cabo Legoupil y Bahía Paraíso; $p<0,001$). Los análisis uni-variados por localidad revelaron que los pingüinos del sector septentrional de la Península Antártica, en Cabo Legoupil, presentaron valores más enriquecidos en $\delta^{13}\text{C}$ en comparación a aquellos de las localidades australes de Bahía Paraíso y de la población localizada en el archipiélago Shetland del Sur en la Isla Ardley (Test de Tukey; d.f.=62, $p< 0,001$ para ambos pares. Tabla 2). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ no presentaron diferencias significativas entre las poblaciones de Isla Ardley y Bahía

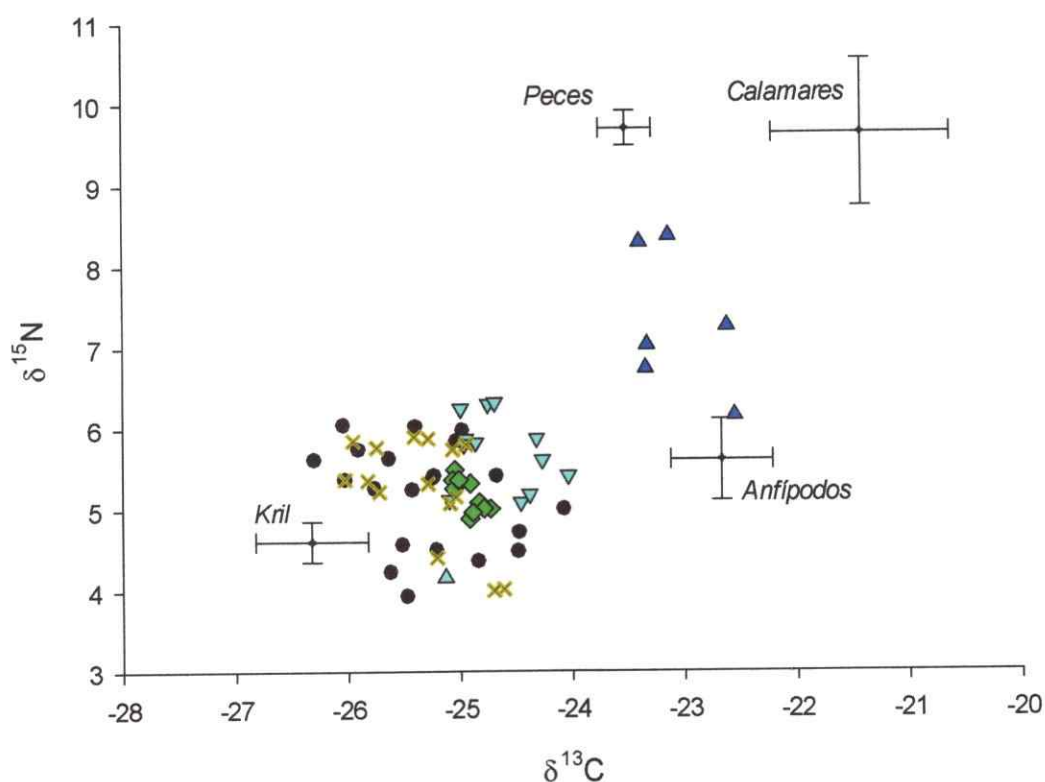


Figura 4: Proporción de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en plumas para la temporada 2010/11, de las distintas localidades estudiadas en la Península Antártica, Isla Ardley (Rombos verdes), Cabo Legoupil (Triángulos*) y Bahía Paraíso (Círculos negros) de las poblaciones de pingüinos Papúa. Se incluyen los valores isotópicos de la temporada 2009/10 de Isla Ardley (Cruces café claro) y las firmas isotópicas de las presas en análisis (cruces; promedio \pm SD). *Kril*. Kril Antártico; *Anfipodos*. Anfipodos; *Calamar*. Tejido de *Themisto* spp.; y *Peces*. Peces (principalmente peces *Notothenidos*).

* Cabo Legoupil diferenciada en dos grupos mayor nivel isotópico (triángulos azules), y menor nivel isotópico (triángulos invertidos celestes). Además un individuo de esta población no se asignó a ninguno de estos grupos estadísticamente (triángulo calipso).

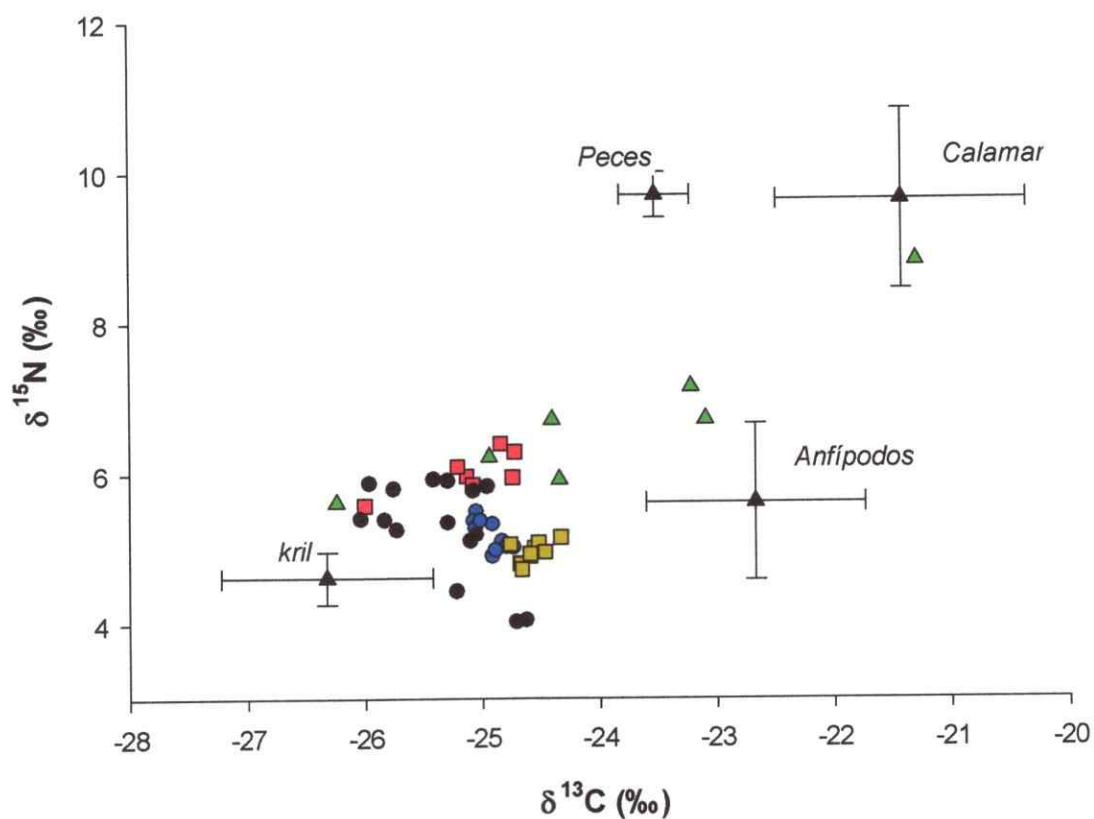


Figura 5: Proporción de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de plumas y glóbulos rojos de la población de pingüinos Papúa en la localidad de Isla Ardley: Muestras de plumas 1982-1984 (Triángulos verdes), plumas 2009/10 (Círculos oscuros), plumas 2010/11 (Círculos azules), muestras de glóbulos rojos 2009/10 (cuadros rojos) y glóbulos rojos 2010/11 (cuadros café claro). Se incluyen las firmas isotópicas de las presas en análisis (cruces; promedio \pm SD). *Kril*. Kril Antártico; *Anfípodos*. Anfípodos; *Calamar*. Tejido de *Themisto* spp.; y *Peces*. Peces (principalmente peces *Notothenidos*).



Tabla 1. Isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para los distintos tejidos (corregidos por el factor de discriminación) de las poblaciones del pingüino Papúa, kril Antártico y el tiempo de acumulación de estos tejidos presentes en las localidades de la RSPA. Superíndices para valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ indican diferencias significativas entre localidades, si la letra de la localidad difiere ($P < 0,05$).

Muestra/ Lugar	$\delta^{13}\text{C}$ $\bar{x} \pm \text{SD}$	$\delta^{15}\text{N}$ $\bar{x} \pm \text{SD}$	N	Acumulado en	Muestreado en:
Plumas de pingüino Papúa <i>Pygoscelis papua</i>					
Ardley Island	-25,33 \pm 0,44	^a 5,25 \pm 0,65	^a 15	Mar-Abr 2009	Ene-Feb 2010
Ardley Island	-24,92 \pm 0,16	^b 5,18 \pm 0,20	^a 10	Mar-Abr 2010	Ene-Feb 2011
Base O'Higgins, Cabo Legoupil	-24,17 \pm 0,85	^c 6,13 \pm 1,05	^b 19	Mar-Abr 2011	Ene-Feb 2011
Base Arturo Pratt, Bahía Paraíso	-25,30 \pm 0,57	^a 5,17 \pm 0,63	^a 20	Mar-Abr 2012	Ene-Feb 2011
Ardley Island ¹	-23,94 \pm 1,66	^c 6,73 \pm 1,06	^c 10	1981-83	1982-1984
Kril Antártico <i>Euphausia Superba</i>					
Músculos*	-26,25	5,21	^a 14		Dec 2009
Músculo	-26,54	4,93	1		Dec 2009
Sangre pingüino Papúa <i>P.papua</i>					
Ardley Island	-25,10 \pm 0,44	^a 6,01 \pm 0,27	^a 7	Oct-Dic 2009	Oct-Dic 2009
Ardley Island	-24,58 \pm 0,12	^b 4,93 \pm 0,13	^b 10	Ene-Feb 2010	Ene-Feb 2011
Sangre pingüino Adélie <i>P. adeliae</i>					
Ardley Island ¹	-25,01 \pm 0,20	^a 5,62 \pm 0,27	^a 8	Oct-Dic 2009	Oct-Dic 2009
Ardley Island	-24,40 \pm 0,12	^b 5,06 \pm 0,13	^b 10	Ene-Feb 2010	Ene-Feb 2011
Sangre pingüino Barbijo <i>P. antarctica</i>					
Ardley Island ¹	-25,80 \pm 0,30	^a 6,36 \pm 0,20	^a 8	Nov-Dic 2009	Nov-Dic 2009
Ardley Island	-24,60 \pm 0,12	^b 5,28 \pm 0,13	^b 10	Ene-Feb 2010	Ene-Feb 2011
Peces					
Principalmente <i>Notothenidos</i> ²	-23,52 \pm 0,44	9,69 \pm 0,41		--	--
Calamares					
Tejido de calamar indeterminado ³	-21,42 \pm 1,5	^a 9,62 \pm 1,70		--	--
Anfipodos					
<i>Themisto gaudichaudii</i> ⁴	-22,67 \pm 0,9	5,61 \pm 0,93		--	--

*: Valor obtenido del promedio de múltiples muestras (n=14); 1: Negrete et al. (2011); 2: Polito et al. (2011a); 3: Quillfeldt et al. (2008); 4: Nyssen et al. (2005).

Paraíso (Tukey HSD; $p=0,747$. Tabla 2). No obstante, se observan menores valores en la localidad austral de Bahía Paraíso, al analizar solo el periodo 2010/11 (Tabla 1).

Los valores isotópicos de las plumas (corregidas por sus factores de discriminación) y valores de los ítems presas del pingüino Papúa revelaron la existencia de menores valores de $\delta^{15}\text{N}$ en la localidad austral de Bahía Paraíso e Isla Ardley (Tukey HSD; d.f.=62, $p<0,001$), siendo indistinguibles a aquellos valores observados en el kril Antártico (Test de Tukey; $p=0,954$ y $p=0,964$, para las localidades de Isla Ardley y Bahía Paraíso, respectivamente. Tabla 1). Por su parte, los pingüinos Papúa de la localidad norte de Cabo Legoupil, presentaron valores de $\delta^{15}\text{N}$ mayores que en las otras localidades (Tukey HSD; d.f.=62, $p<0,001$. Tabla 1), donde además se observa una importante variabilidad en dos grupos de la población de este pingüino (t-test: d.f.=18, $p<0,001$), en la que el grupo que presenta mayores valores isotópicos no fue significativamente diferenciable de las presas de anfípodos y peces (ANOVA; d.f.=41; $F=32,86$; $p>0,5$). El grupo isotópico menor (Fig. 4) es significativamente diferenciable de los valores de las 4 presas en estudio (ANOVA; d.f.=41; $F=36,65$, $p>0,001$).

Las elipses estándar (SEAc and SEA) revelaron una reducción en el tamaño del nicho isotópico en el sector de Islas Shetland del Sur (Isla Ardley) respecto a Cabo Legoupil y Bahía Paraíso (SEA_B ; $x > 95\%$ para Isla Ardley, $p<0,001$ y $p=0,043$; vs Cabo Legoupil, y vs Bahía Paraíso, respectivamente, Tabla 3. Fig. 6), las cuales presentaron tamaños mayores. Más aún, estas dos últimas localidades presentaron diferencias significativas entre sí, en el tamaño de sus elipses bayesianas, abarcando un mayor espacio isotópico en Cabo Legoupil, respecto a Bahía Paraíso. Grupos diferenciados de Legoupil fueron más similares a Bahía Paraíso. (SEA_B ; $x > 95\%$, $p=0,029$. Tabla 2).

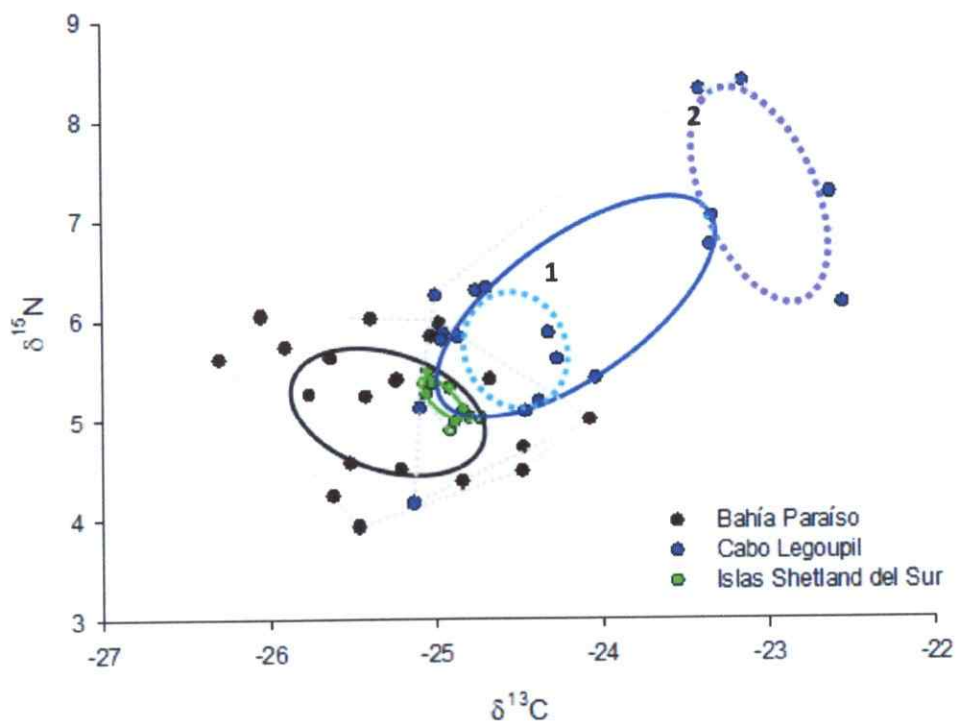


Figura 6: Elipses estándar y polígono convexo mixto de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Phillips & Gregg, 2003) de las plumas de los individuos de pingüinos Papúa disminuyen en ‰ de $\delta^{13}\text{C}$ hacia el sur (todas las comparaciones significativas, $p < 0,001$). Notablemente, los individuos de Isla Ardley presentaron valores inferiores, siendo similares a los de Bahía Paraíso. Las plumas de Cabo Legoupil estuvieron relativamente enriquecidas en ^{13}C y ^{15}N , en relación a las plumas de las localidades restantes, presentando además un mayor tamaño en el nicho isotópico. Sin embargo, esta última localidad presenta dos elipses bayesianas significativamente diferenciadas: menores valores (celeste:1), mayores valores (violeta:2).

Tabla 2. Comparaciones intra-específicas del tamaño del nicho isotópico de las plumas de pingüinos de (a) las localidades en estudio: Isla Ardley, Cabo Legoupil y Bahía Paraíso y (b) Cabo Legoupil, durante la temporada inter-reproductiva. Diferencias significativa (* $p < 0,05$, ** $p < 0,001$) entre valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las plumas de las localidades en estudio son señaladas mediante un asterisco. Diferencias significativas para las elipses bayesianas SEA_B entre las poblaciones de pingüinos de las distintas localidades en estudio ($\% \text{Ga} < \text{Gb}$) son asumidas en $p < 0,05$.

Muestra/Localidad	Area nicho isotópico (TA)	Area nicho isotópico (SEA)	Area nicho isotópico (SEAc)	Area nicho isotópico (SEA_B)	Ga<Gb SEA_B (%)	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
A. Plumas pingüino Papúa <i>P. papua</i>							
Ardley Island	1,53(‰) ²	0,54(‰) ²	0,57(‰) ²	0,85(‰) ²	a	a-c	a
Base O'Higgins, Cabo Legoupil	5,68(‰) ²	2,12(‰) ²	2,24(‰) ²	2,52(‰) ²	b	b	b
Base Arturo Pratt, Bahía Paraíso	2,81(‰) ²	1,10(‰) ²	1,16(‰) ²	1,41(‰) ²	c	a	a
B. Sector Legoupil							
Cabo Legoupil 1	0,87(‰) ²	0,43(‰) ²	0,47(‰) ²	0,98(‰) ²	a-c	b-d	b-d
Cabo Legoupil 2	1,15(‰) ²	0,92(‰) ²	1,15(‰) ²	2,20(‰) ²	b-c	b	b

c: Solo para el periodo 2010/11

Periodo Reproductivo: Variación entre temporadas para la localidad de Isla Ardley.

Las muestras de células de glóbulos rojos presentaron diferencias significativas inter-anualmente, con mayores valores isotópicos en la temporada 2009/10 (MANOVA, Wilk's Lambda 0,3820; $F_{2,14}=176,32$, diferencias significativas entre temporada 2009/10 y 2010/11; $p < 0,001$). Los análisis uni-variados revelaron una variación inter-anual entre las muestras del periodo reproductivo para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (t-test, $t = -3,59$, $p = 0,003$; $t = 10,731$, $p < 0,001$ para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente). Por esto, se

consideraron los valores de las temporadas 2009/10 y 2010/11 por separados para los análisis estadísticos posteriores en SIAR (Tabla 3).

El MANOVA arrojó diferencias significativas en las proporciones de isótopos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de muestras de sangre y plumas de las poblaciones de pingüinos Papúa en el sector de Isla Ardley, tanto en la temporada 2009/10, como en 2010/11 (MANOVA, Wilk's Lambda 0,5932; $F_{2,19}=6,51$, $p=0,007$; y $F_{2,17}=20$, $p<0,001$, para la población de pingüinos Papúa de Isla Ardley de las temporadas 2009/10 y 2010/11, respectivamente). Donde se observa que muestras de la temporada reproductiva, en general, presentaron mayores proporciones de isótopos estables que durante la temporada inter-reproductiva en la población de la localidad de Isla Ardley. El análisis *a posteriori* de Tukey confirmó este patrón para los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en la temporada 2009/10 y para los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en la temporada 2010/11 (Tukey HSD; $p= 0,008$ y $p< 0,001$, para las temporadas 2009/10 en valores de $\delta^{15}\text{N}$ y 2010/11 en valores de $\delta^{13}\text{C}$, respectivamente). Sin embargo, se observaron valores similares de $\delta^{13}\text{C}$ en los tejidos que fueron acumulados en el periodo reproductivo 2009/10 e inter-reproductivo 2009/10 (Tukey HSD; $p= 0,284$. Tabla 3).

Tabla 3. Comparaciones intra-específicas del tamaño del nicho isotópico de las muestras de glóbulos rojos de pingüinos Papúa de la localidad de Isla Ardley. También se incluyen los valores de los pingüinos Adelia y Barbijo, muestreados en la temporada reproductiva 2009/10 y 2010/11. Las diferencias significativa entre valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las plumas de las localidades en estudio son señaladas mediante asteriscos (* p <0,05, ** p <0,001). Diferencias significativas para las elipses bayesianas SEA_B entre las poblaciones de pingüinos de las distintas localidades en estudio (% Ga<Gb) son asumidas en p <0,05.

Muestra/Localidad	Area nicho isotópico (TA)	Area nicho isotópico (SEA)	Area nicho isotópico (SEAc)	Area nicho isotópico (SEA _B)	Ga<Gb SEA _B (%)
Sangre pingüino Papúa <i>P. papua</i>					
Ardley Island 2009/2010	0,33(‰) ²	0,24(‰) ²	0,29(‰) ²	1,38(‰) ²	α
Ardley Island 2010/2011	0,08(‰) ²	0,04(‰) ²	0,08(‰) ²	0,77(‰) ²	β
Sangre pingüino Adelia <i>P. adeliae</i>					
Ardley Island 2009/2010	0,30(‰) ²	0,19(‰) ²	0,22(‰) ²	1,21(‰) ²	α, β
Ardley Island 2010/2011	0,33(‰) ²	0,17(‰) ²	0,19(‰) ²	0,97(‰) ²	α, β
Sangre pingüino Barbijo <i>P. antárctica</i>					
Ardley Island 2009/2010	0,19(‰) ²	0,14(‰) ²	0,17(‰) ²	1,36(‰) ²	α
Ardley Island 2010/2011	0,20(‰) ²	0,10(‰) ²	0,11(‰) ²	0,83(‰) ²	β

Por otra parte, las muestras de plumas y sangre del periodo 2010/11 presentaron diferencias significativas aun cuando estas no superaron un 0,25‰ (Tukey HSD; p < 0,001), indicando mayores valores de $\delta^{15}\text{N}$ en el periodo reproductivo que en el periodo inter-reproductivo 2010/11. Además, los valores observados en los periodos inter-reproductivo y reproductivo 2010/11, fueron indistinguibles a los valores observados en

el kril Antártico, mientras que en el periodo reproductivo 2009/2010, los valores de $\delta^{15}\text{N}$, fueron significativamente mayores en el pingüino Papúa que en el crustáceo. No obstante, los valores observados en este periodo tampoco coinciden con los de presas secundarias de mayor nivel trófico (Tabla 1. Véase Discusión).

Las elipses bayesianas construidas a partir de los valores isotópicos de las muestras de glóbulos rojos del periodo reproductivo 2009/10 fueron significativamente mayores en el tamaño que aquellas de la temporada 2010/11 (SEA_B ; $x > 95\%$). Esta variación inter-anual también fue observada en los análisis de tamaño de nicho isotópico TA, SEA y SEAc (Tabla 4).

Tabla 4. Tamaño del nicho isotópico de las muestras de plumas y glóbulos rojos de pingüinos Papúa de la localidad de Isla Ardley, muestreados en las temporadas 2009/10 y 2010/11. Diferencias significativas para las elipses bayesianas SEA_B entre las poblaciones de pingüinos de las distintas localidades en estudio (% $G_a < G_b$) son asumidas en $p < 0,05$.

Muestra/Localidad	Area nicho isotópico (TA)	Area nicho isotópico (SEA)	Area nicho isotópico (SEAc)	Area nicho isotópico (SEA_B)	$G_a < G_b$ SEA_B (%)
Plumas pingüino Papúa <i>P. papua</i>					
Ardley Island 2009/2010	1,46(‰) ²	0,74(‰) ²	0,80(‰) ²	1,27(‰) ²	α
Ardley Island 2010/2011	0,09(‰) ²	0,05(‰) ²	0,06(‰) ²	0,81(‰) ²	β
Sangre pingüino Papúa <i>P. papua</i>					
Ardley Island 2009/2010	0,33(‰) ²	0,24(‰) ²	0,29(‰) ²	1,38(‰) ²	α
Ardley Island 2010/2011	0,08(‰) ²	0,04(‰) ²	0,08(‰) ²	0,77(‰) ²	β

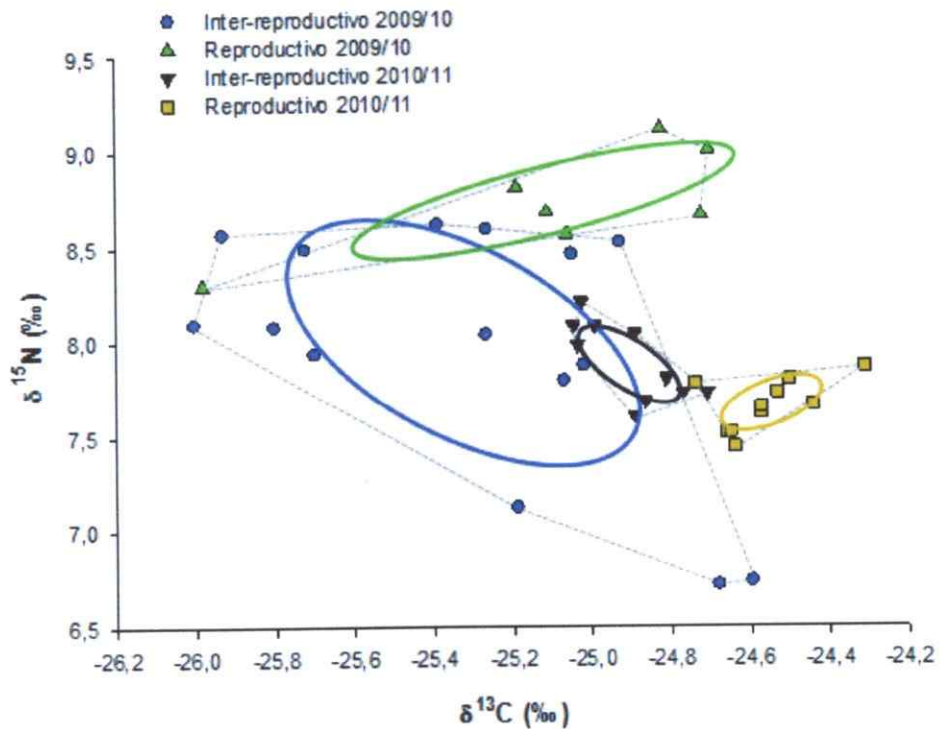


Figura 7: Elipses estándar y polígono convexo mixto de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de plumas (periodo inter-reproductivo) de la temporada 2009/10 (Círculos azules) y 2010/11 (Triángulos invertidos negros), así como también de las muestras de glóbulos rojos de las temporadas 2009/10 (triángulos verdes) y 2010/11 (Cuadros café claro) de la población de pingüinos Papúa en la localidad de Isla Ardley.

Además, el tamaño del nicho isotópico no mostró diferencias significativas, de acuerdo a los análisis de SEA_B de las muestras de plumas y glóbulos rojos, tanto para la temporada 2009/10, como para la temporada 2010/11. No obstante, para la temporada 2009/10 y 2010/11 los análisis no bayesianos de tamaño de nicho isotópico (TA, SEA y SEAc), contruidos a partir de las plumas de los pingüinos Papúa mostraron mayor tamaño que aquellos derivados de las muestras de glóbulos rojos (Tabla 5a y b). Más aún, se destaca que los valores de $\delta^{13}C$, tanto de plumas como de sangre, de la localidad de Isla Ardley, ocuparon regiones con mayores valores de ^{13}C ($p < 0,05$. Tabla 5a y b. Figura 7. Véase Discusión de resultados).

Por último, los análisis comparativos realizados en las tres especies del género *Pygoscelis*, sobre el nicho isotópico, indican que estas especies en general presentan una sobreposición de sus nichos durante el periodo reproductivo. No obstante, en ambos periodos el espacio isotópico del pingüino Barbijo es desplazado hacia valores más negativos (menores) de $\delta^{13}C$ y con mayores valores de $\delta^{15}N$ (Fig. 8). Por su parte, el espacio isotópico del pingüino Papúa presenta una mayor sobreposición con el nicho isotópico del pingüino de Adélia, hacia valores enriquecidos de $\delta^{13}C$, aunque éste último se encuentra reducido (Fig. 8). Esto se observa en el tamaño del nicho isotópico, que si bien no presenta grandes diferencias, estas son significativas en el pingüino de Adélia, el que presenta un tamaño menor en 2010/2011 (Tabla 4).



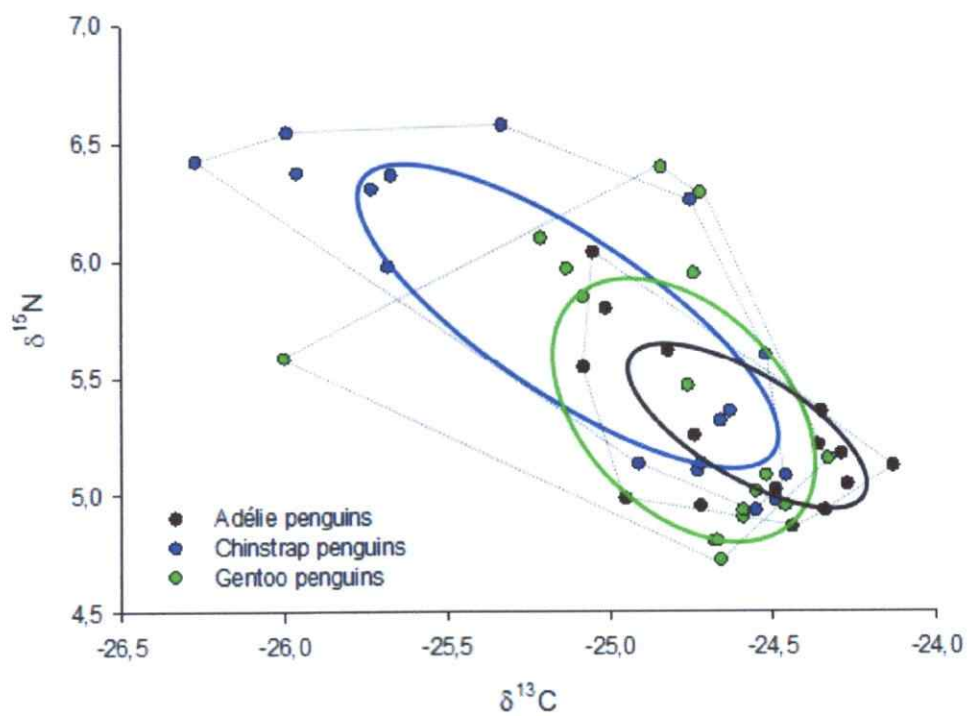


Figura 8: Elipses estándar y polígono convexo mixto de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras de glóbulos rojos de las poblaciones de pingüinos *Pygoscélicos* de la localidad de Isla Ardley. En la figura, se diferencia los pingüinos Papúa (elipse verde), Adélie (elipse negra) y Barbijo (elipse azul).

Modelo mixto SIAR: Composición de la dieta del periodo inter-reproductivo

El análisis de SIAR realizado sobre las principales presas de las distintas poblaciones de los pingüinos Papúa, exhibió un incremento notable en la proporción estimada del consumo de eufáusidos en la localidad austral de Bahía Paraíso, comparado con la localidad septentrional de Cabo Legoupil. Por otra parte, el pingüino Papúa de la localidad de Isla Ardley presentó un consumo de crustáceos, superior a Cabo Legoupil, pero inferior a Bahía Paraíso. El kril Antártico fue el principal componente para las tres poblaciones de pingüinos. En Isla Ardley, Cabo Legoupil y Bahía Paraíso se presentaron consumos estimados promedio de 62,2%, 42,7% y 69,7%, respectivamente (Tabla 5a). No obstante, la dieta de la población de Cabo Legoupil presentó una importante incorporación de presas secundarias de mayor nivel trófico, aunque se observó una importante variación intra-poblacional, con un sector presentando un mayor consumo de peces, anfipodos y calamares. Aunque, el consumo de kril Antártico fue menor al del resto de las localidades en ambos grupos (Tabla 5).

Este tipo de dieta, con una elevada incorporación de todos los ítems presas en estudio, también es observada para el periodo reproductivo en la temporada 2009/10, en la cual notablemente los tres pingüinos *Pygoscelidos* presenta el mismo tipo de dieta (Tabla 6). Durante este periodo se produjo una incorporación bastante similar de las cuatro presas en estudio: kril antártico, peces, calamares y anfipodos, con un porcentaje cercano al 25% para cada una de ellas en promedio (Tabla 6). Sin embargo, en la temporada 2010/11 el consumo del kril Antártico presenta valores mayores (62,1%. Tabla 6). Tendencia que nuevamente se mantiene para las especies Adélia y Barbijo.

Tabla 5a. Porcentaje de las presas principales de la dieta de los pingüinos Papúa, de acuerdo al análisis en SIAR realizado con las proporciones de isótopos estables de carbono y nitrógeno de las plumas obtenidas en las localidades de Isla Ardley, Cabo Legoupil y Bahía Paraíso.

Especie/ Grupo	Isla Ardley			Cabo Legoupil			Bahía Paraíso		
	Low 95%	Mean	High 95%	Low 95%	Mean	High 95%	Low 95%	Mean	High 95%
Kril Antártico	0,494	0,622	0,754	0,312	0,427	0,550	0,598	0,697	0,800
Calamares	0,000	0,042	0,101	0,000	0,124	0,267	0,000	0,040	0,096
Peces*	0,000	0,046	0,105	0,000	0,121	0,250	0,000	0,045	0,103
Anfípodos	0,127	0,290	0,442	0,139	0,328	0,503	0,085	0,218	0,348

*Principalmente *Notothenidos*.

Tabla 5b. Porcentaje de las presas principales de la dieta de los pingüinos Papúa, de acuerdo al análisis en SIAR realizado con las proporciones de isótopos estables de carbono y nitrógeno de las plumas obtenidas en la localidad de Cabo Legoupil, diferenciada intra-específicamente en grupos con valores isotópicos bajos (1) y altos (2).

Especie/ Grupo	Legoupil 1			Legoupil 2		
	Low 95%	Mean	High 95%	Low 95%	Mean	High 95%
Kril Antártico	0,419	0,519	0,625	0,014	0,174	0,322
Calamares	0,000	0,067	0,152	0,034	0,248	0,436
Peces*	0,010	0,109	0,195	0,022	0,243	0,440
Anfípodos	0,165	0,306	0,438	0,120	0,335	0,552

Tabla 6. Porcentaje de las presas principales de la dieta de los pingüinos *Pygoscélicos*, de acuerdo al análisis en SIAR realizado con las proporciones de isótopos estables de carbono y nitrógeno de las muestras de glóbulos rojos obtenidos en la localidad de Isla Ardley, para los pingüinos Papúa, Adélie y Barbijo, en las temporadas reproductivas 2009/10 y 2010/11.

Specie/ Group	2009/10			2010/11		
	Low 95%	Mean	High 95%	Low 95%	Mean	High 95%
Adélie penguin <i>P.adeliae</i>						
Antarctic kril	0,000	0,243	0,476	0,436	0,538	0,702
Squid	0,000	0,249	0,484	0,000	0,029	0,072
Fish*	0,000	0,232	0,455	0,000	0,026	0,068
Amphipod	0,000	0,278	0,534	0,000	0,065	0,179
Chinstrap penguin <i>P.antarctica</i>						
Antarctic kril	0,000	0,300	0,485	0,496	0,554	0,717
Squid	0,000	0,285	0,493	0,000	0,055	0,149
Fish*	0,000	0,252	0,485	0,145	0,266	0,369
Amphipod	0,000	0,312	0,539	0,000	0,065	0,179
Gentoo penguin <i>P.papua</i>						
Antarctic kril	0,000	0,254	0,484	0,494	0,561	0,751
Squid	0,000	0,277	0,492	0,000	0,041	0,098
Fish*	0,000	0,270	0,448	0,000	0,047	0,105
Amphipod	0,071	0,299	0,537	0,129	0,290	0,444

Discusión

En el presente estudio se ha investigado los hábitos alimentarios de tres poblaciones del pingüino Papúa a lo largo de la Península Antártica, a través del análisis de isótopos estables de las muestras de plumas y glóbulos rojos (sangre) de esta especie. Los resultados demuestran una variación en la composición isotópica de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de estas poblaciones, por lo que se discute en la presente sección la relación entre los hallazgos obtenidos y el cambio ambiental y ecológico de las décadas recientes, especialmente los cambios en la abundancia e interacción trófica entre kril y pingüinos, y las implicancias que conlleva respecto al grado de perturbación en la ecología Antártica.

Estructura trófica y hábitos alimentarios

La proporción de isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) de presas y depredadores de este estudio se distribuyó predictivamente de acuerdo a la posición (o nivel trófico) esperada en la cadena trófica. De hecho, en orden decreciente, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ variaron desde pingüinos, como un consumidor omnívoro, a peces, calamares, anfipodos y finalmente al kril Antártico, especie clave de este ecosistema que se encuentra en la base de la red alimentaria Antártica (Dunton 2001, Quillfeldt et al. 2005). Después de aplicar el factor de discriminación, se encontró que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las plumas del pingüino Papúa del sector más austral en estudio, Bahía Paraíso, se asemejaron a aquellos valores hallados en el kril en el periodo 2009/10. En contraste, los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de las poblaciones del sector septentrional de la Península Antártica, Isla Ardley y especialmente, Cabo Legoupil se diferenciaron de aquellos de Bahía Paraíso con valores

mucho más altos en las muestras tomadas. Aunque esta última población se diferenció en dos grupos, uno con valores isotópicos mucho mayores, siendo mucho más similar a Peces y Anfípodos.

Los valores observados de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en las poblaciones de Cabo Legoupil y Bahía Paraíso del pingüino Papúa concuerda con lo descrito en la literatura respecto de las reconstrucciones dietarias a partir del análisis de isotopos estables (Quillfeldt et al. 2005). Esto concuerda con las hipótesis propuestas en este estudio, dado que en sectores al norte de la Península Antártica, las poblaciones de Papúa forrajean relativamente más hacia mar adentro, consumen una mayor proporción de peces en su dieta (McClintock et al. 2008, Emslie et al. 2013) y concordantemente las plumas presentan valores más enriquecidos de $\delta^{15}\text{N}$. Esto también es consistente con estudios en regiones sub-Antárticas del Océano Austral (norte de Península Antártica), donde estas especies se alimentan con una mayor proporción de peces y cefalópodos (Berón et al. 2002).

Por el contrario, los valores de las poblaciones más australes sugieren que los pingüinos presentan una dieta de bajo nivel trófico, mayoritariamente basada en kril. Más aún, se estima que las proporciones de la estrategia alimentaria del pingüino Papúa, tienen relación directa con los cambios tanto en hielo marino, como en kril Antártico, dado que estas variables están fuertemente relacionadas al nicho ecológico y la red trófica a la que pertenecen los pingüinos de la Península Antártica (Yuan & Martinson 2000, McClintock et al. 2008). Por otra parte, la población de Isla Ardley no siguió esta tendencia, con valores isotópicos de $\delta^{15}\text{N}$ inferiores a los esperados por su posición septentrional geográfica, siendo éstos mucho más cercanos a los observados en kril Antártico.

Los niveles de $\delta^{13}\text{C}$ en las poblaciones septentrionales del pingüino Papúa presentaron una importante variación respecto a la localidad austral de Bahía Paraíso. Específicamente, las poblaciones de las localidades de Isla Ardley y Cabo Legoupil presentaron valores mayores de $\delta^{13}\text{C}$, de un 0,38‰ y de un 1,13‰, con respecto a la localidad de Bahía Paraíso. De acuerdo a Bond et al. (2014), los niveles de $\delta^{13}\text{C}$ de los tejidos de cada animal pueden variar por al menos cuatro razones: una variación en la productividad primaria, variación del $\delta^{13}\text{C}$ del fitoplancton por cambios en el CO_2 acuoso ($[\text{CO}_2]_{\text{aq}}$) del océano a través del tiempo, variación en la dieta y variaciones en la localización de forrajeo. Una reducción en la productividad primaria debería resultar en menores valores en toda la red alimentaria. Sin embargo, no hemos encontrado evidencia que respalde esta posibilidad. De hecho, el fitoplancton o el Material particulado orgánico, presenta valores similares en el sector septentrional de la Península Antártica (Wada et al. 1987, Frazer 1996, Dunton 2001, Mintenbeck et al. 2007). Segundo, el efecto del tiempo es despreciable en este estudio, debido a que el muestreo se realizó en años continuos (2009/10 al 2011/12) y el efecto de Suess (Hilton et al. 2006), es considerable solo en largas series de tiempo. Tercero, si bien no se puede descartar que un porcentaje importante de la variación en $\delta^{13}\text{C}$ observada puede ser explicada por la variación en la dieta entre localidades, se estima que su influencia es menos importante, al mantenerse un importante consumo de kril Antártico (Volkman et al. 1980, Berón et al. 2003, Rombolá et al. 2002, Quillfeldt et al. 2005). De hecho, si la variación en la dieta (a través de la incorporación de las presas secundarias: peces, anfípodos o calamares) causa la disminución de 0,38‰ entre las localidades de Isla Ardley y Bahía Paraíso para la temporada 2010/11 en el pingüino Papúa, se esperaría una modificación paralela en los valores de N^{15} , lo cual no fue observado (Tabla 1).

Se ha planteado que la distribución de depredadores marinos podrían ser alterados por el cambio climático (Bond et al., 2014). Más aún, investigaciones recientes indican que los pingüinos *Pygoscelidos* han modificado su distribución austral, bajo la influencia de la variación climática. De hecho, el pingüino Papúa ha sido detectado por primera vez al sur de la Península Antártica (McClintock et al. 2008). Por lo demás, a lo largo de la Península Antártica, las aves marinas cambian los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de sus tejidos, de acuerdo al uso de recursos provenientes de aguas afuera o aguas hacia la costa (ver periodo reproductivo abajo); y redes alimenticias pelágicas vs bénticas (Cherel & Hobson, 2007). Más aún, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ también son altamente determinados por un gradiente latitudinal, siendo enriquecido en ^{13}C en latitudes menores (Wada et al. 1987, Quillfeldt et al. 2005). Por ello, estimamos que valores inferiores de $\delta^{13}\text{C}$ indican un forrajeo en nichos ecológicos más pelágicos y australes (ver Polito 2011a), lo que sugiere además para la población de Isla Ardley (con un aumento de 0,41‰ para la temporada 2009/10, respecto a la 2010/11), que los pingüinos Papúa de esta localidad, requirieron de un mayor desplazamiento en el periodo 2009/10, hacia aguas más australes y/o fuera de la costa para alcanzar recursos alimentarios adecuados. Por su parte, los valores superiores de $\delta^{13}\text{C}$ en las localidades de Cabo Legoupil, coincide con los valores esperados para su latitud (norte de la Península Antártica, en ambos subgrupos), que también fue coincidente con una alta complementación de presas de mayor nivel trófico ($\delta^{15}\text{N}$). Aunque un grupo de individuos de Cabo Legoupil, habría forrajeado hacia sectores más boreales, lo que coincide con la literatura que indica que el pingüino Papúa puede forrajear a más de 267 Km, con distintos rangos de migración, y hacia distintas zonas incluyendo el Este de la Península Antártica (Wilson et al. 1998). Además, valores inferiores de $\delta^{13}\text{C}$ en la población de Bahía Paraíso sugieren que las poblaciones

de pingüino Papúa en esta localidad estarían forrajeando más al sur y/o cercanos al hielo marino, coincidiendo esto último con el consumo estimado casi exclusivo de kril. Esto es consistente con estudios contemporáneos de las dinámicas de las poblaciones de pingüinos (Lynch et al., 2012; Lynch & LaRue 2014), en los que se indica que los pingüinos *Pygoscelidos* presentan una fuerte dependencia con el borde del hielo marino para mantener una alta proporción de kril Antártico en su dieta (McClintock et al. 2008).

Se ha planteado que la incorporación de presas en algunas poblaciones de pingüinos Papúa, es más flexible que en su congénere el pingüino de Adélia, especialista en kril. Además, la proporción de peces o crustáceos en la dieta de los Papúas, depende de la ubicación latitudinal en el periodo inter-reproductivo, con una ausencia de peces en localidades polares (Berón et al. 2002). Por ello, estimamos que las poblaciones septentrionales podrían estar respondiendo de distinta forma a los cambios de las variables climáticas, ambientales y/o ecológicas en el sector norte de la península Antártica, con mayor consumo de presas de mayor nivel trófico en sectores costeros y/o de menor latitud en Cabo Legoupil (con diferencias por grupos), mientras que la dieta “rica en kril” y con menor $\delta^{13}\text{C}$, en Ardley, indica un desplazamiento austral durante el periodo inter-reproductivo, que de acuerdo a Berón et al. (2002), llevaría a alimentarse principalmente en crustáceos y menos en presas de alto nivel trófico. Las aparentes variaciones en la distribución austral y en el consumo de presas de mayor nivel trófico, además de los cambios en la depredación de la especie clave, kril Antártico durante las temporadas inter-reproductivas, sugiere que la actual variación climática (Smith et al., 1999; Yuan & Martinson 2000; IPCC, 2001; McClintock et al., 2008), ha impactado la migración y estrategias de forrajeo de los pingüinos Papúa en las décadas recientes.

Composición de la dieta y nicho isotópico: Análisis Posteriores

Los resultados obtenidos en el análisis realizado en SIAR indican en general un incremento en la depredación del kril Antártico y una reducción del consumo de otro tipo de presas, tales como peces y anfípodos, en el sector más austral de la región en estudio (Tabla 6). En particular, los resultados sugieren que los pingüinos Papúa modifican su estrategia de forrajeo de acuerdo a su localización con una estructura mixta en el Cabo de la Península Antártica y mayor especialidad en kril Antártico hacia la zona más austral. Notablemente, la población de pingüino Papúa en la localidad de Isla Ardley no sigue este patrón de forrajeo, consumiendo una proporción elevada de kril Antártico (62,2% en promedio), cercana a la observada en Bahía Paraíso (70,1%), como se ha reportado en otros estudios para este sector (Miller et al. 2010, Kokubun et al. 2010).

Por otra parte, análisis de elipses bayesianas indicaron que el tamaño del nicho isotópico de Isla Ardley fue significativamente inferior al de las localidades más australes, lo que estimamos, se debe más probablemente a una disminución en la disponibilidad de los recursos alimentarios. Esto es consistente con estudios contemporáneos que indican una reducción en las presas principales de los pingüinos *Pygoscélicos* en la RSPA (Smith et al. 1999, Atkinson et al. 2004, Parmesan 2006).

Se estima que el alto consumo de kril de la población septentrional a la Península Antártica está determinada por las características batimétricas y oceanográficas del Archipiélago de las Islas Shetland del Sur, al que pertenece Isla Ardley (Miller et al. 2010). En esta zona se observa un rápido quiebre de la plataforma marina, con aguas

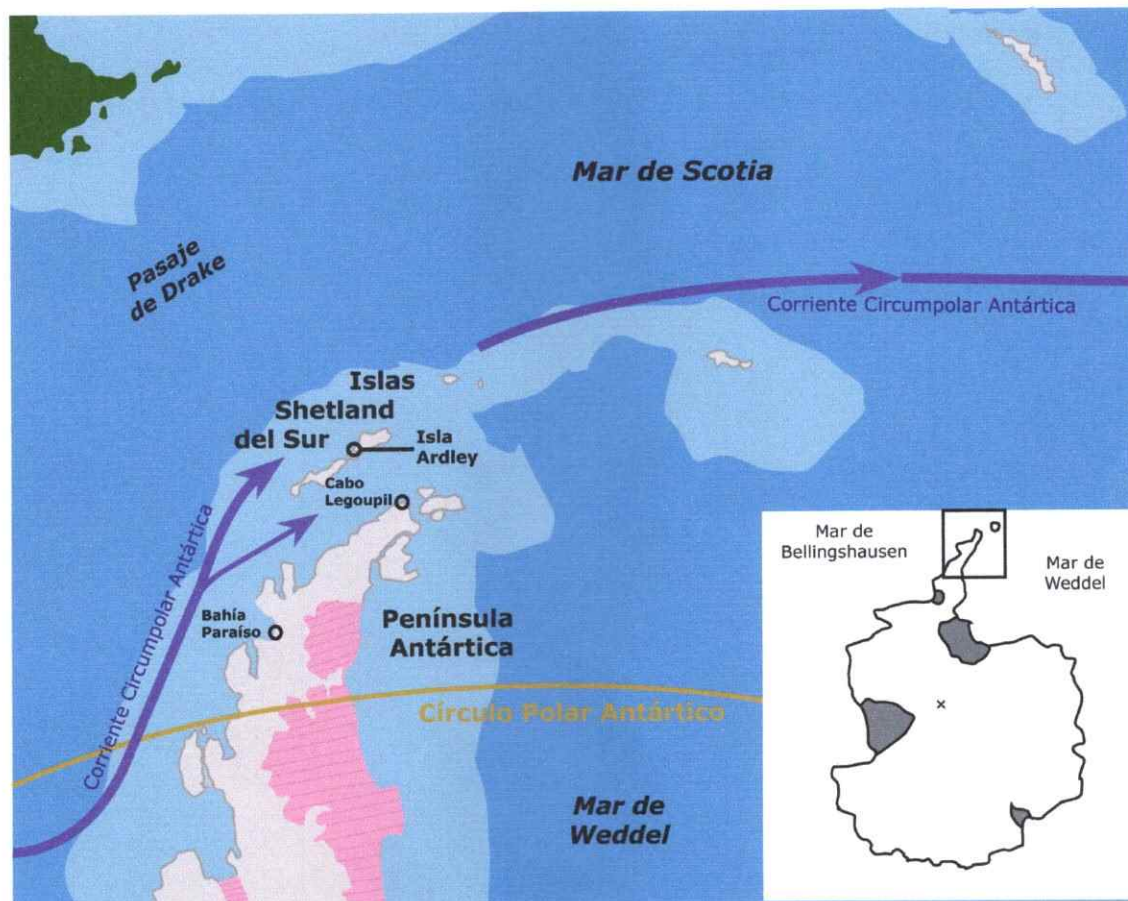


Fig. 7: Esquema de la Corriente Circumpolar Antártica (CCA) dentro de la Región Septentrional de la Península Antártica. Se destaca la posición de las tres localidades en estudio, de Norte a Sur son las siguientes: Isla Ardley al sureste de Isla Rey Jorge (IRJ), dentro del Archipiélago Shetland del Sur; Cabo Legoupil culminando la Península Antártica y Bahía Paraíso al sur de la RSPA. Destacamos que la CCA recorre el Estrecho de Bransfield, entre las Islas Shetland del Sur y la Península Antártica, alcanzando las dos localidades más septentrionales en estudio.

muy profundas (más de 200m de profundidad) a poca distancia de la costa, razón por la cual el pingüino Papúa forrajea mayoritariamente al interior de la Bahía (Zhou et al. 2006). Además, la Bahía Maxwell (Isla Ardley) se encuentra rodeada por islas o islotes (Isla Ardley, Isla Rey Jorge e Isla Nelson), por lo que presenta una exposición menos directa a la Corriente circumpolar Antártica (CCA). Lo contrario ocurre en la localidad de Cabo Legoupil que presenta una mayor exposición a la CCA al norte del Estrecho de Bransfield. Más aún, si bien Isla Ardley se encuentra más al norte que Cabo Legoupil, para efectos oceanográficos, la CCA proveniente del sur (que pasa primero por Bahía Paraíso) se curva y dirige al Noreste atravesando el estrecho de Bransfield, impactando simultáneamente a estas dos localidades (como se grafica en la Figura 7. Miller et al. 2010). No obstante, la CCA se presenta con distintas características en este Estrecho, con aguas más veloces y cálidas hacia las Islas Shetland del Sur por un lado (Noroeste) y con aguas están más estancadas y frías hacia la Península Antártica (y Cabo Legoupil) por el otro (Sureste), debido principalmente a la amplia plataforma continental que impide la libre circulación de las aguas profundas de la CCA (Zhou et al. 2006). Por ende los niveles de productividad de $\delta^{13}\text{C}$ en Isla Ardley podrían ser distintos a los esperados latitudinalmente, siendo su gradiente isotópico más similar al de sectores australes. Así, las características intrínsecas de la geografía local de Isla Ardley podrían afectar en mayor medida la posición y tamaño del nicho isotópico de los pingüinos Papúa, en relación a las localidades de Cabo Legoupil y Bahía Paraíso (Cherel & Hobson 2007, Miller et al. 2010).

La composición alimentaria de las poblaciones de las localidades de la Península Antártica, Cabo Legoupil y Bahía Paraíso, es modificada de acuerdo al patrón descrito

por Berón et al. (2002), con una mayor proporción de peces, cefalópodos y anfípodos en la dieta del pingüino Papúa, en sectores ubicados al norte de la Península Antártica. El incremento del consumo de kril Antártico y del tamaño del nicho isotópico hacia la localidad austral de Bahía Paraíso (Tabla 4), coinciden con la hipótesis propuesta en este estudio. Además, sugiere la existencia de una mayor estabilidad en los stocks de kril Antártico en los sectores australes de la Península Antártica. Más aún, estos resultados coinciden con lo descrito en el periodo reproductivo por Rombolá et al. (2003), quienes reportaron un incremento en el consumo de *eufáusidos* en zonas australes, concluyendo que la estructura del hielo marino (duración, nivel de *hielo rápido*/nivel de hielo permanente y extensión) en la región era fundamental para el desarrollo de la composición de la dieta. De esta forma, nuestros resultados sugieren que la disponibilidad de presas puede ser impactada por la complejidad de las dinámicas del cambio climático y en general por las distintas variaciones poblacionales del ecosistema Antártico

Hábitos alimentarios en Isla Ardley para el periodo reproductivo

El consumo casi exclusivo de kril Antártico (Volkman *et al*, 1980, Rombolá *et al*, 2003) y la presencia del hielo marino en sus hábitats (Smith *et al*, 1999, Carlini *et al*., 2009; McClintock *et al*, 2008) han sido distinguidos en los análisis sobre las variaciones de los hábitos alimentarios de los pingüinos Papúa (y en general del género *Pygoscelis*) en la región septentrional de la Península Antártica, en las últimas décadas. Nuestros resultados demuestran una alta variabilidad en la composición de la dieta, pudiendo ser ésta: mixta o exclusiva (o de mayor incorporación) en kril Antártico; y evidencian un

incremento significativo de la proporción de $\delta^{15}\text{N}$ en el pingüino Papúa y sus congéneres durante el periodo reproductivo. Los análisis *a posteriori* de SIAR sugieren un mayor consumo de presas secundarias (e.g. peces) que aquellas reportadas en estudios basados en análisis de contenidos estomacales realizados en esta región (Volkman *et al.*, 1980; Rombolá *et al.*, 2003).

Muchos factores podrían explicar el aumento del consumo de peces, calamares y anfipodos. Sin embargo, como la reducción de la cubierta de hielo marino y la abundancia de kril Antártico parece haber dramáticamente alterado las estrategias alimentarias y el hábitat de los pingüinos *Pygoscelidos*, es más probable que ésta reducción pueda explicar las variaciones en la dieta de los pingüinos del género *Pygoscelis* (Véase Croxall *et al.*, 2002; Atkinson *et al.*, 2004; McClintock *et al.*, 2008; Carlini *et al.*, 2009; Polito *et al.*, 2011a).

La segregación trófica es un factor clave para permitir la coexistencia entre especies ecológicamente cercanas (Miller *et al.* 2010). Las especies del género *Pygoscelis* están restringidas a la colonia durante el periodo reproductivo y reportes previos indican que el nicho trófico de las especies de éste género podría estar segregado (Trivelpiece *et al.*, 1987). Sin embargo, nuestros resultados sugieren que existe una superposición significativa en sus nichos alimentarios, como ha sido observado por Miller *et al.* (2010). Cambios ambientales y ecológicos recientes han dado lugar a un declive de recursos (tanto kril Antártico, como ítem presas secundarias), lo que podría ser el gatillante que impulsa la sobreposición de estos nichos. Las condiciones observadas parecen promover la competición por presas, no solo en el género *Pygoscelis*, sino que también dentro de la amplia comunidad de carnívoros marinos del

ecosistema Antártico (McClintock et al. 2008, Miller et al. 2010). Por lo tanto, la variación en los factores claves de la dieta de los *Pygoscélicos*, puede restringir la habilidad de las aves para consumir exclusivamente el ítem presa fundamental de este ecosistema, el kril Antártico y favorecer una dieta más amplia (Miller et al, 2010).

Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ de muestras de glóbulos rojos y plumas indican que los pingüinos Papúa, al parecer, mantienen el mismo nicho isotópico durante el periodo reproductivo e inter-reproductivo 2009/10, aunque con un menor tamaño del nicho isotópico en el periodo reproductivo (Fig. 7). Esto es consistente con estudios de regiones de aguas más cálidas (como la región sub-Antártica), en la que se indica que el pingüino Papúa en este sector no es una especie migratoria o solo exhibe una migración de corta distancia (Williams 1995, Wilson et al, 1998, Hinke & Trivelpiece 2011). No obstante presentan una diferencia mayor en la temporada 2010/11 (desde -24.92‰ para plumas a -24.53‰ en muestras de sangre). Esto es similar a lo observado en el pingüino de Adelia que presentó un incremento significativo en la posición del nicho isotópico en el eje de $\delta^{13}\text{C}$, relativo a una presencia mayor dentro de la Bahía para este periodo, junto a una reducción del tamaño de éste (Tabla 2.4. Figura 8). De esta forma, nuestros resultados indican que para la temporada 2010/11 el pingüino Papúa (y el pingüino de Adelia) habrían realizado una migración inter-reproductiva importante. Esto coincide con reportes de pingüinos *Pygoscélicos* que presentan una migración a la barrera de hielo marino previa al periodo de muda (Polito et al, 2011a), o un desplazamiento más austral (Quillfeldt et al. 2008).

Por su parte, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ muestran diferencias menores, pero no estadísticamente significativas a nivel inter-específico durante la reproducción. El

análisis de SEA_B sugiere que el área isotópica del pingüino Papúa está superpuesta con los pingüinos de Adélia y Barbijo en sectores dentro de la bahía, con una fracción de los nichos de los pingüinos Barbijos desplazados hacia aguas afuera y los pingüinos de Adélia ocupando un área extremadamente limitada y de pobre nivel productivo, que además está completamente inmersa dentro del área mayor y cercana a la costa del pingüino Papúa (Fig. 6). Esto coincide con observaciones previas que indican forrajeo dentro de la bahía y una menor separación, o superposición, entre los nichos de los pingüinos *Pygoscélicos* en la Isla Rey Jorge (Miller et al. 2010).

Estos resultados sugieren que durante las últimas décadas, las estrategias de forrajeo han alterado las “condiciones de competencia” entre congéneres y han llevado a algún grado de dominancia competitiva por parte del pingüino Papúa sobre Adélia y Barbijo (Lynnes et al., 2002). Esto coincide con estudios previos que notaron una diferencia en las capacidades entre *Pygoscélicos*, que parece darle una ventaja alimentaria al pingüino Papúa, permitiéndole forrajear más cerca de la orilla y con una dieta más amplia (Ainley et al., 1994; Wilson et al., 1998; Miller et al., 2010).

La variación inter-anual entre las temporadas 2009/10 y 2010/11 podría deberse a las distintas etapas en el que fue realizado el muestreo durante el periodo reproductivo, coincidiendo con el periodo de apareamiento e incubación en la temporada 2009/10 (Noviembre – Diciembre), periodo en el que aumenta el $\delta^{15}\text{N}$ debido a que se produce un autoconsumo de las proteínas del pingüino durante el ayuno (Ainley 2002). Mientras que para la temporada 2010/11, el muestreo se realizó en Enero – Febrero, que corresponde al periodo de cuidado de crías y crianza, en que los pingüinos se intercambian los roles de alimentación con mayor frecuencia (Ainley 2002).

Interacción trófica kril Antártico – Pingüino Papúa

La reducción en el consumo de kril Antártico hacia latitudes menores de la península Antártica durante la temporada inter-reproductiva, apoya la hipótesis de que el pingüino Papúa ha alterado la elección de éste recurso clave hacia sectores más septentrionales, para enfocarse en presas secundarias (Berón et al, 2002, Rombolá et al, 2003). No obstante, esta tendencia presenta diferencias en la localidad de Isla Ardley, respecto de lo observado en Cabo Legoupil. Este tipo de anomalías entre un sector de Islas Shetland del Sur y otro de la Península Antártica, han sido reportadas por Miller et al. (2010), destacándose características batimétricas intrínsecas para esta zona de las Islas Shetland del Sur que modificarían levemente el patrón de forrajeo para los pingüinos del género *Pygoscelis*, generando una sobreposición en sus nichos tróficos y un consumo hacia el interior de la bahía en Isla Ardley. La complejidad del ecosistema Antártico y la falta de información acerca de las tendencias, estado y tamaño de las poblaciones de Papúas (Lynch et al, 2012), impide la visualización de un claro efecto de las variaciones climáticas, ambientales y de las comunidades biológicas del ecosistema Antártico en los patrones alimentarios y demográficos de los pingüinos Papúa.

Sin embargo, los resultados de este estudio sugieren que las variaciones aparentes en la composición de la dieta del pingüino Papúa (en kril, peces, anfípodos y calamares) están relacionadas principalmente con las variaciones demográficas y de distribución de los pingüinos y sus presas. Esto es consistente con estudios previos que indican que los pingüinos *Pygoscelidos*, presentan una variación en la depredación sobre sus presas secundarias (McClintock et al. 2008) y en el tamaño o localización de sus poblaciones (INACH, 2009; Miller et al., 2010) como respuesta a las variaciones del

medio ambiente y abundancia relativa de los recursos (Atkinson et al., 2004; Barbraud et al., 2011). En este sentido, se estima que aunque estos cambios eco/ambientales han alterado la interacción “hielo-kril-pingüino” (Reid & Croxall, 2001; McClintock et al., 2008), los mecanismos ecológicos descritos arriba, junto con el desplazamiento competitivo (o segregación trófica) entre congéneres (Trivelpiece et al., 1987; Lynnes et al., 2002; Miller et al., 2010), habrían llevado a que el kril Antártico se mantenga como un importante ítem de la dieta de los *Pygoscelidos*, a pesar de la drástica reducción de sus stocks en el Océano Austral.

Los resultados de este estudio destacan variaciones en los hábitats alimentarios y estrategias de forrajeo a lo largo de la Península Antártica y entre estaciones reproductiva e inter-reproductiva. En este sentido, la variación en los nichos isotópicos de los pingüinos Papúa sugiere de modificaciones en la dieta para enfrentar la disminución en la disponibilidad de los recursos, tales como el Kril Antártico (Atkinson et al., 2004; Barbraud et al., 2011). Nuestro estudio también respalda los hallazgos recientes que dan cuenta de una redistribución a gran escala de las poblaciones de los pingüinos en el sector septentrional de la Península Antártica, como resultado de la eliminación de las barreras ambientales durante las últimas décadas, lo que ha llevado a un alto grado de vulnerabilidad en las poblaciones del género *Pygoscelis* de la RSPA (Reid & Croxall 2001; Lynnes et al., 2002; Parmesan, 2006). Los hábitos alimentarios de los pingüinos son un importante parámetro del ecosistema Antártico, cuya variación podría indicar una reestructuración ecológica y demográfica general entre las presas y sus depredadores, relacionados a los cambios ambientales subyacentes en el sistema del Océano Austral (Weatherly et al., 1991; Rignot et al., 2008).

Por último, la información presentada en este estudio, resalta y confirma la utilidad de los análisis de isótopos estables de plumas de individuos de distintas localidades y/o poblaciones, en donde su variación reveló la existencia de variaciones en las estrategias de forrajeo de los pingüinos, tratándose ésta principalmente, de distintas preferencias en la ubicación geográfica del consumo o de la composición alimentaria entre las poblaciones de la región. Sin embargo, investigaciones más profundas son requeridos para establecer si los patrones de variación de los nichos isotópicos y composición de la dieta son comunes a los congéneres de los *Pygoscélicos* en las regiones australes de la Península Antártica.

Referencias

- Ainley D, Ribic C, Fraser W (1994) Ecological structure among migrant and resident seabirds of the Scotia-Weddell confluence region. *Journal of Animal Ecology*. **63**, 347-364.
- Armenta J, Dunn P, Whittingham L (2008) Effects of specimen age on plumage color. *Auk* **125**, 803 - 808.
- Atkinson A, Siegel V, Pakhomov E, Rothery P (2004) Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature*. **432**, 100 - 103.
- Barbraud C, Gavriilo M, Mizin Y (2011) Comparison of emperor penguin declines between Pointe Géologie and Haswell Island over the past 50 years. *Antarctic Science*. **23** (5), 461 - 468.
- Bearhop S, Adams C, Waldron S, Fuller R, Macleod H (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*. **73**, 1007 - 1012.
- Bengston J, Croll D, Goebel M (1993) Diving behaviour of chinstrap penguins at Seal Island. *Antarctic Science*. **5**, 9 - 15.
- Berón M, Coria N, Favero M (2002) Monitoreo de la dieta post-reproductiva del Pingüino Papua (*Pygoscelis papua*) en Isla Laurie (Orcadas del Sur, Antártida): Periodo 1997-1999. *Ornitología Neotropical*. **13**, 413 - 422.
- Bond A, Jones I (2009) A practical introduction to stable isotope analysis for seabird biologists: approaches, cautions and caveats. *Marine Ornithology*. **37**, 183 - 188.
- Bond A, Lavers J (2014) Climate changes alters the trophic niche of a declining apex marine predator. *Global Change Biology*. **20** (7), 2100-2107.
- Carlini A, Coria N, Santos M, Negrete J, Juares M, Daneri G (2009) Responses of *Pygoscelis adeliae* and *P. papua* populations to environmental changes at Isla 25 de Mayo (King George Island). *Polar Biology*. **32**, 1427 - 1433.
- CCAMLR (1997) CCAMLR Ecosystem Monitoring Program: standard methods for monitoring studies. Recommendations for a penguin stomach flushing technique. Hobart: CCAMLR. 203.
- Cherel Y, Hobson K (2005) Stable isotopes, beaks and predators: a new tool to study the trophic ecology of cephalopods, including giant and colossal squids. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*. **272**, 1601 - 1607.

Assessment Report, ed. McCarthy J., Canziani O., Leary N., Dokken D., White K. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Keeling C (1979) The Suess effect: Carbon-13 and carbon-14 interactions. *Environment International*. **2**, 229-300.

Knox G (1984) The key role of krill in the ecosystem of the Southern Ocean with special reference to the Convention on the Conservation of Antarctic Marine Living Resources. *Ocean Management*. **9**, 113 - 156.

Kokubun, N., A. Takahashi, Y. Mori, S. Watanabe, and H.-C. Shin. 2010. Comparison of diving behavior and foraging habitat use between Chinstrap and Gentoo Penguins breeding in the South Shetland Islands, Antarctica. *Marine Biology* 157:811–825.

Layman C, Arrington DA, Montaña C, Post D (2007) Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*. **88**, 42 -48.

Lynch H, Naveen R, Trathan P, Fagan W (2012) Spatially integrated assessment reveals widespread changes in penguin populations on the Antarctic Peninsula. *Ecology*. **93**, 1367 - 1377.

Lynch H. LaRue M (2014) First global census of the Adélie Penguin. *The Auk*. **131**(4), 457-466

Lynnes A, Reid K, Croxall J, Trathan P (2002) Conflict or co-existence? Foraging distribution and competition for prey between Adélie and Chinstrap penguins. *Marine Biology*. **141**, 1165 - 1174.

Management Plan for Antarctic Specially Protected Area No. 150 (2009) INACH. Ardley Island, Maxwell Bay, King George Island. ACTM Final Report XXXII, 1-14.

Masello J, Mundry R, Poisbleau M, Demongin L, Voigt C, Wikelski M, & Quillfeldt P (2010). Diving seabirds share foraging space and time within and among species. *Ecosphere*. **1**(6), art19.

Martínez del Río C, Sabat P, Anderson-Sprecher R, & Gonzalez S (2009a). Dietary and isotopic specialization: the isotopic niche of three Cinclodes ovenbirds. *Oecologia*, **161**(1), 149-159.

Martínez del Río C, Wolf N, Carleton S, Gannes L (2009b) Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews*. **84**, 91 - 111.

Mayewski P, Meredith M, Summerhayes C, Turner T, Worby A, Barrett P, Casassa G *et al.* (2009) State of the Antarctic and Southern Ocean climate system. *Reviews Geophysics*. **47**, 1003 - 1029.

- McClintock J, Ducklow H, Fraser W (2008) Ecological Responses to Climate Change on the Antarctic Peninsula. *American Scientist*. **96**, 302 - 310.
- McNeil B, Matear R, Tilbrook B (2001) Does carbon 13 track anthropogenic CO₂ in the Southern Ocean? *Global biogeochemical cycles*. **15**(3), 597–613.
- Meyer B, Auerswald L, Siegel V, Spahic S, Pape C, Fach B, Teschke M, *et al.* (2010) Seasonal variation in body composition, metabolic activity, feeding, and growth of adult krill (*Euphausia superba*) in the Lazarev Sea. *Marine Ecology Progress Series*. **398**, 1 - 18.
- Michalik, A., McGill, R. A., Furness, R. W., Eggers, T., van Noordwijk, H. J., & Quillfeldt, P. (2010). Black and white—does melanin change the bulk carbon and nitrogen isotope values of feathers?. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. **24**(7), 875-878.
- Miller AK, Kappes M, Trivelpiece S, & Trivelpiece W (2010). Foraging-niche separation of breeding Gentoo and Chinstrap penguins, South Shetland Islands, Antarctica. *The Condor*. **112**(4), 683-695.
- Mintenbeck K, Jacobb U, Knusta R, Arntza W, Brey T. (2007) Depth-dependence in stable isotope ratio $\delta^{15}\text{N}$ of benthic POM consumers: The role of particle dynamics and organism trophic guild. *Deep Sea Research*. **54**: 1015 - 1023.
- Negrete P. 2011. Variación temporal en la composición isotópica de las especies del género *Pygoscelis* (Orden: Sphenisciformes) de Isla Ardley, Shetland del Sur. Antártica. “Inferencias de los efectos del cambio climático sobre los hábitos alimentarios”. Tesis de Grado, Universidad de Chile. Santiago, Chile.
- Newsome S, Martínez del Rio C, Bearhop S, Phillips D (2007) A niche for isotopic ecology. *Frontiers in ecology and the environment*. **5**, 429 - 436.
- Newsome S, Yeakel J, Wheatley P, Tinker T (2012) Tools for quantifying isotopic niche space and dietary variation at the individual and population level. *Journal of Mammalogy*, **93**(2), 329–341.
- Nyssen, F., Brey, T., Dauby, P., & Graeve, M. (2005). Trophic position of Antarctic amphipods: enhanced analysis by a 2-dimensional biomarker assay. *Marine Ecology. Progress Series*. **300**, 135-145.
- Parmesan C (2006) Ecological and Evolutionary responses to recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. **37**, 637 - 669.
- Phillips D, Gregg J (2003) Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*. **136**, 261 - 269.

- Phillips D, Newsome S, Gregg J (2005) Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia*. **144**, 520 - 527.
- Plan de Gestión de la Zona Antártica Especialmente Protegida Nº 150 (2009) Isla Ardley, Bahía Maxwell, Isla Rey Jorge (Isla 25 de Mayo). INACH. Informe Final de la RCTA XXXII. p. 1 - 14.
- Polito M, Lynch H, Naveen R, Emslie S (2011a) Stable isotopes reveal regional heterogeneity in the pre-breeding distribution and diets of sympatrically breeding *Pygoscelis* spp. penguins. *Marine Ecology Progress Series*. **421**, 265 - 277.
- Polito M, Abel S, Tobias C, Emslie S (2011b) Dietary isotopic discrimination in Gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) feathers. *Polar Biology*. **34**, 1057 - 1063.
- Quetin L, Robin M, Ross M, Fritsen C, Vernet M (2007) Ecological responses of Antarctic krill to environmental variability: can we predict the future? *Antarctic Science*. **19**, 253 - 266.
- Quillfeldt P, McGill R, Furness R (2005) Diet and foraging areas of Southern Ocean seabirds and their prey inferred from stable isotopes: review and case study of Wilson's storm-petrel. *Marine Ecology Progress Series*. **295**, 295 - 304.
- Quillfeldt P, McGill R, Masello J, Weiss F, Strange I, Brickle P, Furnes W (2008) Stable isotope analysis reveals sexual and environmental variability and individual consistency in foraging of thin-billed prions. *Marine Ecology Progress Series*. **373**, 137- 148.
- Quillfeldt P, Masello J, McGill R, Adams M, Furness R (2010) Moving polewards in winter: a recent change in the migratory strategy of a pelagic seabird? *Frontiers in Zoology*. **7**, 1 - 11.
- Reid K, Croxall JP (2001) Environmental response of upper trophic-level predators reveals a system change in an Antarctic marine ecosystem. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B*. **268**, 377 - 384.
- Rignot E, Bamber J, Van Den Broeke M, Davis C, Li Y, Van De Berg W, Van Meijgaard E (2008) Recent Antarctic ice mass loss from radar interferometry and regional climate modeling. *Nature Geoscience*. **1**, 106 - 110.
- Rombolá E, Marschoff E, Coria N (2003) Comparative study of the effects of the late breaking of pack ice on Chinstrap and Adelia penguin's diet and reproductive success at Laurie Island, South Orkneys Island, Antarctica. *Polar Biology*. **26**: 41 - 48.
- Sabat P, Martínez del Río C (2002) Inter- and intraspecific variation in the use of marine food resources by three *Cinclodes* (Furnariidae, Aves) species: carbon isotopes and osmoregulatory physiology. *Zoology*. **105**, 247 - 256.

Sabat P, Martínez del Río C (2005) Seasonal changes in the use of marine food resources by *Cinclodes nigrofumosus* (Furnariidae, Aves): carbon isotopes and osmoregulatory physiology. *Revista Chilena de Historia Natural*. **78**, 253–260.

Sabat P, Maldonado K, Farina, J, del Rio, Martínez del Río C (2006) Osmoregulatory capacity and the ability to use marine food sources in two coastal songbirds (*Cinclodes*: Furnariidae) along a latitudinal gradient. *Oecologia* **148**, 250–257.

Sander M, Coelho Balbão T, Schneider Costa E, dos Santos C, Petry M (2007) Decline of the breeding population of *Pygoscelis antarctica* and *Pygoscelis adeliae* on Penguin Island, South Shetland, Antarctica. *Polar Biology*. **30**, 651 - 654.

Schmidt K, Atkinson A, Stübing D, McClelland J, Montoya J, Voss M (2003) Trophic relationships among Southern Ocean copepods and krill: Some uses and limitations of a stable isotope approach. *Limnology Oceanography*. **48**, 277 - 289.

Schmidt K, Atkinson A, Petzke K, Voss M, Pond D (2006) Protozoans as a food source for Antarctic krill, *Euphausiasuperba*: complementary insights from stomach content, fatty acids, and stable isotopes. *Limnology Oceanography*. **51**, 2409 - 2427.

Smetacek V (2008) Are declining Antarctic krill stocks a result of global warming or the decimation of the whales? In: *The Impact of Global Warming on Polar Ecosystems* (ed. C. Duarte). Fundacion BBVA, Spain: 46 - 83.

Smith R, Ainley D, Baker K, Domack E, Emslie S, Fraser B, Kennet J, Leventer A, Mosley-Thompson E, Stammerjohn S, Vernet M (1999) Marine Ecosystem Sensitivity to Climate Change. *Bioscience*. **49**, 393 - 404.

Steig E, Schneider D, Rutherford S, Mann M, Comiso J, Shindell D (2009) Warming of the Antarctic ice-sheet surface since the 1957. *Int. Geophys. Year. Nature*. **457**, 459 - 462.

Tierney M, Southwell C, Emmerson L, Hindell M (2008) Evaluating and using stable-isotope analysis to infer diet composition and foraging ecology of Adélie penguins *Pygoscelis adeliae*. *Marine Ecology Progress Series*. **355**, 297–307.

Trivelpiece WZ, Trivelpiece S, & Volkman N (1987). Ecological segregation of Adélie, Gento, and Chinstrap penguins at King George Island, Antarctica. *Ecology*, 351-361.

Trivelpiece W, Buckelew S, Reiss C, Trivelpiece S (2007) The winter distribution of chinstrap penguins from two breeding sites in the South Shetland Islands of Antarctica. *Polar Biology*. **30** (10): 1231-1237.

Vander Zanden M, Cabana G, Rasmussen J (1997) Comparing the trophic position of littoral fish estimated using stable nitrogen isotopes and dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. **54**: 1142 - 1158.

- Volkman N, Presler P, Trivelpiece W (1980) Diets of *Pygoscelid* Penguins at King George Island, Antarctica. *Condor* **82**: 373 - 378.
- Wada E, Terazaki M., Kabaya Y, Nemoto T (1987) ^{15}N and ^{13}C abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep Sea Research*. **34**: 829 - 841.
- Weatherly J, Walsh J, Zwally HJ (1991) Antarctic sea ice variations and seasonal air temperature relationships. *Journal of Geophysical Research*. **96**, 15.119 - 15.130.
- Williams T (1995) *The Penguins (Spheniscidae)*. Oxford University Press.
- Wilson R, Puetz K, Bost C, Culik B, Bannasch R, Reins T, Adelung D (1993) Diel dive depth in penguins in relation to diel vertical migration of prey: whose dinner by candlelight?. *Marine Ecology Progress Series*. **94**, 101 - 104.
- Wilson R, Alvarez B, Latorre L, Adelung D, Culik B, Bannasch R (1998) The movements of Gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) from Ardley Island, Antarctica. *Polar Biology*. **19**, 407 - 413.
- Wilson P, Ainley D, Nur N, Jacobs S, Barton K, Ballard G, Comiso J (2001) Adélie penguin population change in the Pacific sector of Antarctica: relation to sea-ice extent and the Antarctic Circumpolar Current. *Marine Ecology Progress Series*. **213**, 301 - 309.
- Woehler E, Croxall, J (1997) The status and trends of Antarctic and sub-Antarctic seabirds. *Marine Ornithology*. **25**, 43 - 66.
- Yuan X, Martinson D (2000) Antarctic sea-ice extent variability and its global connectivity. *Journal of Climate*. **13**, 1697 - 1717.
- Zhou M, Niiler P, Zhua Y, Dorland R (2006) The western boundary current in the Bransfield Strait, Antarctica. *Deep Sea Research*. **53**, 1244 - 1252.