

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y ECOLOGÍA TRÓFICA DE DOS
ESPECIES SIMPÁTRICAS DEL GÉNERO *PYGOSCELIS*
EN LAS ISLAS SHETLAND DEL SUR, ANTÁRTIDA

LIC. MARIANA ALEJANDRA JUÁRES

Director: **Dr. Néstor Rubén Coria**

Co-Director: **Dr. Carlos Darrieu**

UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PLATA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES Y MUSEO

2013



Dedicada a Alejandro Carlini

No podría afirmar que la tesis está, biológicamente hablando,
a la altura de la circunstancia,
pero el cariño que lleva consigo indudablemente si lo está.

Agradecimientos

En primer lugar quiero agradecer a mi familia, a quien adoro. Sin ellos nada de todo esto hubiera sido posible, ni yo sería lo que soy... con todo lo que ello implica! A mi papá Ricky, mi mamá Moni, mi hermano Diego, mi cuñada Flavia, mis dos hermosas sobrinas Renata y Emilia y, aunque hoy no estén literalmente presentes, a mis abuelos. A mi prima Ceci y a mi tía Mary, por el aguante en cada campaña. A todos, gracias por incentivar me, apoyarme y acompañarme siempre.

A mis directores, a todos ellos, a los que están hoy presentes físicamente y a los que hoy están presentes de una manera diferente... pero están. Al doctor Néstor “Coco” Coria, al doctor Ale Carlini, a la “doctora Mecha” Santos y al doctor Carlos Darrieu. En primer lugar, gracias por darme la posibilidad de conocer Antártida y cumplir lo que era un sueño para mí. Gracias por confiar en mí, por hacer de Varela un lindo lugar para trabajar, simplemente muchísimas gracias por todo. De todos ustedes aprendí mucho y no sólo de biología.

A mis grandes amigas Euge, Mechita, Vivian P. y Flor. Gracias por estar siempre, por aguantar mis momentos “hipotiroideos” y por generar tantas risas. Un eterno gracias al viento porque nos amontonó.

A Blanquita, por su fe.

A mi segunda familia, la familia Moreira, que no los nombro porque son mil! Gracias por abrirme las puertas de su hogar y por tanto cariño.

A mis compañeros (muchos de ellos amigos) de Varela. Al Negro, Javi, Aldito, Gabriel, Mitsu, Ramiro, Fernando, Virginia y Emilce. Gracias porque siempre estuvieron presentes y colaboraron para hacer más fácil y divertida todas las tareas. Particularmente, el más sincero agradecimiento a Gaby y Aldito que organizaron y analizaron las muestras de dieta.

A la gente que trabajo en el terreno, poniendo su esfuerzo en este proyecto. A Lucre, el Gasco y el Chango, tres amigos más. A Giova, Sol, Martín, Marcela, Bruno, Inés, Guillermo y Paula. A los “mammals” por ayudarnos. Obviamente a Mecha y Euge, again. A todos ellos, gracias también por tantos buenos momentos refugieros.

Gracias a Pipo Casaux por responder todas las dudas y acompañarnos en este proceso.

A Euge Moreira y Esteban Barrera-Oro por la determinación de los otolitos.

A Rita Santos por analizar las muestras de sangre. Gracias totales Mamía!

A Leo Cantoni y al Colo Viqueira. Gracias por su constante apoyo técnico y por el software de la “ColoCompany”.

Al Servicio Meteorológico Nacional Argentino, por proporcionarnos la información meteorológica disponible para la Base Carlini.

Al Servicio de Hidrografía Naval de Argentina, Departamento de Oceanografía (Sra. Beatriz Lorenzo), por brindarnos los datos de extensión de hielo marino en el Mar de Weddell.

A Sharon Stammerjohn, Base Palmer, Antarctica Long-Term Ecological Research Program. La información de extensión de hielo en el oeste de la Península Antártica se obtuvo del Programa antártico LTER, cuyo almacenamiento de información recibe el apoyo de la Oficina de Programas Polares, NSF Grants OPP-9011927, OPP-9632763 y OPP-0217282.

Las caricaturas que se encuentran al inicio de cada capítulo y al finalizar este trabajo fueron obtenidas del Facebook oficial del dibujante caricaturista Ricardo Siri Liniers.

Este trabajo contó con el apoyo logístico y/o financiero del Instituto Antártico Argentino (Dirección Nacional del Antártico) y del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET).

Puede que este tesis este, en parte, escrita en primera persona del singular, también es altamente probable que hayan quedado párrafos escritos en primera persona del plural. La verdad es que sería prácticamente imposible pensar que este trabajo pudo haber sido llevado a cabo por una sola persona. Incluso, debo confesar que no me sienta cómoda la singularidad en las palabras. Independientemente de la gramática, quiero enfatizar que este fue un trabajo en conjunto, el resultado del esfuerzo de mucha gente que trabajo en el terreno para recolectar los datos, trabajo en el laboratorio analizando muestras (de dieta, de sangre, de otolitos), trabajo desde sus computadoras corrigiendo escritos, análisis estadísticos, armando software y demases, además de invertir largas horas de su tiempo “discutiendo” los métodos de muestreo, los pasos a seguir y los resultados obtenidos.

Esta tesis es obra de todos, espero les guste!



Índice

AGRADECIMIENTOS	i
RESUMEN	vi
ABSTRACT	ix
CAPÍTULO 1 – INTRODUCCIÓN	- 1 -
1.1 La Antártida	2
1.2 Los Pingüinos	3
1.2.1 Pingüinos Pygoscélicos	4
1.3 La Antártida y el Cambio climático	6
1.4 El Cambio climático y su efecto sobre los niveles tróficos inferiores	9
1.5 El Cambio climático y su efecto sobre los niveles tróficos superiores	11
1.6 Importancia del Programa de Monitoreo del Ecosistema Antártico	13
1.7 Área de estudio	14
1.8 Objetivos	17
CAPÍTULO 2 – CRONOLOGÍA REPRODUCTIVA	- 18 -
2.1 Introducción	19
2.2 Materiales y Métodos	21
2.2.1 Datos Meteorológicos	21
2.2.2 Cronología reproductiva	21
2.2.3 Análisis estadístico	22
2.3 Resultados	23
2.3.1 Datos Meteorológicos	23
2.3.2 Cronología del Pingüino Adelia	24
2.3.3 Cronología del Pingüino Papúa	26
2.3.4 Comparación inter-específica	28
2.4 Discusión	28
CAPÍTULO 3 – PARÁMETROS REPRODUCTIVOS Y TENDENCIAS POBLACIONALES	- 31 -
3.1 Introducción	32
3.2 Materiales y Métodos	34
3.2.1 Peso de los adultos de Pingüino Adelia (Método A1)	34
3.2.2 Tamaño de la población reproductiva (Tendencia Poblacional – Método A3)	35

3.2.3 Éxito reproductivo – Método A (Método A6, Procedimiento A)	36
3.2.4 Éxito reproductivo – Método B (Método A6, Procedimiento B)	36
3.2.5 Curvas de crecimiento de los pichones	37
3.2.6 Peso de los pichones al emplume (Método A7)	37
3.2.7 Análisis estadístico	38
3.2.8 Tendencias a largo plazo e Índices climáticos	39
3.3 Resultados	40
3.3.1 Parámetros poblacionales y reproductivos del Pingüino Adelia	40
<i>Tendencia poblacional y Éxito reproductivo</i>	40
<i>Crecimiento de los pichones y Peso al emplume</i>	44
3.3.2 Parámetros poblacionales y reproductivos del Pingüino Papúa	47
<i>Tendencia poblacional y Éxito reproductivo</i>	47
<i>Crecimiento de los pichones y Peso al emplume</i>	49
3.3.3 Comparación inter-específica	53
3.3.4 Tendencias poblacionales a largo plazo	53
3.4 Discusión	56
CAPÍTULO 4 – SUPERVIVENCIA Y FIDELIDAD	- 64 -
4.1 Introducción	65
4.2 Materiales y métodos	66
4.2.1 Marcado de adultos reproductores	66
4.2.2 Recapturas	67
4.2.3 Ubicación geográfica de los grupos reproductivos	68
4.2.4 Análisis estadístico	68
4.3 Resultados	69
4.3.1 Pingüino Adelia	69
<i>Tasas de Supervivencia y Retorno</i>	69
<i>Fidelidad a la pareja</i>	73
<i>Fidelidad al sitio de nidificación</i>	73
4.3.2 Pingüino Papúa	75
<i>Tasas de Supervivencia y Retorno</i>	75
<i>Fidelidad a la pareja</i>	78
<i>Fidelidad al sitio de nidificación</i>	79

4.3.3 Comparación inter-específica	80
4.4 Discusión	80
CAPÍTULO 5 – DIETA Y PATRONES DE BUCEO	- 87 -
5.1 Introducción	88
5.2 Materiales y Métodos	90
5.2.1 Dieta del pichón (Método A8)	90
5.2.2 Duración de los viajes de alimentación (Método A5) y Patrones de buceo	92
5.2.3 Análisis estadístico	96
5.3 Resultados	97
5.3.1 Ecología trófica del Pingüino Adelia	97
<i>Composición de la dieta</i>	97
<i>Pesos de los contenidos estomacales</i>	98
<i>Distribución de tallas de krill antártico</i>	99
<i>Duración de los viajes de alimentación y Patrones de buceo</i>	102
<i>Correlaciones con medidas de performance reproductiva</i>	107
5.3.2 Ecología trófica del Pingüino Papúa	108
<i>Composición de la dieta</i>	108
<i>Pesos de los contenidos estomacales</i>	110
<i>Distribución de tallas de krill antártico</i>	112
<i>Duración de los viajes de alimentación y Patrones de buceo</i>	114
<i>Correlaciones con medidas de performance reproductiva</i>	119
5.3.3 Comparación inter-específica	120
5.4 Discusión	122
CAPÍTULO 6 – INTEGRACIÓN	- 127 -
Pingüino Adelia	128
Pingüino Papúa	130
BIBLIOGRAFÍA	133
ANEXOS	146

Resumen

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y ECOLOGÍA TRÓFICA DE DOS ESPECIES SIMPÁTRICAS DEL GÉNERO *PYGOSCELIS* EN LAS ISLAS SHETLAND DEL SUR, ANTÁRTIDA

Los pingüinos Adelia (*Pygoscelis adeliae*) y Papúa (*P. papua*) son dos de las tres especies de pingüinos pygoscelídeos, los cuales constituyen la avifauna dominante del Continente Antártico. Durante el período reproductivo, el Pingüino Adelia presenta una distribución circumpolar, con colonias situadas tanto en el continente como en la Península Antártica e islas antárticas y subantárticas. En cambio, el rango del Pingüino Papúa es fundamentalmente circumpolar subantártico, no obstante, también existen sitios de nidificación en la Península Antártica e islas asociadas. El presente estudio se llevó a cabo en Punta Stranger, Península Potter, Isla 25 de Mayo (62°15'S, 58°37'O), donde ambas especies reproducen en simpatria. El área de estudio se encuentra próxima al límite norte del rango de distribución reproductiva del Pingüino Adelia y al límite sur del rango correspondiente del Pingüino Papúa.

En la región de la Península Antártica se han observado algunas de las señales más claras de cambio climático. El calentamiento atmosférico y de la superficie del mar y la consecuente reducción en la extensión y duración del hielo marino modificarían la abundancia, distribución y composición de los niveles tróficos inferiores, lo cual afectaría la dinámica poblacional de los predadores superiores, como los pingüinos. Por otra parte, también se registró un incremento en la frecuencia de años con mayor acumulación de nieve, lo cual reduciría los sitios disponibles para la nidificación y/o la performance reproductiva de aquellos predadores que requieren áreas libres de hielo y nieve durante el período reproductivo.

El objetivo general del presente trabajo fue la comparación interanual e inter-específica de distintos parámetros reproductivos y tróficos de los pingüinos Adelia y Papúa, a fin de contribuir en el entendimiento de los dramáticos cambios poblacionales registrados en ambas especies. El período de estudio abarcó las temporadas reproductivas 2007/08 a 2011/12, en las cuales se registraron diferencias en la presencia y persistencia de nieve acumulada en el terreno al comienzo de la reproducción. En los años 2007/08 y 2009/10 existió una elevada acumulación de nieve, la cual fue superior en Postcatedral respecto a Precatedral (zonas en que se dividió la colonia).

En el área de estudio, las poblaciones de Pingüino Adelia evidenciaron una declinación del 64% en el número de parejas reproductivas registradas en los últimos 17 años, además de una reducción del 81% en la cantidad de pichones emancipados. Por el contrario, la población de Pingüino Papúa se incrementó un 91% en el mismo período, aunque no se evidenció una tendencia significativa en la cantidad de pichones que emplumaron. A largo plazo, existió una marcada relación positiva entre la tendencia poblacional del Pingüino Adelia y la extensión del hielo marino del Mar de Weddell (principalmente durante los meses de otoño-invierno), el cual sería su hábitat invernal. Por el contrario, en el Pingüino Papúa, especie residente y no pagofílica, se evidenció una asociación negativa entre la tendencia poblacional y la extensión anual de la capa de hielo marino de la región oeste de la Península Antártica.

Durante el período de estudio, la segregación en la fenología reproductiva no fue evidente en la totalidad de las temporadas analizadas, posiblemente producto de la variabilidad observada en la cronología del Pingüino Papúa. En el Pingüino Adelia el comienzo de la reproducción fue consistente entre años y zonas geográficas dentro de la colonia. Por el contrario, en el Pingüino Papúa se registró tanto una variabilidad interanual como un asincronismo estacional de la fenología reproductiva, la cual se relacionó con las condiciones locales presentes en la colonia. Durante las temporadas 2007/08 y 2009/10 se evidenció un retraso reproductivo. Además, las parejas nidificando en Postcatedral reprodujeron más tardíamente respecto de aquellas parejas situadas en Precatedral. Por otra parte, en el Pingüino Adelia la fidelidad por el sitio de nidificación fue elevada, si bien existieron pérdidas de grupos reproductivos enteros no se evidenció redistribución de las aves dentro de la colonia. En cambio, en el Pingüino Papúa existió una menor fidelidad por el sitio de nidificación, con cambios en la disposición espacial de los grupos reproductivos, lo cual fue más acentuado durante el año 2009/10. De esta manera, en el Pingüino Papúa la plasticidad observada tanto en la fenología reproductiva como en la elección del sitio de nidificación contribuiría a amortiguar los efectos adversos de la mayor acumulación de nieve en el terreno, manteniendo un éxito reproductivo relativamente estable y elevado en el total de la población. Por el contrario, el Pingüino Adelia no pudo evitar los efectos negativos de la presencia de nieve, lo cual se evidenció en distintas medidas de performance reproductiva.

En ambas especies, existieron evidencias que sugirieron una declinación en la disponibilidad de presas (krill antártico *Euphausia superba*) desde la temporada 2007/08 a la 2010/11, con un aparente incremento en la siguiente estación reproductiva. En el Pingüino Adelia las menores tasas de supervivencia y retorno registradas principalmente en las hembras durante el año 2010/11 evidenciarían la elevada influencia de la disponibilidad de presas sobre la dinámica poblacional y el elevado esfuerzo energético que implicaría la reproducción para las hembras. Este escenario seguramente potenció los efectos adversos que podrían ocasionar las

bandas alares. Por el contrario, en el Pingüino Papúa no existieron evidencias de que la disponibilidad del recurso alimenticio haya afectado la supervivencia y el retorno de la población. No obstante, la acumulación de nieve registrada durante el año 2009/10 podría haber influido en la decisión de no reproducir, al menos en el área de estudio, dado que durante esa temporada se registraron los menores valores de ambas tasas en ambos sexos. Es decir, existieron distintos factores que afectaron de una manera diferencial a las dos poblaciones de pingüinos.

A pesar de la aparente declinación del alimento, en todas las temporadas ambas especies dependieron del krill antártico como presa principal. Sin embargo, las diferencias en las tallas de krill consumido, en las profundidades máximas utilizadas durante el forrajeo y en los patrones de buceos característicos de cada especie sugirieron una segregación del nicho trófico. Por otra parte, el análisis de la ecología trófica permitió evidenciar una mayor plasticidad en el comportamiento de alimentación del Pingüino Papúa respecto a su congénere. En ambas especies, dicha plasticidad, en mayor o menor medida, permitiría afrontar la variabilidad registrada en las poblaciones de presas minimizando los efectos negativos de la declinación del recurso alimenticio sobre la supervivencia y crecimiento de los pichones.

En resumen, no sólo los factores operando durante el período invernal determinarían la tendencia poblacional de estas especies, también existirían factores actuando durante el período reproductivo que influirían marcadamente sobre la dinámica poblacional. En general, el cambio climático enfrenta a las especies a condiciones menos predecibles en tiempo y espacio, y solo aquellas capaces de modificar considerablemente su biología reproductiva y/o ecología trófica podrán enfrentar exitosamente tal escenario.

Abstract

BREEDING BIOLOGY AND TROPIC ECOLOGY OF TWO SYMPATRIC SPECIES OF THE GENUS *PYGOSCELIS* ON THE SOUTH SHETLAND ISLANDS, ANTARCTICA

Adélie (*Pygoscelis adeliae*) and Gentoo (*P. papua*) penguins are two of the three species of pygoscelid penguins, which are the dominant birds of Antarctica in terms of biomass. During breeding period, Adélie Penguin has a circumpolar distribution, with colonies located around the Antarctic continent, South Shetland Island, South Orkney Island and South Sandwich Island. By contrast, the breeding range of Gentoo Penguin is circumpolar mainly in sub-antarctic islands, although there are nesting sites in Antarctic Peninsula and associated islands. The present study was conducted at Potter Peninsula, Isla 25 de Mayo/King George (62°15'S, 58°37'W), South Shetland Island, Antarctica, where both species breed sympatrically. The study area is located near the northern limit of breeding distribution range of Adélie Penguin and the southern limit of range for Gentoo Penguin.

Some of clearest signals of climate change have been recorded in the Antarctic Peninsula. The increase in atmospheric and sea surface temperatures and the consequent reduction in extent and duration of sea-ice would alter abundance, distribution and composition of lower trophic levels, affecting in turn the population dynamics of predators, such as penguins. Moreover, as a consequence of climate change, an increase in the frequency of years with greater snow accumulation was registered, which may reduce the available of nesting sites and/or breeding performance of predators that require areas free-ice and snow during breeding season.

The general aim of this work was to compare inter-annually and inter-specifically different breeding and feeding parameters of Adélie and Gentoo penguins, to contribute to the understanding of dramatic contrasting population changes recorded in both species. The study period covered 2007/08 to 2011/12 breeding seasons, in which differences in snow presence and persistence in the colony at the beginning of reproduction were registered. During 2007/08 and 2009/10 seasons there was a high snow accumulation, being greater in Postcatedral than Precatedral (areas in which the colony was divided).

In the study area, Adélie Penguin population showed a decline by 64% in number of breeding pairs recorded in the last 17 years, as well as an 81% reduction in number of chicks emancipated. By contrast, Gentoo Penguin population increased by 91% in the same period, although no evidence of a significant trend in the number of fledged chicks was recorded. In this long-term period, there was a strong positive relationship between breeding population trend of Adélie Penguin and sea-ice extent in Weddell Sea (mainly in the autumn-winter months), which it has been stated as their winter habitat. In opposition, in Gentoo Penguin who is a resident and pagofilic species, it was evidenced a negative association between breeding population trends and annual sea-ice extent in the western Antarctic Peninsula.

During the study period, the breeding phenology segregation was not evident in all seasons, possibly as result of the observed variability in the chronology of Gentoo Penguin. The beginning of reproduction for Adélie Penguin was consistent between years and geographic zones within the colony. In contrast, in Gentoo Penguin it was recorded both interannual variability and seasonal asynchrony of breeding phenology, which was related to local conditions present in the colony. In years with high snow accumulation on the ground, the breeding cycle showed a general delay. Furthermore, the pairs nesting at Postcatedral zone reproduced later than those located in Precatedral. Moreover, nest-site fidelity was lower in Gentoo Penguin and even changes in the spatial disposition of breeding groups were observed during each season, with a remarkable redistribution in 2009/10. Conversely, nest-site fidelity was high in Adélie Penguin; although there were losses of whole breeding groups, it was not observed redistribution of birds within the colony. Thus, the plasticity observed both in breeding phenology and selection of nesting sites in Gentoo Penguin helped buffer the impact of unfavorable local conditions result of increased snow accumulation, maintaining a relatively stable and elevated breeding success in the entire population. Instead, the adverse effects of snow presence could not be avoided by Adélie Penguin, which was evidenced in different measures of breeding performance.

In both species, there were indications that suggested a decline in availability of prey (Antarctic krill *Euphausia superba*) from 2007/08 to 2010/11 season, with an apparent increase in the next breeding season. In Adélie Penguin, the lower survival and return rates registered during 2010/11 mainly in females, would evidence both the elevated influence of prey availability on population dynamics and the high reproductive effort for females. This scenario probably potentiated the adverse effects that could cause the flipper bands. By contrast, in Gentoo Penguin there was no proof that food availability has affected strongly the survival and return rates. However, the snow accumulation recorded during 2009/10 season could have influence in the decision to not reproduce, at least in the study area, since during this season it

was recorded the lowest values in both rates. In other words, there were diverse factors that affected to two populations differentially.

Despite the apparent decline of food, both species chose Antarctic krill as the main prey in all seasons. However, differences in sizes of krill consumed, in maximum foraging depths recorded and in the diving patterns characteristic of each species suggested a possible trophic niche segregation. Furthermore, the analysis of feeding behavior demonstrated greater trophic plasticity in Gentoo Penguin regarding its congener. In both species, although in different extent, this plasticity allows them withstand the variation in prey populations, minimizing the negative effects of decline of food on survival and growth chicks.

In summary, both factors operating during winter and during the breeding period would strongly influence the dynamic of these populations. In general, species have to face variable conditions through time and space caused by climate change, and only those with significantly plasticity in breeding biology and/or trophic ecology will be able to cope with this variability.

CAPÍTULO 1

Introducción



1.1 LA ANTÁRTIDA

La Antártida es un continente único y peculiar en varios aspectos, siendo uno de ellos su carácter internacional, dado que ningún país ejerce una soberanía real sobre el territorio antártico. Las relaciones internacionales están reguladas a través de un acuerdo que entró en vigencia en el año 1961, el Tratado Antártico, un instrumento jurídico que plantea las bases para una correcta administración del continente llevada a cabo por varias naciones. Alejada de los conflictos internacionales y de la actividad nuclear, la Antártida se convirtió en una reserva internacional dedicada a la paz y a la ciencia. Con este propósito, se definió geopolíticamente el territorio Antártico como todas aquellas tierras y barreras de hielo ubicadas al sur de los 60° de latitud Sur (Fig. 1.1). Según esta definición, las islas antárticas son aquellas ubicadas al sur dicho paralelo, quedando las islas subantárticas situadas al norte del mismo.

Por otra parte, también suele utilizarse un concepto biogeográfico, la Convergencia Antártica, para definir el límite norte del territorio antártico. Dicha Convergencia es una característica marina que marca un límite entre las aguas polares frías que rodean al continente y las aguas templadas de los océanos Atlántico, Pacífico e Índico ubicadas al norte de dicha línea (Fig. 1.1). Señala una división de áreas con diferentes asociaciones de vida marina y si bien no tiene un límite fijo, el mismo suele establecerse cercano a los 58° de latitud Sur.

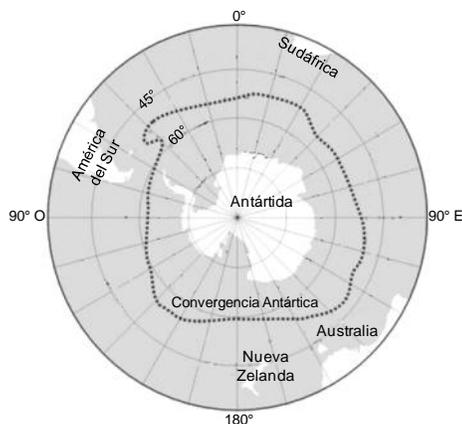


Figura 1.1: El paralelo 60° S representa el límite norte del sector Antártico según lo definido geopolíticamente por el Tratado Antártico. En el mapa también se indica la posición de la Convergencia Antártica (línea punteada), límite entre las aguas frías polares y las templadas.

Dado que el presente trabajo se llevó a cabo en una isla antártica que forma parte del archipiélago de las Shetland del Sur, cuya legislación se encuentra bajo las disposiciones del Tratado Antártico, en adelante utilizaremos los términos planteados según los límites fijados por dicho tratado.

Convencionalmente se suele dividir al continente antártico a partir de una línea imaginaria trazada entre las escotaduras ubicadas en los mares de Weddell y de Ross (Fig. 1.2), quedando lo que se conoce como Antártida Occidental al oeste de dicha línea y la Antártida Oriental al este de la misma. Formando parte del sector Occidental, la Península Antártica es la

extensión de tierra más septentrional que se proyecta hacia América del Sur. El Mar de Bellingshausen baña la costa oeste de la Península, mientras que al este se encuentra circundada por el Mar de Weddell (Fig. 1.2). Su límite sur presenta algunas controversias, con extensiones que varían en unos grados de latitud. Específicamente para el sector Oeste de la Península Antártica (OPA), que será parte de nuestro foco de atención, utilizaremos los límites definidos por Ducklow et al. (2007). Con una extensión de 1500 km aproximadamente, la región OPA se extiende desde la punta norte de la Península, cercana a los 63°S y 60°O, hasta los 75°S y 80°O.

Al norte de la Península se encuentra el Mar de Escocia (Fig. 1.2), mayormente ubicado en el Océano Atlántico Sur. Se halla circundado por el Arco de Escocia que es un arco volcánico oceánico y de cordillera submarina cuyas cumbres más prominentes emergen por sobre el nivel del mar constituyendo un archipiélago que está compuesto por las islas subantárticas Georgias del Sur, Sandwich del Sur y Aurora, y las islas antárticas Orcadas del Sur y Shetland del Sur.

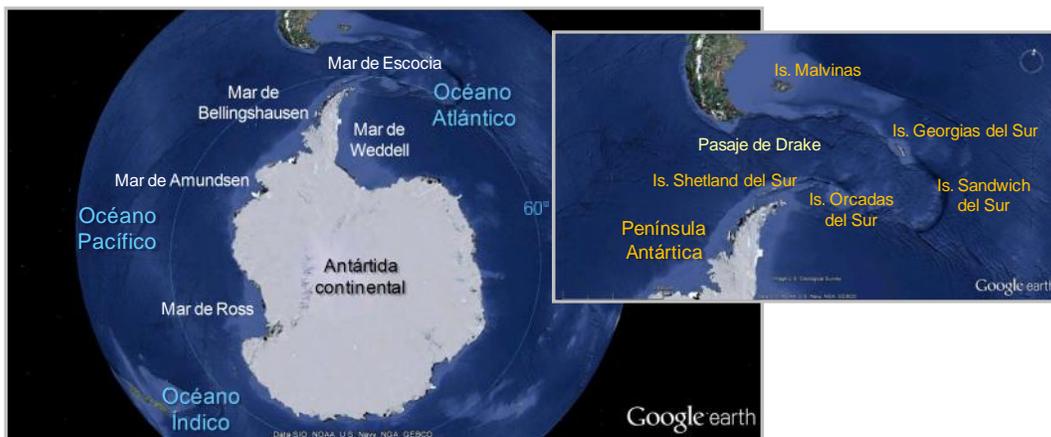


Figura 1.2: Océanos y mares que bañan las costas del Continente Antártico. En el mapa ubicado a la derecha se incluyen las principales islas que se encuentran cercanas a la Península Antártica formando parte del Arco de Escocia, sobre el mar homónimo.

1.2 LOS PINGÜINOS

La familia Spheniscidae (Orden Sphenisciformes) está conformada por 17 especies de pingüinos, repartidas en seis géneros (Anexo 1), que presentan una amplia distribución en el Hemisferio Sur. Son típicas de mares fríos y templados, con una única especie tropical viviendo sobre el ecuador, en las Islas Galápagos. Constituyen un grupo uniforme de aves marinas no voladoras fuertemente modificadas y adaptadas a la vida acuática (Young 1994, Williams 1995).

Los pingüinos son aves longevas con una elevada tasa de supervivencia en adultos (Williams 1995). Si bien pasan la mayor parte del tiempo en el agua, dependen de la tierra para reproducir. Normalmente nidifican en colonias por las cuales presentan una elevada filopatría (Ainley et al. 1995, Williams 1995), es decir, suelen regresar a reproducir a su colonia natal y ocupar el mismo sitio año tras año. Otro aspecto importante es la monogamia, los pingüinos suelen mantener una pareja estable a través de las temporadas reproductivas (Williams 1995).

Representan aproximadamente el 90% de la biomasa aviar (Woehler 1993, Williams 1995), constituyendo un grupo de predadores de suma importancia como indicadores del estado del ecosistema y de la variabilidad ambiental (CCRVMA 2004). Son aves marinas sumamente sensibles a los cambios en la disponibilidad de sus presas, principalmente durante la reproducción, y vulnerables a las presiones antrópicas y a la degradación o alteración tanto del medio marino como terrestre (Croxall et al. 1999, Trathan et al. 2008, entre otros).

Si bien la mayoría de las especies de pingüinos se distribuyen entre los 45 y 60° de latitud Sur, las especies con poblaciones más numerosas se encuentran al sur de la Convergencia Antártica. De las 17 especies que conforman el grupo, ocho presentan un rango reproductivo que incluye al sector antártico y subantártico, de las cuales cinco nidifican en Antártida (Anexo 1. Williams 1995). Entre estas últimas encontramos al Pingüino Emperador (*Aptenodytes forsteri*), al Macaroni (*E. chrysolophus*) y a 3 especies del género *Pygoscelis*.

1.2.1 PINGÜINOS PYGOSCÉLIDOS

El género *Pygoscelis* está conformado por tres especies: el Pingüino Adelia (*P. adeliae*; Fig. 1.3); el Pingüino Papúa (*P. papua*; Fig. 1.4) y el Pingüino Barbijo (*P. antarctica*). En conjunto, los pingüinos pygoscelidos constituyen el 70% del total de la biomasa de aves en Antártida (Everson 1977). Presentan la distribución más austral entre todas las especies de pingüinos, a excepción del Emperador.



Figura 1.3: Adulto de Pingüino Adelia (*Pygoscelis adeliae*) en la costa de Caleta Potter, Península Potter, Isla 25 de Mayo, Shetland del Sur.
Fotografía original: Dr. Negrete Javier

Con un rango de distribución delimitado entre los 54 y 77° de latitud Sur (Williams 1995), las colonias de Pingüino Adelia se localizan más al sur respecto a sus congéneres. Existen sitios reproductivos alrededor del continente antártico, es decir, presentan una distribución circumpolar (Young 1994), nidificando tanto en el continente como en la Península Antártica e islas antárticas y subantárticas. Por su parte, el Pingüino Papúa presenta un rango reproductivo definido entre los 46 y 65°S (Bost y Jouventin 1990, Williams 1995), con colonias situadas más al norte respecto a sus congéneres. Si bien existen áreas reproductivas en la Península Antártica e islas antárticas, el Pingüino Papúa presenta una distribución esencialmente circumpolar subantártica (Trivelpiece et al. 1987). De hecho, las poblaciones más importantes en cuanto a número de individuos son aquellas que reproducen en las islas Georgia del Sur, Malvinas y Kerguelen (Woehler 1993). El Pingüino Barbijo presenta una ubicación intermedia, nidificando en la Península Antártica y las islas ubicadas al sur de la Convergencia Antártica (Trivelpiece et al. 1987).

Existe cierto grado de solapamiento en la distribución del género y es principalmente en la Península Antártica e islas asociadas donde suelen reproducir en simpatria, encontrándose áreas donde las especies co-ocurren tanto espacial como temporalmente durante la temporada reproductiva.



Figura 1.4: Individuos adultos de Pingüino Papúa (*Pygoscelis papua*) en la costa de Punta Stranger, Península Potter, Isla 25 de Mayo, Shetland del Sur.

Fotografía original: Lic. Albelo Fabián.

Si bien las tres especies están relacionadas y muestran rasgos comunes, presentan estrategias de vida que suelen diferir, y es normalmente sobre la base de dichas diferencias que se plantean las posibles explicaciones de las tendencias poblacionales observadas en cada especie. Con el correr de las páginas se profundizará sobre estas características, no obstante, en la Tabla 1.1 se resumen las principales diferencias ecológicas en las estrategias de vida de los pingüinos Adelia y Papúa cuyas colonias reproductivas se encuentran ubicadas en la Península Antártica e islas adyacentes, eje del presente estudio.

Tabla 1.1: Principales diferencias en las estrategias de vida de los pingüinos Adelia (*Pygoscelis adeliae*) y Papúa (*P. papua*) que reproducen en la región de la Península Antártica. Información compilada de Trivelpiece et al. (1987) y Ainley (2002).

Período		Adelia	Papúa
No reproductivo (O-I)	<i>Afinidad por el hielo</i>	Alta. Especie pagófila	Baja
	<i>Comportamiento</i>	Especie migradora	Especie no migradora
Pre-reproductivo (P)	<i>Alimentación</i>	Ayuna	No ayuna
Reproductivo (P-V)	<i>Cronología reproductiva</i>	Normalmente antes. Ciclo corto	Normalmente después. Ciclo largo
	<i>Viajes de alimentación</i>	Largos	Cortos. Viajes costeros
	<i>Profundidad de buceo</i>	Buceos más superficiales	Buceos más profundos

O: Otoño, I: Invierno, P: Primavera, V: Verano.

La dinámica de una población se encuentra regulada por varios factores, la interacción depredador-presa y la competencia intra e inter-específica son los principales factores biológicos. Por otro lado, los procesos climáticos pueden convertirse en factores abiótico sumamente importante, dado que pueden actuar alterando las interacciones del ecosistema y/o modificando las condiciones generales a las cuales las especies deben enfrentarse. Para entender mejor la dinámica de una población necesitamos conocer las interacciones entre los procesos físicos y biológicos que operan en el ecosistema del cual forma parte la población de estudio.

1.3 LA ANTÁRTIDA Y EL CAMBIO CLIMÁTICO

La Península Antártica (PA) es una de las tres regiones del planeta donde los efectos del cambio climático global son evidentes (King 1994, Smith et al. 1996, Vaughan et al. 2003). Particularmente, es en el sector Oeste de la Península Antártica (OPA) donde se han registrado las alteraciones climáticas más pronunciadas y significativas (Smith et al. 1996, Smith et al. 1999, Vaughan et al. 2003, Ducklow et al. 2007, entre otros), con una factible influencia sobre el cambio regional registrado más recientemente en el Mar de Escocia (Murphy et al. 2007a).

En los últimos 50 años se ha reportado una tendencia al incremento en la temperatura atmosférica, siendo particularmente significativo el aumento de la temperatura media durante los meses de invierno (Smith et al. 1996, Smith et al. 1999, Vaughan et al. 2003, Ducklow et al. 2007) en los cuales se evidenció un calentamiento de 5-6°C (Smith et al. 1999, Ducklow et al. 2007). También se ha registrado un incremento en la temperatura de la superficie del Mar de Bellingshausen, principalmente intensificado en las capas superiores a los 100 metros de profundidad, donde se ha detectado un incremento de 1°C en los meses de verano (Meredith y

King 2005). El calentamiento trae aparejado una serie de anomalías en la circulación atmosférica y oceánica que retroalimentan positivamente al cambio climático (Smith et al. 1999, Vaughan et al. 2003, Meredith y King 2005, Ducklow et al. 2007).

El rápido calentamiento produce cambios en la dinámica del hielo marino, evidenciados por la reducción tanto en el tiempo de permanencia, como en la extensión, concentración y espesor de la capa de hielo durante el invierno (Fraser et al. 1992, Smith et al. 1999, Smith y Stammerjohn 2001, Ducklow et al. 2007, Stammerjohn et al. 2008a, b, c, entre otros). La dinámica del hielo marino naturalmente presenta ciclos anuales de avance y retroceso, con condiciones óptimas episódicos que generalmente se repiten cada 4-5 años (Murphy et al. 1995, Fraser y Hofmann 2003). Como consecuencia del calentamiento ambiental, se ha reportado una disminución en la frecuencia de ocurrencia de años fríos con condiciones de hielo marino extenso (Fraser et al. 1992, Loeb et al. 1997) y una reducción significativa, cercana a los 3 meses, en el tiempo de permanencia del hielo marino, producto de una formación tardía acompañado de una retracción temprana de la cobertura de hielo (Trathan et al. 1996, Smith y Stammerjohn 2001, Stammerjohn et al. 2008a, b).

El hielo es una variable física sumamente importante que cumple con diversas funciones. En un sentido biológico, es un hábitat esencial que ofrece refugio, sustrato y alimento a diferentes especies. Por otra parte, actúa como una barrera física impidiendo el intercambio de gases, calor y humedad entre la atmósfera y el océano, incluso su formación anual es crítica para el movimiento de las corrientes oceánicas (Moline et al. 2008). Durante la constitución de la estructura del hielo marino se incrementa la salinidad y densidad del agua subyacente, lo cual puede influir en la formación de las aguas profundas que contribuyen al afloramiento de nutrientes. En primavera, cuando comienza la retracción de la cobertura de hielo, el derretimiento aporta agua dulce que estabiliza la superficie del agua favoreciendo la producción primaria (Moline et al. 2008). El hielo marino es vulnerable a pequeñas perturbaciones oceánicas y atmosféricas, y las variaciones crónicas en su dinámica acarrear profundas alteraciones a nivel biológico, hidrológico y meteorológico.

Con la reducción de la capa de hielo marino durante el invierno, se ve incrementado el flujo de calor oceánico y, consecuentemente, se amplifica la tendencia al aumento de la temperatura atmosférica (Vaughan et al. 2003, Ducklow et al. 2007). Asimismo, los cambios atmosféricos y criosféricos (propios del hielo) registrados durante los meses de invierno inducen a un aumento en la temperatura y salinidad de las aguas superficiales durante el verano, lo cual actúa reduciendo la producción de hielo marino durante el invierno, retroalimentándose positivamente el cambio ambiental (Meredith y King 2005).

Por otra parte, el calentamiento produce un aumento del derretimiento de glaciares y el colapso de numerosas barreras de hielo (Skvarca et al. 1999, Cook et al. 2005). Este aporte de agua dulce tiene consecuencias directas sobre la salinidad y estabilidad de la columna de agua (Clarke et al. 2007).

La Corriente Circumpolar Antártica (CCA) es una corriente marina que fluye de oeste a este alrededor de la Antártida. Transporta una voluminosa fuente de calor oceánico y de nutrientes, las Aguas Circumpolares Profundas (ACP). El calor que va circulando con ella es pasado a la atmósfera y a la criósfera, influyendo de esta manera en la tasa de derretimiento del hielo y aumentando el nivel del mar (Ducklow et al. 2007). La CCA es forzada topográficamente a fluir por la plataforma continental de la región OPA, causando intrusiones de la capa superior de las ACP, fuente de nutrientes para el fitoplancton de la región (Smith et al. 1999). Otro importante cambio registrado en el área es el aumento del flujo de calor desde las ACP hacia las aguas superiores (Ducklow et al. 2007), ello podría ser el resultado del aumento de la temperatura y/o del flujo de las ACP (Clarke et al. 2007).

Otra consecuencia del cambio ambiental es el aumento en la frecuencia de años con mayor acumulación de nieve (Turner et al. 2005, Thomas et al. 2008). Una posible explicación, quizás algo simplista, es que al disminuir la capa de hielo marino, el aire que normalmente pasaba por sobre la superficie del mismo ahora lo hace por sobre la superficie del mar y se carga de humedad, precipitando normalmente como nieve por las bajas temperaturas (Trivelpiece y Fraser 1996, McClintock et al. 2008, Boersma 2008). Sin embargo, otros autores han atribuido el aumento de las precipitaciones a los cambios en la circulación atmosférica que conllevan a un incremento en el número de ciclones (intensos vientos acompañados de fuertes tormentas) que se aproximan al Mar de Bellingshausen (Turner et al. 2005).

Si bien queda fuera de nuestro alcance, resulta interesante mencionar que en otras regiones antárticas los efectos del cambio global difieren marcadamente o son menos evidentes que en la región OPA. Existe una considerable variabilidad entre sitios respecto a las alteraciones en la temperatura o en la dinámica del hielo marino (Turner et al. 2005, Clarke et al. 2007, Forcada 2007, entre otros).

En la PA e islas del Arco de Escocia, el acelerado y significativo cambio ambiental registrado tiene una profunda incidencia sobre la abundancia, distribución y composición de la comunidad fitoplanctónica (Moline et al. 2004, Loeb et al. 2009, Montes Hugo et al. 2009) y zooplanctónica (Loeb et al. 1997, Atkinson et al. 2004, Reiss et al. 2008), con sustanciales consecuencias sobre las interacciones tróficas y, con ello, en la dinámica poblacional de los predadores tróficos superiores.

1.4 EL CAMBIO CLIMÁTICO Y SU EFECTO SOBRE LOS NIVELES TRÓFICOS INFERIORES

En Antártida, las cadenas alimenticias varían espacial y temporalmente (Clarke et al. 2007, Trathan et al. 2007). Sin embargo, a pesar de las ramificaciones naturales, el flujo de energía durante el verano en la región OPA tiende a estar dominado por el flujo principal desde el fitoplancton a través del zooplancton, predominantemente el krill, hacia los predadores tróficos superiores, entre los que se incluyen los pingüinos pygoscélicos (Fig. 1.7. Ducklow et al. 2006).

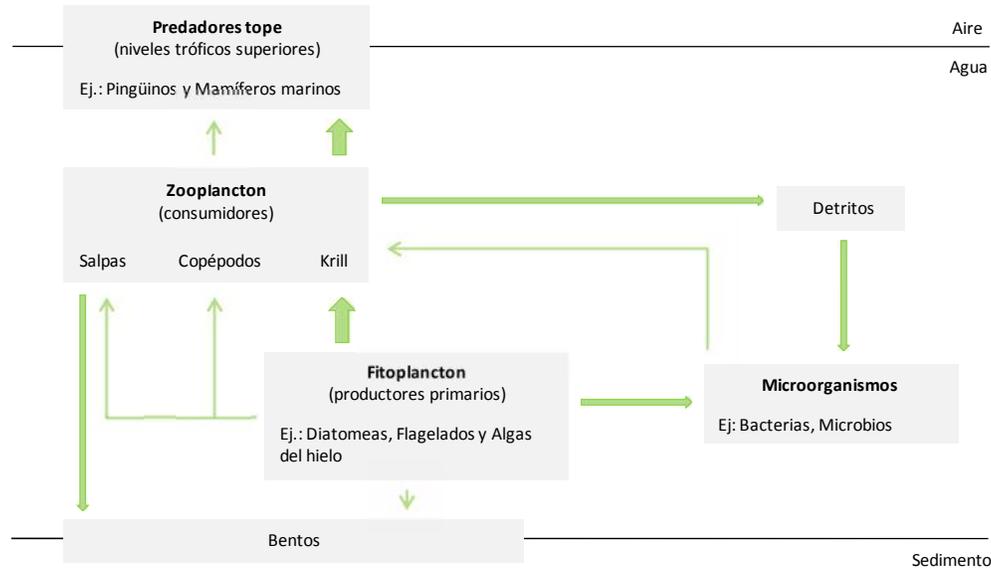


Figura 1.7: Diagrama ilustrando la estructura general de las redes tróficas antárticas. Las flechas indican el flujo de energía y el grosor de las mismas su dominancia en la región Oeste de la Península Antártica durante el verano (Ducklow et al. 2006). El flujo principal destaca al krill como consumidor clave para los predadores tróficos superiores; las salpas, los copépodos y el bentos (comunidad del fondo marino) tienen un rol secundario. Modificado de Clarke et al. 2007.

Cualquier perturbación en las interacciones tróficas puede traer aparejado profundos efectos en el ecosistema antártico. Un mecanismo por medio del cual el calentamiento climático induce cambios en la estructura y funcionamiento del ecosistema es por interrupción del desarrollo de las estrategias de vida de aquellas especies que son componentes clave (Rhodes y Odum 1996), afectando las interacciones depredador-presa tanto espacial como temporalmente (Moline et al. 2008). La mayoría de los organismos marinos antárticos presentan un ciclo de vida fuertemente dependiente de la estacionalidad y variabilidad interanual de la cobertura de hielo marino (Ducklow et al. 2007). Por ello, el ecosistema marino puede resultar más afectado por cambios en el tiempo de permanencia del hielo que por cambios en su extensión (Smith et al. 2003 a, b).

Durante el invierno, la concentración de fitoplancton suele ser extremadamente baja debido a la reducción de la radiación solar (Smith et al. 1999). Con frecuencia, una alta

producción fitoplanctónica está asociada con la zona marginal del hielo marino durante su retracción anual (Smith et al. 1999). Este afloramiento sirve como fuente de alimento para la comunidad zooplanctónica, entre los que se encuentra el krill antártico (*Euphausia superba*; de aquí en adelante krill). Con la reducción del hielo marino disminuye la disponibilidad de productores primarios asociados con dicho afloramiento (ver Moline et al. 2008). Por otra parte, en primavera, las poblaciones fitoplanctónicas están dominadas por diatomeas, algas unicelulares que son presa del krill adulto. Sin embargo, en el verano austral, Moline et al. (2004) han detectado una transición desde poblaciones dominadas por diatomeas a otras dominadas por criptofitas, algas unicelulares de un tamaño menor que el de las diatomeas. La alteración de la composición y biomasa de la comunidad fitoplanctónica tiene consecuencias sobre los patrones de distribución espacial y temporal de la abundancia del zooplancton (Moline et al. 2004).

El ciclo de vida anual del krill antártico se desarrolla en íntima asociación con el hielo marino (Quetin et al. 2007). Durante el invierno, tanto los adultos como las larvas y los juveniles dependen principalmente de las algas que crecen en asociación con el hielo marino como fuente de alimento (Quetin et al. 1996, Frazer et al. 2002). Además, el hielo les ofrece refugio contra la predación (Ross y Quetin 1991). De esta manera, el hielo es un factor crítico en la dinámica poblacional del krill, dado que su reducción puede influir en el éxito reproductivo de los adultos y en la supervivencia de los juveniles y, por ende, en el reclutamiento (Ross y Quetin 1991, Loeb et al. 1997, Quetin et al. 2007, Murphy et al. 2007b, Loeb et al. 2009).

El cambio climático también afecta la composición del zooplancton (Loeb et al. 1997, Atkinson et al. 2004). Se ha reportado una reciente declinación en la abundancia del krill y un incremento en la densidad de salpas en la región del Arco de Escocia (Loeb et al. 1997, Atkinson et al. 2004, Reiss et al. 2008). Los efectos del calentamiento sobre la población de krill parecen asociarse con la reducción del hielo marino durante los meses de invierno (Loeb et al. 1997, Murphy et al. 2007b) y/o con los cambios en la composición y abundancia fitoplanctónica durante el verano austral (Atkinson et al. 2004, Moline et al. 2004, Loeb et al. 2009). A diferencia del krill, las salpas suelen habitar aguas más cálidas, con menor cobertura de hielo marino y productividad primaria inferior (Nicol et al. 2000), por ello, se benefician frente al calentamiento ambiental (Loeb et al. 1997). Por otra parte, pueden alimentarse con gran eficiencia de partículas de pequeño tamaño, como las criptofitas, lo cual le permite amortiguar los cambios ocurridos en la estructura trófica primaria (ver Moline et al. 2004).

Las alteraciones en la composición y en las interacciones de la red trófica, pueden traer aparejadas graves consecuencias en la dinámica poblacional de los niveles tróficos superiores, principalmente de aquellos dependientes del krill. Las salpas representan una fuente de alimento

relativamente pobre y no suele ser elegidas como presa, con lo cual disminuye la transferencia de energía en la cadena trófica antártica (Loeb et al. 1997, Moline et al. 2008).

1.5 EL CAMBIO CLIMÁTICO Y SU EFECTO SOBRE LOS NIVELES TRÓFICOS SUPERIORES

Los niveles tróficos superiores, como las aves y los mamíferos marinos, integran y/o magnifican los efectos de la variabilidad en el medio físico y biológico, en una escala tanto espacial como temporal, convirtiéndose en buenos indicadores del estado del ecosistema (Fraser y Trivelpiece 1996, Trathan et al. 2007).

Las respuestas biológicas ante los efectos del cambio climático son complejas y pueden variar ampliamente según las características ecológicas y estrategias de vida de cada especie, y a las condiciones regionales y locales a las cuales las mismas deben enfrentarse (Forcada et al. 2006, Trathan et al. 2007, Forcada y Trathan 2009, entre otros). Entre las principales respuestas específicas se han registrado cambios en la distribución y en el rango reproductivo de las poblaciones, en su abundancia, fenología (cronología de los eventos biológicos), comportamiento y en las interacciones predador-presa (Trivelpiece y Fraser 1996, Croxall et al. 1999, Fraser y Hofmann 2003, Barbraud y Weimerskirch 2006, Trathan et al. 2007, Lynch et al. 2008, Miller y Trivelpiece 2008, Forcada y Trathan 2009, McClintock et al. 2010, entre otros).

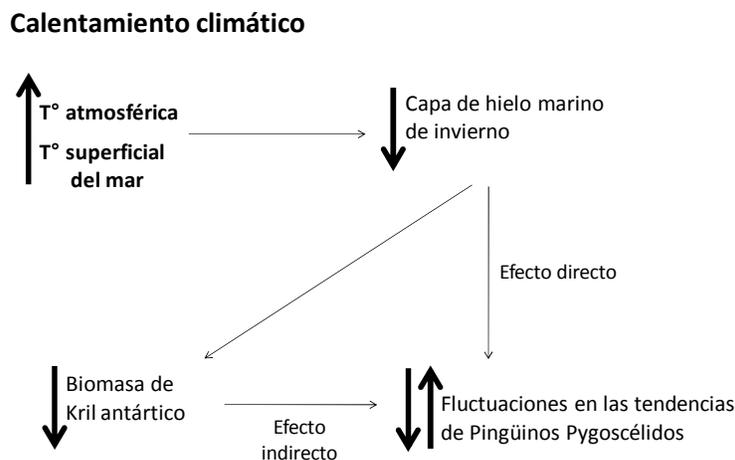


Figura 1.8: Esquema simplificado de las dos relaciones principales entre el calentamiento climático registrado en la Región de la Península Antártica y el tamaño poblacional de los predadores de los niveles tróficos superiores. Las respuestas de cada especie variarán según las estrategias de vida y las condiciones regionales y locales a las cuales deban enfrentarse.

En términos generales, entre los efectos del calentamiento ambiental sobre los predadores superiores se destacan aquellos relacionados con la pérdida o ganancia del hábitat crítico, ya sea durante el invierno o en el período reproductivo, y aquellos relacionados con la modificación en la estructura y abundancia de las redes tróficas (Fig. 1.8. Forcada 2007).

El calentamiento global va a afectar directa y negativamente a aquellas especies pagofílicas, que habitan o dependen del hielo marino. La reducción de la cobertura del hielo produce una pérdida de hábitat esencial. Una de las hipótesis actuales sugiere que, en general, la reducción del hielo marino produce condiciones en el hábitat más apropiadas para las especies menos dependientes del hielo (ej. Pingüino Papúa. Forcada et al. 2006, entre otros), las cuales incrementarán sus poblaciones, mientras que las especies que presenten una mayor afinidad al hielo marino sufrirán una declinación poblacional (ej. Pingüino Adelia. Fraser et al. 1992, Forcada et al. 2006, entre otros).

Como consecuencia indirecta del calentamiento ambiental, íntimamente relacionado con la reducción del hielo marino y el cambio en la composición del fitoplancton, se ha reportado una declinación en la abundancia de krill en la región del Arco de Escocia. En relación con la disminución en la disponibilidad de su presa, varias de las tasas vitales de los predadores dependientes del krill se han visto alteradas. Se han reportado importantes cambios, normalmente cíclicos, en el éxito reproductivo y en la supervivencia de los predadores (Croxall 1992, Croxall et al. 1999, Lynnes et al. 2002, Fraser y Hofmann 2003, Lynnes et al. 2004, Forcada et al. 2005, Forcada et al. 2006, Forcada et al. 2008, Forcada y Trathan 2009, entre otros), lo cual genera fluctuaciones en su dinámica poblacional (Murphy et al. 2007b). En este contexto, se planteó una hipótesis alternativa la cual sugiere que los cambios observados en las tendencias poblacionales de los predadores dependientes del krill tienen relación con la reducción en la disponibilidad de este componente fundamental (ej. Pingüino Adelia. Trivelpiece et al. 2011). Aquellas especies que presenten cierto grado de plasticidad en la composición de su dieta o en su comportamiento de alimentación podrán amortiguar los cambios registrados en la estructura de la red trófica (ej. Pingüino Papúa. Miller et al. 2009).

Además, el incremento de las precipitaciones nivales puede afectar a las poblaciones a través de la reducción de los sitios de nidificación y/o el éxito reproductivo (por ejemplo: Boersma 2008. Ver Capítulos 2 y 3). Las especies con una flexibilidad en su cronología reproductiva y en la elección del sitio de nidificación podrán minimizar los efectos adversos producto de la acumulación de nieve en la colonia reproductiva (esta tesis).

Si bien existe un acuerdo generalizado sobre los efectos que tiene la variabilidad ambiental sobre las poblaciones antárticas, los mecanismos ecológicos subyacentes no han sido completamente elucidados (Croxall et al. 2002). Muchas veces resulta complicado poder

diferenciar las respuestas poblacionales producto de una variabilidad natural de aquellas que son consecuencias de cambios ambientales antrópicos. Cualquier población en estado natural debe afrontar momentos críticos, pero el cambio ambiental las enfrenta a condiciones altamente variables en tiempo y espacio, y solo aquellas especies flexibles en uno o varios aspectos de su biología serán capaces de adaptarse a tal variabilidad (Forcada 2007, Forcada y Trathan 2009).

1.6 IMPORTANCIA DEL PROGRAMA DE MONITOREO DEL ECOSISTEMA ANTÁRTICO

Otras actividades antrópicas, tales como explotación y el turismo, pueden tener un fuerte impacto sobre las poblaciones. La sobreexplotación de especies puede producir cambios en la dinámica del ecosistema, convirtiéndose en un factor que dificulta la detección e interpretación de algunas respuestas biológicas que ocurren como consecuencia del cambio ambiental (Croxall et al. 2002, Trathan et al. 2007).

El ecosistema antártico ha sufrido varios eventos de sobreexplotación de sus recursos. En el siglo pasado, algunas especies de focas, pingüinos y ballenas han visto mermadas sus poblaciones a causa de la falta de regulación y conciencia en la extracción. Más recientemente, el foco de comercialización se dirigió a los peces y al krill.

En 1980, se firmó la Convención para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos (CCRVMA), que complementa al Tratado Antártico, y cuyo objetivo principal es la conservación de las poblaciones de aves, peces, crustáceos, moluscos y otras especies de organismos vivos, con la excepción del grupo de ballenas y focas que están incluidas dentro de los objetivos de otros acuerdos internacionales.

Luego de comprender la importancia de la supervisión y regulación de la extracción de los recursos marinos vivos en el Continente Antártico, en 1984, la CCRVMA planificó un Programa de Monitoreo del Ecosistema de la CCRVMA (PMEC) en el cual fueron planteados dos objetivos específicos:

1-. Detectar y registrar cambios significativos en componentes críticos del ecosistema, sirviendo como base para la conservación de los recursos vivos marinos; y

2-. Distinguir entre los cambios debidos a la explotación de especies comerciales de aquellos cambios que son producto de la variabilidad ambiental, tanto en el medio físico como biológico.

El componente principal es el monitoreo de aquellas especies consideradas dependientes, es decir, aquellos predadores de especies comercialmente explotadas (actualmente, el krill y los

peces). Pero, para poder distinguir entre los cambios que son producto de la extracción de aquellos debidos a la variabilidad ambiental, el programa también se encarga del seguimiento de especies explotadas, de las estrategias de extracción y de los parámetros ambientales.

No se monitorean todas las especies dependientes que forman parte del ecosistema, sino aquellas que probablemente responden a los cambios en la disponibilidad de las especies extraídas, por ello son normalmente llamadas “especies indicadoras”. Ellas deben ser predadores especialistas de especies claves, con un amplio rango de distribución geográfica, componentes importantes del ecosistema, deben ser fácilmente monitoreadas para poder tener conocimiento de su biología y, con ello, disponibilidad de una base de datos de los distintos parámetros estudiados. Entre estas especies encontramos a los pingüinos pygoscélicos.

Existen tres sitios principales donde la República Argentina desarrolla actividades que incluyen la toma de datos reproductivos y tróficos, fundamentalmente del Pingüino Adelia: en Bahía Esperanza en la punta de la Península Antártica, en Península Mossman en la Isla Laurie que forma parte del archipiélago Orcadas del Sur, y en Península Potter en la Isla 25 de Mayo/Rey Jorge que pertenece al grupo de islas Shetland del Sur. En esta última, se encuentran las colonias que fueron objeto del presente trabajo.

En la actualidad existe un amplio consenso entre los investigadores que indica que la variabilidad ambiental, producto del calentamiento global registrado en Antártida, es un factor crítico y determinante en las tendencias poblacionales de los predadores dependientes de krill. Sin embargo, como ya se ha mencionado, los mecanismos ecológicos subyacentes a tales cambios y su relación con el calentamiento global no están completamente esclarecidos. En este sentido, la información recolectada para desarrollar el presente trabajo provee valiosas herramientas que ayudan a identificarlos, a partir de la comparación de parámetros poblacionales y estrategias de alimentación de dos especies que reproducen simpátricamente, pero cuya afinidad y dependencia con el hielo marino difieren marcadamente. Asimismo, al ser la República Argentina signataria fundamental de la CCRVMA, la realización del presente proyecto permitió dar cumplimiento a los objetivos centrales planteados en la comisión.

1.7 ÁREA DE ESTUDIO

El trabajo de campo fue llevado a cabo en las colonias de pingüinos Adelia y Papúa ubicadas en Punta Stranger (62°15'S, 58°37'O), en la Isla 25 de Mayo, Shetland del Sur (Fig. 1.9). Dicho archipiélago se sitúa a 120 km aproximadamente de las costas de la Península Antártica, está circundado por el Pasaje de Drake al norte y el Mar de la Flota al Sur.

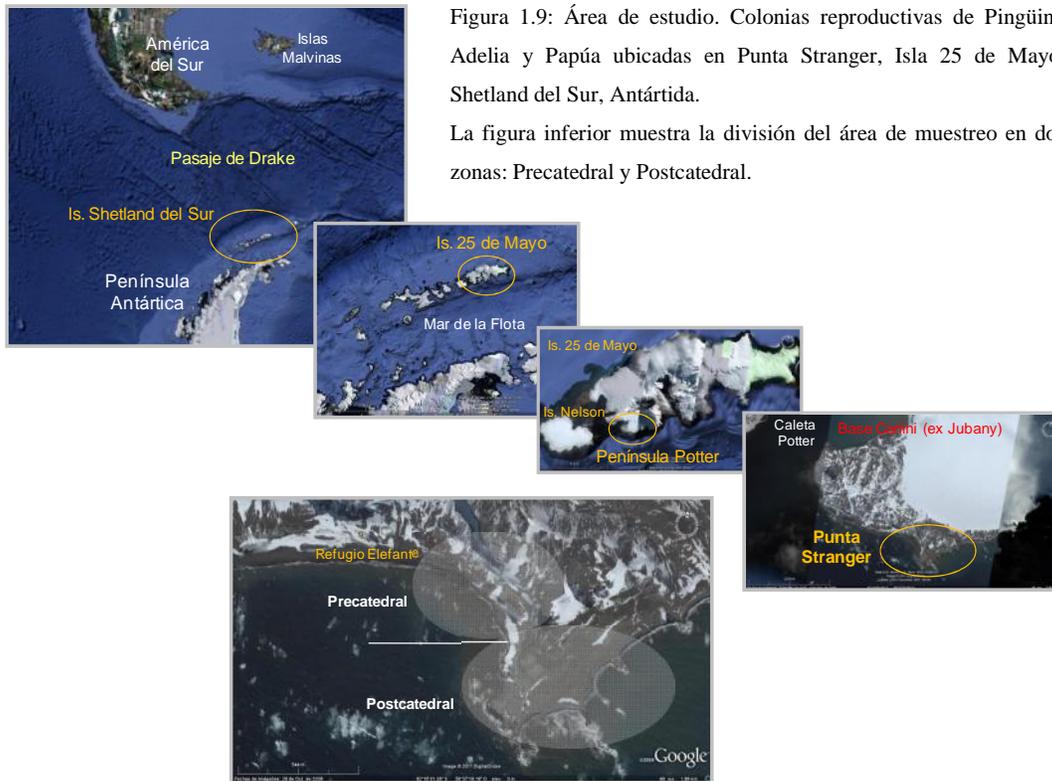


Figura 1.9: Área de estudio. Colonias reproductivas de Pingüino Adelia y Papúa ubicadas en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo, Shetland del Sur, Antártida.

La figura inferior muestra la división del área de muestreo en dos zonas: Precatedral y Postcatedral.

El área de muestreo se encuentra situada dentro de la Zona Antártica Especialmente Protegida “Península Potter” (ZAEP N° 132. Fig. 1.10), designada como tal debido a la riqueza y diversidad biológica que alberga.

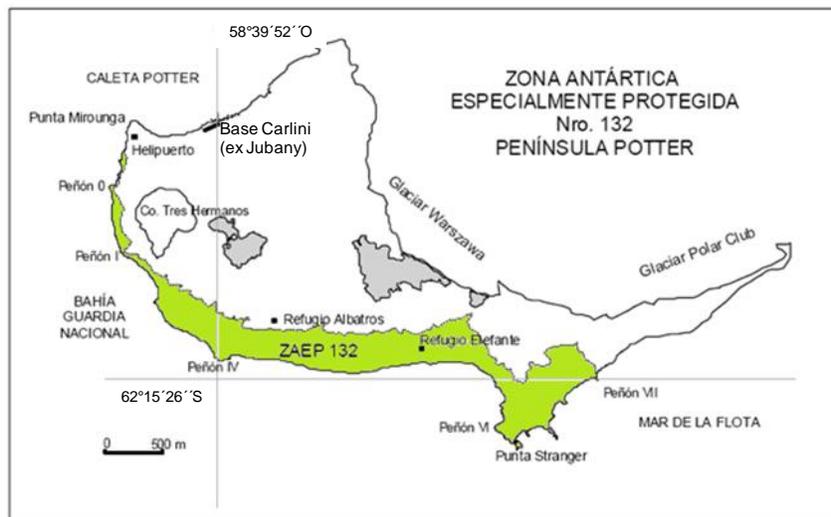


Figura 1.10: Zona Antártica Especialmente Protegida “Península Potter” (ZAEP N° 132), Isla 25 de Mayo, Shetland del Sur, Antártida.

Además de las colonias reproductivas de Pingüino Adelia y Pingüino Papúa, en el área nidifica el Petrel Gigante del Sur (*Macronectes giganteus*), la Paloma Antártica (*Chionis alba*), el Gaviotín Antártico (*Sterna vittata*), distintas especies de Escúas (*Stercorarius sp.*), la Gaviota Cocinera (*Larus dominicanus*) y el Petrel de las Tormentas (*Oceanites oceanicus* y *Fregueta tropica*). Entre los mamíferos, reproduce el Elefante Marino del Sur (*Mirounga leonina*) y, ocasionalmente, se observan individuos no reproductores de Foca de Weddell (*Leptonychotes weddellii*), Foca Cangrejera (*Lobodon carcinophagus*) y Leopardo Marino (*Hydrurga leptonyx*), además de ejemplares de Lobo Marino Antártico (*Arctocephalus gazella*), cuya presencia suele ser más habitual que las especies previamente nombradas. A unos 500 metros aproximadamente del inicio de la ZAEP, emplazada frente a Caleta Potter, se hallan las instalaciones de la Base Carlini (ex Base Jubany).

El área de estudio elegida para la realización del presente trabajo es una de las tres localidades donde Argentina desarrolla las actividades pertinentes al PMEC y, por ello, tiene la ventaja de contar con una serie de 12 años previos de información demográfica y reproductiva de ambas especies objeto del este estudio (Carlini et al. 2009), representando una línea de partida fundamental para comparar e interpretar las tendencias poblacionales. Las colonias monitoreadas se encuentran localizadas cerca del límite norte del rango de distribución reproductiva del Pingüino Adelia y próxima al límite sur del rango reproductivo del Pingüino Papúa (Trivelpiece et al. 1987). Es una zona donde ambas especies reproducen en simpatria durante el verano austral, encontrándose incluso algunos grupos reproductivos mixtos.

La zona de muestreo fue dividida por una pequeña saliente rocosa denominado “Catedral”. De esta manera quedaron delimitadas dos zonas: Precatedral y Postcatedral respectivamente (Fig. 1.9). Esta división se basó en la observación de diferencias en la acumulación de nieve y en la persistencia de pie de hielo en el terreno durante el comienzo de la estación reproductiva.

Los muestreos se llevaron a cabo durante las temporadas reproductivas 2008/09, 2009/10 y 2010/11. En adelante, se nombrará cada estación reproductiva por el año en que comienza la misma, i.e. 2008 hace referencia a la temporada 2008/09. Adicionalmente, se cuenta con información de las temporadas 2007 y 2011 las cuales serán utilizadas para ampliar y complementar los resultados obtenidos durante las tres estaciones reproductivas anteriormente citadas. Si bien la toma de datos se realizó anualmente, resulta indispensable mencionar que las investigaciones en Antártida son sumamente dependientes de las condiciones climáticas y de la logística. Al ser un ambiente tan inhóspito, no siempre se consigue arribar a término al área de estudio, ello suele traducirse en muestreos específicos incompletos o ausentes para una

determinada temporada y/o en comparación interanuales e inter-específicas parciales en algunos parámetros.

1.8 OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

Determinar las diferencias inter-específicas en el éxito reproductivo y las estrategias de alimentación de dos especies simpátricas de pingüinos pygoscelidos, el Pingüino Adelia (*Pygoscelis adeliae*) y el Pingüino Papua (*P. papua*), que reproducen en la Isla 25 de Mayo, Shetland del Sur, Antártida, a fin de ayudar a explicar los dramáticos cambios poblacionales observados en ambas especies en el área (Carlini et al. 2009).

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1.- Evaluar posibles variaciones interanuales e inter-específicas en los parámetros reproductivos.
- 2.- Calcular la supervivencia inter-anual de los adultos de ambas especies y determinar la fidelidad a la pareja reproductiva y al sitio de nidificación.
- 3.- Analizar de manera comparativa la dieta de ambas especies durante el período de crianza de pichones.
- 4.- Analizar la variación inter-anual e inter-específica en la duración de los viajes de alimentación y los patrones de buceo empleados.
- 5.- Determinar si existe solapamiento del nicho trófico entre ambas especies.
- 6.- Determinar la incidencia de las variables climáticas/ambientales (i.e. extensión de hielo marino, temperatura, presencia de nieve) sobre las tendencias poblacionales registradas para ambas especies en el área de estudio.

CAPÍTULO 2

Cronología reproductiva



2.1 INTRODUCCIÓN

La fenología es el estudio de la cronología de los eventos biológicos estacionales, tales como la migración, el ciclo reproductivo y la muda. Las variaciones fenológicas están determinadas por factores físicos propios del ambiente y por mecanismos de regulación interna, y pueden ocurrir como respuesta a la variabilidad ambiental (Barbraud y Weimerskirch 2006, Trathan et al. 2007, Forcada y Trathan 2009, entre otros). En Antártida, los cambios estacionales en la fenología pueden contribuir al entendimiento de las respuestas ecológicas observadas en los pingüinos frente al cambio climático registrado en el área (Forcada y Trathan 2009).

Durante el período no reproductivo, el hábitat de invierno de los pingüinos Adelia y Papúa difiere marcadamente, ya que ambas especies muestran una sustancial diferencia en su afinidad por el hielo marino. El Pingüino Adelia es una especie pagófila, es decir, que depende del hielo marino que se forma durante el invierno. En primavera, cuando está por comenzar la etapa reproductiva, migra desde su hábitat de invierno hacia sus respectivos sitios de nidificación (Fraser et al. 1992, Fraser y Trivelpiece 1996, Ainley 2002, Dunn et al. 2011). Por el contrario, el Pingüino Papúa es una especie no migratoria, que pasa el invierno en zonas costeras cercanas a las colonias donde normalmente reproducen y no depende del hielo marino durante el período invernal (Trivelpiece et al. 1987, Wilson et al. 1998, Tanton et al. 2004).

Al igual que en otras aves, el ciclo reproductivo de la mayoría de los pingüinos coincide con el mejoramiento de las condiciones ambientales y el incremento estacional de la disponibilidad de alimento y horas de luz, período que en Antártida ocurre durante un corto lapso de tiempo que abarca la primavera y el verano austral (Williams 1995, Ainley 2002). En la región de la Península Antártica, los Adelia llegan a las colonias para comenzar la estación reproductiva entre finales de septiembre y mediados de octubre (Trivelpiece y Fraser 1996, Ainley 2002). En cambio, como ya se mencionó previamente, el Pingüino Papúa permanece en el área y, por ello, no puede establecerse una fecha de arribo.

Ya en el sitio de nidificación, el ciclo reproductivo puede dividirse en 5 etapas generales (Sladen 1958, Williams 1995, Lescroël et al. 2009a. Ver esquema en Anexo 2): 1) Etapa Pre-reproductiva, con un intenso comportamiento agonístico e interacción social. Incluye el cortejo, la formación de la pareja y la construcción del nido. Luego de la cópula, con la puesta de huevos comienza la etapa 2) Incubación (I), momento en que ambos miembros de una pareja se alternan para incubar sus huevos. Con la eclosión comienza la etapa 3) Pichones en cuidados intensivos (CI), cuando los padres realizan turnos para empollar a sus pichones, los cuales todavía están en el nido y dependen de ellos para protección, mantenimiento de la temperatura y alimentación. Posteriormente, la etapa 4) Pichones en guardería (G), cuando los pichones están solos en la colonia y se agrupan con pichones de otros nidos formando “guarderías”, mientras ambos

padres forrajean y retornan regularmente para alimentarlos y, por último, la fase 5) Emplume y Emancipación (E), momento en que los pichones mudan el plumón por la pluma y parten al mar por primera vez. Si bien, en términos generales, los pingüinos pygoscélicos suelen poner dos huevos por temporada, los pingüinos Adelia y Papúa pueden poner un tercer huevo si pierden los dos primeros rápidamente (Williams 1995), lo que se conoce como segunda puesta. Durante la incubación, la cual dura entre 35 y 38 días aproximadamente, ambos miembros de la pareja comparten las rutinas de incubación y crianza de pichones. La etapa de cuidados intensivos abarca entre 20 y 30 días, pero el inicio del emplume suele variar entre especies. El pichón de Pingüino Adelia empluma alrededor de los 50 días de edad, mientras que el de Pingüino Papúa suele iniciar el emplume entre 75 y 85 días de nacido (Trivelpiece et al. 1987, Williams 1995).

En áreas de simpatria, suele existir una segregación ecológica centrada en la cronología de los eventos reproductivos y en el comportamiento pre-reproductivo (Trivelpiece et al. 1987). Normalmente, el ciclo reproductivo en el Pingüino Adelia es temporalmente más corto y suele comenzar antes que en el Pingüino Papúa (Trivelpiece et al. 1987, Trivelpiece y Fraser 1996, Ainley 2002, Lynch et al. 2009). Según Trivelpiece y Fraser (1996) y Ainley (2002), la reproducción temprana es posible gracias a la habilidad del Pingüino Adelia de enfrentar un período ayuno durante un largo lapso de tiempo. Durante la etapa pre-reproductiva, el ayuno se extiende de 2 a 3 semanas. Luego de la puesta de huevos, en términos generales, es la hembra la que realiza el primer viaje de alimentación, mientras el macho continúa el ayuno por aproximadamente 1 ó 2 semanas más mientras se encarga de la incubación (Trivelpiece et al. 1983). Por el contrario, tanto durante el período pre-reproductivo como en la incubación, las parejas de Pingüino Papúa realizan viajes periódicos de alimentación al mar mientras un miembro de la pareja se encarga del cuidado del nido (Trivelpiece et al. 1983, Libertelli M. datos no publicados). Otra diferencia en las estrategias de vida de estas especies se observa posteriormente a la reproducción, momento en el cual el adulto sufre una renovación total de sus plumas (muda post-nupcial). Como en la mayoría de las especies de pingüinos, los adultos de Pingüino Papúa mudan en la colonia donde nidifican pero, a diferencia de ellos, los adultos de Adelia mudan sobre el hielo marino residual (Williams 1995, Ainley 2002).

La fenología de una especie puede variar con la edad, experiencia o estructura social de la población (Bost y Jouventin 1990, Williams 1995, Ainley 2002, Polito et al. 2009, Lewis et al. 2012, entre otros), pero también puede modificarse según las condiciones locales registradas en el sitio de nidificación o cercanas al mismo. En algunos casos, un retraso en el ciclo reproductivo puede relacionarse con una baja disponibilidad de alimento en la zona (Bost y Jouventin 1990, Bost y Jouventin 1991, Lescroël et al. 2009a). En otros, la presencia de hielo cubriendo el mar adyacente a la colonia puede limitar el acceso a las áreas reproductivas, causando un retraso en el arribo a la colonia y en los eventos reproductivos subsiguientes

(Trivelpiece y Fraser 1996, Ainley 2002, Rombolá et al. 2003, entre otros). Además, una gran acumulación y persistencia de nieve en el terreno puede influir en la variabilidad interanual del comienzo de la reproducción, debido a la reducción de sitios disponibles para la nidificación, es decir, para la construcción del nido (Williams 1995, Cobley y Shears 1999, Boersma 2008, Lynch et al. 2009, Lynch et al. 2010, entre otros).

En el presente capítulo se describe la cronología reproductiva de los pingüinos Adelia y Papúa en Punta Stranger. Si bien el propósito inicial fue brindar un panorama general del ciclo reproductivo de cada especie, incluyendo una comparación inter-específica e interanual en relación a las condiciones ambientales observadas localmente, el propósito final será obtener un panorama integrado a través del análisis conjunto de los resultados aquí obtenidos y los parámetros reproductivos abordados en el Capítulo 3.

2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

2.2.1 DATOS METEOROLÓGICOS

Los registros diarios de temperatura, precipitación y viento (dirección e intensidad) fueron brindados por la Estación Meteorológica (dependiente del Servicio Meteorológico Nacional Argentino) de la Base Carlini.

Para evaluar las condiciones ambientales locales al comienzo del ciclo reproductivo, se calculó para el mes de octubre de cada temporada: la temperatura promedio, el número de días en los cuales se registró algún tipo de nevada (i.e. nieve débil, moderada, ventisca), el número de días con vientos moderados a fuertes (velocidad ≥ 20 km/h) procedentes del sector noreste (de acuerdo con las observaciones de acumulación de nieve en el terreno y la ubicación de la colonia) y la cantidad de días con la combinación de los últimos dos parámetros (precipitaciones nivales y vientos NE).

2.2.2 CRONOLOGÍA REPRODUCTIVA

En el Pingüino Adelia la cronología se determinó en 4 temporadas (2007, 2008, 2010 y 2011), mientras que en el Papúa se describió para 5 temporadas consecutivas (desde 2007 hasta 2011). Por cuestiones logísticas, durante la temporada 2009 los investigadores arribaron tardíamente al área de estudio, debido a ello no se pudo llevar a cabo el muestreo en la población de Pingüino Adelia.

Siguiendo a Young 1994, se consideró un grupo reproductivo (también denominado sitio de nidificación o manchón) como un conjunto de aves reproduciendo como una unidad

geográficamente continua dentro de un área mayor. La agregación de tales grupos reproductivos dentro de un área discreta definió la colonia.

Para cada especie y temporada analizada, cuando el primer huevo fue observado en la colonia se marcaron 100 nidos en diferentes grupos reproductivos. Para registrar el inicio de la puesta de huevos, la colonia fue visitada diariamente. Los nidos marcados fueron diferenciados utilizando estacas de 1,5 m de altura aproximadamente, las cuales se colocaron delante de cada nido siguiendo una transecta, de 10 nidos cada una, que atravesó de lado a lado cada grupo reproductivo. Dichos nidos fueron monitoreados cada 5 días hasta que los pichones tuvieron 14 días de nacidos, aumentando luego la frecuencia de seguimiento cada 2 días hasta que los pichones entraron en la etapa de guardería. En cada fecha de muestreo se registró el número de huevos, pichones en CI y pichones en G presentes en cada nido de acuerdo al Protocolo estandarizado del Programa de Monitoreo del Ecosistema Método A6 Procedimiento B (CCRVMA 2004), el cual se utiliza para determinar el éxito reproductivo. Dicho protocolo no considera las segundas puestas de huevo, es decir, el monitoreo de un nido concluyó cuando los pichones entraban en la etapa guardería o bien cuando se perdía la nidada.

No se empleó el Método A9 (CCRVMA 2004) para describir la fenología de cada especie dado que éste no fue un parámetro planteado en el plan de Tesis original. Sin embargo, las observaciones en el terreno advirtieron la necesidad de describir la cronología reproductiva. Debido a que el método preestablecido por CCRVMA (2004) podía generar una fuerte presión negativa sobre los nidos monitoreados (Trathan et al. 2008) se consideró válido utilizar el Método A6 (Procedimiento B), aunque se genere cierta imprecisión en las fechas de los sucesos reproductivos dada la frecuencia de muestreo. Así, se pudo comparar la cronología con los años previos en los cuales la posibilidad del Método A9 no se había siquiera planteado, dado que el Método A6 se desarrolló casi sistemáticamente.

La cronología reproductiva fue estimada a partir de la cantidad de nidos con huevo/s, con pichón/es en CI o con pichón/es en G. Se describió la cronología considerando a la colonia completa y también dividiéndola en Pre y Postcatedral, zonas presentadas en el Capítulo 1 (Fig. 1.9).

2.2.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se testeó la asociación entre la temperatura promedio del mes de octubre y la cronología reproductiva (pico de puesta de huevos) utilizando una correlación momento-producto de Pearson. Para comparar entre especies la fluctuación interanual en la cronología reproductiva se calculó el coeficiente de variación (CV) del pico de puesta de huevos.

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando el programa Statistica V.7.0. El nivel de significancia fue fijado en $P = 0,05$.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 DATOS METEOROLÓGICOS

Durante el mes de octubre de 2007 y 2009 se registraron temperaturas medias inferiores en comparación con las temporadas 2008, 2010 y 2011 (Tabla 2.1). Acompañando las bajas temperaturas, también fue registrado un mayor número de días con nevada y fuertes vientos procedentes del sector noreste.

Tabla 2.1: Temperatura promedio, número de días con nevadas, con vientos procedentes del sector noreste y con la combinación de ambos (vientos del NE y nieve) en la Base Carlini (ex Jubany), durante el mes de octubre de las temporadas 2007/08 a 2011/12.

Temporadas	Octubre			
	T° promedio	Días con nieve	Días con viento NE	Días con viento NE y nieve
2007/08	-3,7	28	20	18
2008/09	-0,21	19	11	6
2009/10	-2,33	26	13	11
2010/11	0,2	24	1	0
2011/12	-0,54	20	4	4

Si bien no se contó con datos de depositación de nieve, durante los años 2007 y 2009 se observó una mayor presencia y persistencia de nieve en la colonia al comienzo de la reproducción, siendo más marcada en la temporada 2009 que en la 2007 (Fig. 2.1). Asimismo, en dichas estaciones se observaron diferencias locales, la zona Postcatedral presentó mayor acumulación y persistencia de nieve y pie de hielo en comparación con Precatedral.

De aquí en adelante, cuando se mencione la “acumulación de nieve” en el terreno, se hace referencia a estas diferencias interanuales, es decir, a la presencia y persistencia de nieve atípica observada en Punta Stranger durante las temporadas reproductivas 2007 y 2009.

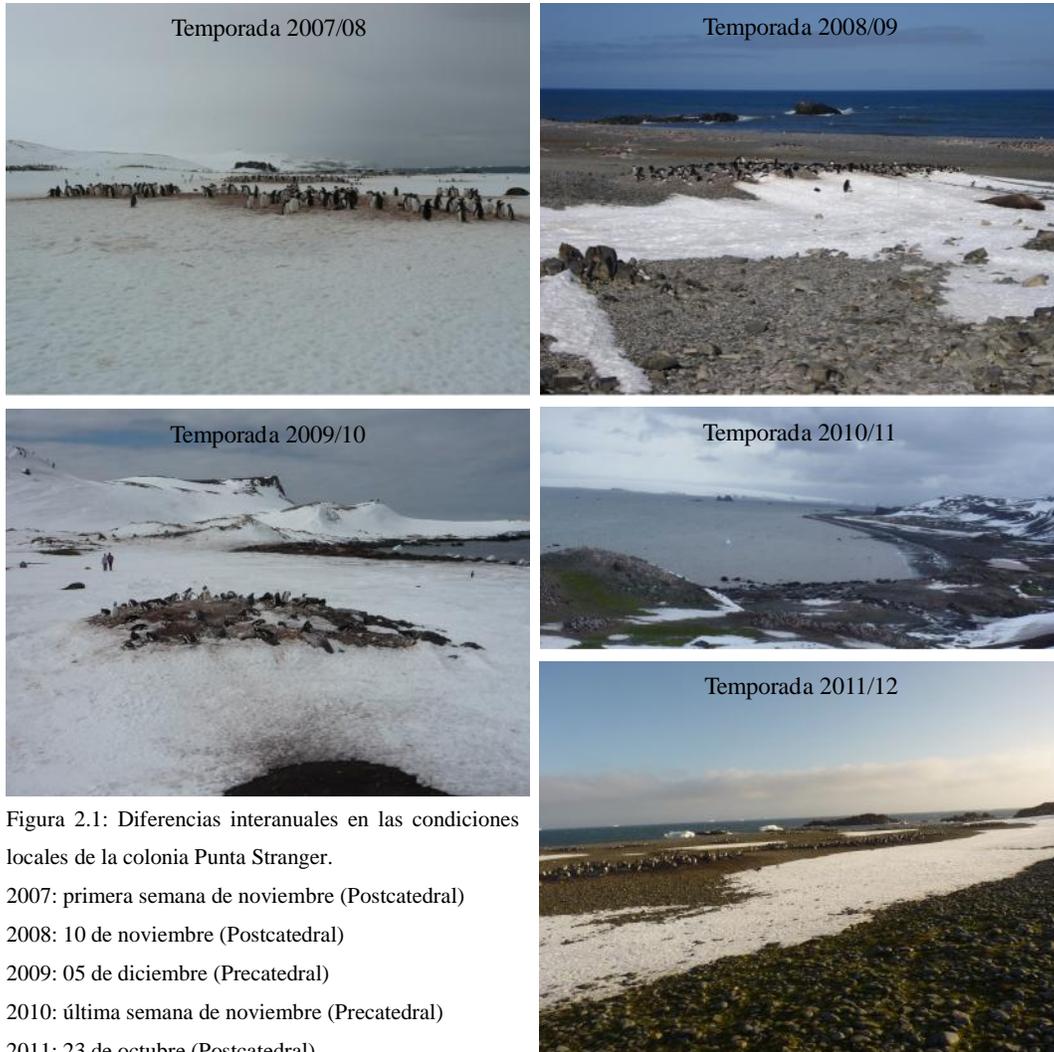


Figura 2.1: Diferencias interanuales en las condiciones locales de la colonia Punta Stranger.
 2007: primera semana de noviembre (Postcatedral)
 2008: 10 de noviembre (Postcatedral)
 2009: 05 de diciembre (Precatedral)
 2010: última semana de noviembre (Precatedral)
 2011: 23 de octubre (Postcatedral)

2.3.2 CRONOLOGÍA DEL PINGÜINO ADELIA

Debido a dificultades logísticas y/o meteorológicas que impidieron arribar al área de estudio al inicio de la estación reproductiva, no se conoció la fecha exacta de arribo a la colonia de los adultos de Pingüino Adelia. Sin embargo, se consideró que la misma ocurrió a finales de septiembre. Por ejemplo, durante la temporada 2008, si bien ya existían grupos reproductivos estableciéndose, se observaron aves arribando a la colonia a partir del 25 de septiembre. Asimismo, durante la temporada 2010, no se registraron pingüinos Adelia en la colonia para el día 18 de septiembre, sin embargo, para el 29 de septiembre había aves adultas ocupando algunos grupos reproductivos y otras arribando a la colonia.

La cronología reproductiva del Pingüino Adelia fue consistente entre años (Tabla 2.2) y zonas de nidificación (Fig. 2.2).

Tabla 2.2: Cronología de los principales eventos reproductivos del Pingüino Adelia en Punta Stranger, considerando la colonia completa, durante las temporadas 2007/08 a 2011/12.

Evento reproductivo	2007/08	2008/09	2010/11	2011/12
Comienzo de puesta		Antes del 21/10	20/10	23/10
Pico de puesta	12/11	07/11	11/11	11/11
Comienzo de eclosión	28/11	22/11	26/11	26/11
Pico de eclosión	10/12	10/12	10/12	14/12
Comienzo de guardería	30/12	17/12	23/12	22/12

Por cuestiones logísticas, no se contó con datos precisos para el comienzo de la puesta de huevos durante las temporadas 2007 y 2008. Sin embargo, la misma ocurrió a finales de octubre para el resto de las temporadas analizadas, tanto considerando la colonia entera como por zona (Pre y Postcatedral). El pico de puesta de huevos se registró entre el 07 y el 12 de noviembre. El comienzo de la eclosión se observó para fines de noviembre en todas las temporadas analizadas, mientras que el pico de eclosión se registró para el 10 de diciembre en todos los años a excepción del 2011, en el cual ocurrió cuatro días después. El inicio de la etapa de guardería presentó una mayor variabilidad interanual que las etapas previas del ciclo reproductivo.

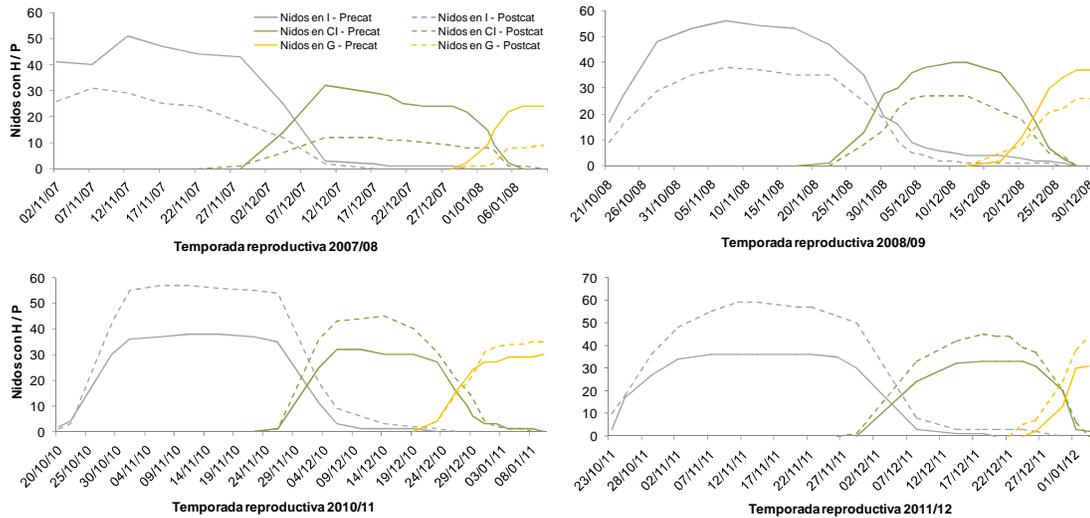


Figura 2.2: Cronología reproductiva del Pingüino Adelia en Punta Stranger según la zona en la que nidificó (Pre o Postcatedral).

H: huevo/s. P: pichón/es. I: incubación. CI: cuidados intensivos. G: guardería.

Precat: Precatedral. Postcat: Postcatedral.

Al considerar la cronología por zona de nidificación (Pre y Postcatedral) se observó que, en los casos en los cuales existieron diferencias entre etapas y años, las mismas no superaron los 5

días. Además, no existió un patrón constante de una zona reproduciendo antes, o después, que la otra (Fig. 2.2).

No se evidenció una asociación significativa entre la temperatura media del mes de octubre y el pico de puesta de huevos ($r = -0,51$; $t_3 = -0,84$; $P = 0,49$).

2.3.3 CRONOLOGÍA DEL PINGÜINO PAPÚA

La cronología reproductiva del Pingüino Papúa mostró una considerable variabilidad interanual (Tabla 2.3). Además, cuando se consideró la colonia por zona (Pre y Postcatedral), se registró un marcado asincronismo entre estas dos áreas de nidificación durante las temporadas 2007 y 2009 (Fig. 2.3).

Considerando la colonia completa, el ciclo reproductivo comenzó aproximadamente un mes más tarde en los años 2007 y 2009 en comparación con las restantes temporadas analizadas. El pico de puesta de huevos durante el año 2007 ocurrió 37, 33 y 27 días después que durante las temporadas 2008, 2010 y 2011 respectivamente, valores similares se obtuvieron cuando se comparó la temporada 2009 con las restantes. Sin embargo, esas diferencias entre años se redujeron cuando se contrastaron otras etapas reproductivas, como el comienzo de la guardería (Tabla 2.3).

Tabla 2.3: Cronología de los principales eventos reproductivos del Pingüino Papúa en Punta Stranger, considerando la colonia completa, durante las temporadas 2007/08 a 2011/12.

Evento reproductivo	2007/08	2008/09	2009/10	2010/11	2011/12
Comienzo de puesta	02/11	08/10		Antes del 19/10	26/10
Pico de puesta	04/12	28/10	05/12	01/11	07/11
Comienzo de eclosión	04/12	12/11	05/12	e/22 y 26/11	e/29/11 y 04/12
Pico de eclosión	05/01	30/11	04/01	06/12	14/12
Comienzo de guardería	03/01	08/12	08/01	26/12	30/12

Considerando las zonas de nidificación dentro de la colonia (Fig. 2.3), durante el año 2007 la diferencia en el pico de puesta de huevos entre Pre y Postcatedral fue de 17 días (17 de noviembre - 04 de diciembre) y en el 2009 fue de 15 días (20 de noviembre - 05 de diciembre). En cambio, el pico de puesta de huevos se registró para el 28 de octubre, el 01 de noviembre y el 07 de noviembre durante las temporadas 2008, 2010 y 2011 respectivamente, coincidiendo dicha fecha para ambas zonas durante el 2008 y 2010, y difiriendo únicamente 5 días (7 de noviembre - 02 de noviembre) durante el 2011. Este marcado asincronismo complicó la

expresión de los resultados, incluso al considerar la colonia completa. Por ejemplo, para los años 2007 y 2009 coincidieron las fechas de pico de puesta de huevos y del comienzo de la eclosión. Incluso, durante la temporada 2007 se registró el inicio de la etapa de guardería dos días antes que el pico de eclosión (Tabla 2.3).

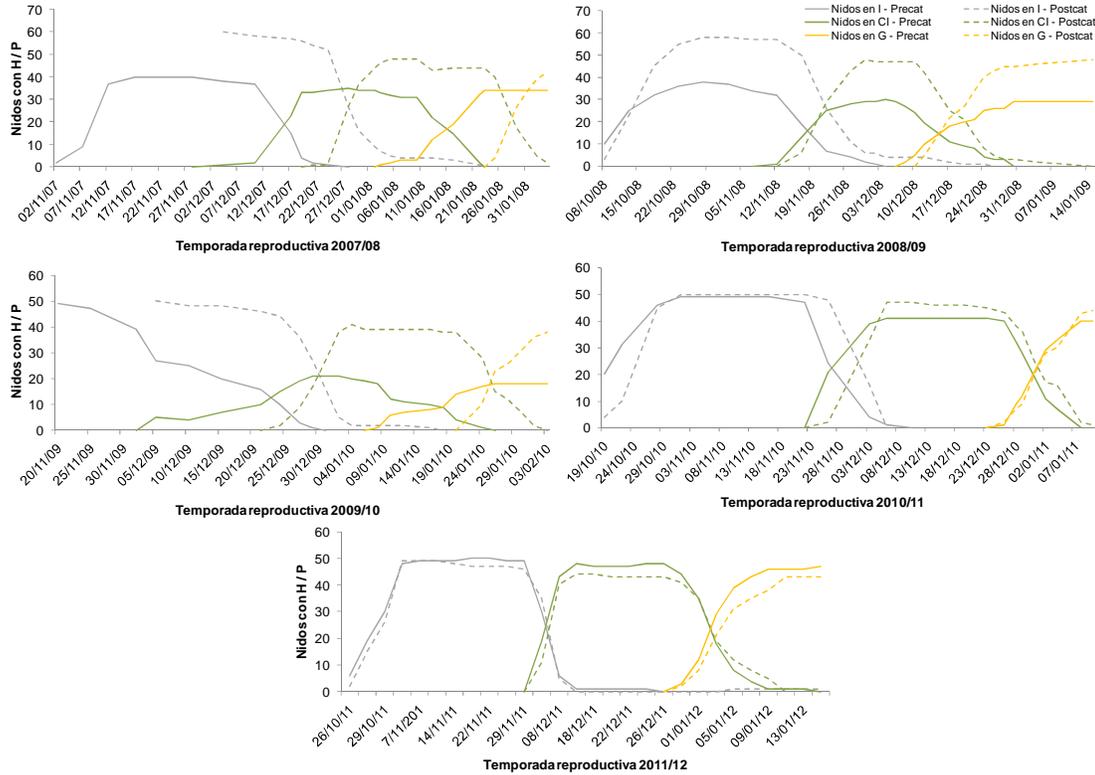


Figura 2.3: Cronología reproductiva del Pingüino Papúa en Punta Stranger según la zona en la que nidificó (Pre o Postcatedral).

H: huevo/s. P: pichón/es. I: incubación. CI: cuidados intensivos. G: guardería.

Precat: Precatedral. Postcat: Postcatedral.

La variabilidad, tanto entre años como entre zonas, en la fenología reproductiva del Pingüino Papúa fue disminuyendo a medida que el ciclo fue avanzando. El inicio del período de emancipación de los pichones se registró entre finales de enero y comienzos de febrero en todas las temporadas analizadas (primeros días de febrero en los años 2007, 2009 y 2011. Más detalles en el Capítulo 3).

Se evidenció una fuerte asociación entre las condiciones locales y la cronología reproductiva del Pingüino Papúa en Punta Stranger. La misma se manifestó a través de una relación negativa significativa entre la temperatura promedio del mes de octubre y el pico de puesta de huevos ($r = -0,94$; $t_4 = -4,58$; $P = 0,019$), es decir, a menor temperatura media

registrada al comienzo del ciclo reproductivo (más nieve) más tardía fue la puesta de huevos y viceversa.

2.3.4 COMPARACIÓN INTER-ESPECÍFICA

En el Pingüino Papúa la fecha en la cual se registró el pico de puesta de huevos exhibió una mayor variabilidad interanual ($CV = 0,044$) que en el Pingüino Adelia ($CV = 0,005$). El CV fue 8 veces más grande en Papúa que en su congénere, es decir, la fenología fluctuó temporalmente 8 veces más en *P. papua* que en *P. adeliae*.

2.4 DISCUSIÓN

Si bien la metodología utilizada para describir la cronología reproductiva (Método A6, CCRVMA 2004) no fue la sugerida en los protocolos estandarizados de CCRVMA (Método A9, CCRVMA 2004), permitió estimar la fecha de los eventos reproductivos con un margen de error de entre 2 y 5 días, dependiendo de la etapa reproductiva, y disminuyendo el disturbio generado por los observadores (ver Trathan et al. 2008). Aunque esta metodología limita las comparaciones con otras colonias, permitió evidenciar diferencias inter-específicas entre las cronologías reproductivas de los pingüinos Adelia y Papúa en Punta Stranger. Además, dado que el error se mantuvo constante entre años y que la variabilidad observada en la cronología del Pingüino Papúa fue mayor al error máximo, quedó expuesta una notable variabilidad interanual y estacional en la fenología de esta especie. En cambio, el ciclo reproductivo del Pingüino Adelia fue consistente entre años y zonas de nidificación dentro de la colonia, similar a lo previamente reportado para la especie (Trivelpiece et al. 1987, Lynch et al. 2009, Polito et al. 2009, entre otros). Aquí, es probable que las pequeñas diferencias interanuales registradas en el Pingüino Adelia sí hayan sido producto de la metodología empleada (porque las diferencias observadas entre años nunca fueron superiores a los 5 días).

En las zonas donde los pingüinos pygoscélicos reproducen simpátricamente, ha sido propuesto que la segregación en la cronología reproductiva (con el Pingüino Adelia reproduciendo antes que sus congéneres) representa un aspecto importante para la separación de nichos y la consecuente reducción de la competencia inter-específica (Trivelpiece et al. 1987). En Punta Stranger, la segregación en la fenología reproductiva de los pingüinos Adelia y Papúa no se manifestó en la totalidad de las temporadas analizadas. Aparentemente, la presencia o ausencia de dicha segregación estuvo relacionada con la variabilidad observada en la fenología reproductiva del Pingüino Papúa. Si bien Trivelpiece y Fraser (1996) y Ainley (2002)

relacionaron la reproducción temprana del Pingüino Adelia con su capacidad de ayuno, en Punta Stranger, al igual que lo reportado por Forcada y Trathan (2009) en las Islas Orcadas del Sur, existieron temporadas en las cuales el Pingüino Papúa comenzó la reproducción antes que su congénere, a pesar de la incapacidad de la especie de afrontar largos períodos de ayuno (Trivelpiece et al. 1983). De esta manera, en Punta Stranger, la fenología reproductiva en sí misma no representaría una característica que haya contribuido en la reducción de la competencia inter-específica. Por otra parte, los recursos alimenticios locales parecen haber sido suficientes como para cubrir el costo energético implicado en la reproducción, al menos en el Pingüino Papúa que no afronta un período de ayuno.

Durante las temporadas 2007 y 2009 las condiciones locales fueron similares, Postcatedral presentó una mayor depositación de nieve y persistencia de pie de hielo, posiblemente relacionado con las fuertes tormentas de nieve procedentes del sector noreste y las bajas temperaturas registradas en el mes de octubre de dichos años. Lynch et al. (2009) sugirieron que la temperatura promedio del mes de octubre es un factor influyente en el comienzo de la reproducción en los pingüinos pygoscelidos, dada la necesidad de encontrar áreas libres de nieve para la construcción del nido. En Punta Stranger, esta relación no fue evidente en *Pygoscelis adeliae*, aunque posiblemente la significancia no haya sido detectada debido al bajo número de temporadas analizadas. Sin embargo, y a pesar de que únicamente se compararon cinco temporadas, en *Pygoscelis papua* se manifestó una relación evidente entre las condiciones locales observadas en la colonia (temperatura promedio de octubre) y el pico de puesta de huevos. Al igual que lo previamente reportado por Hinke et al. 2012, en Punta Stranger la fecha registrada para el pico de puesta de huevos presentó una mayor variación interanual en el Pingüino Papúa que en su congénere. Sin embargo, en el presente estudio la cronología reproductiva evidenció una fluctuación 8 veces mayor para el Pingüino Papúa que para el Adelia. Además, durante las temporadas 2007 y 2009, se registró en la fenología reproductiva del Pingüino Papúa la mayor variabilidad interanual, que involucró a toda la colonia, y un asincronismo estacional, que implicó a todas las parejas que nidificaron en Postcatedral, las cuales representaron un 63% aproximadamente de la población reproductiva.

La existencia de variabilidad en la cronología reproductiva del Pingüino Papúa ha sido previamente publicada (Bost y Jouventin 1990, Williams 1990, Bost y Jouventin 1991, Williams 1995, Copley y Shears 1999, Boersma 2008, Forcada y Trathan 2009, Lescroël et al. 2009a, Lynch et al. 2009, Lynch et al. 2010, Hinke et al. 2012). En algunos casos, un retraso en el ciclo se relacionó con fallas en la reproducción y segundas puestas de huevo, como así también con una baja disponibilidad de alimento (Bost y Jouventin 1990, Bost y Jouventin 1991, Lescroël et al. 2009a). Dado que en este estudio no se consideraron las segundas puestas de huevos en la descripción de la cronología, se descartó la posibilidad que el retraso

reproductivo aquí registrado fuera producto de fallas en la reproducción. Asimismo, si la baja disponibilidad de alimento es un factor que influye en el retraso de la reproducción, esto no se vio reflejado durante las temporadas de estudio, dado que las evidencias sugirieron que durante el año 2007 existió una mayor disponibilidad de presas respecto a las restantes estaciones reproductivas, con una declinación aparente del recurso alimenticio hacia la temporada 2010 en la cual no se registró variabilidad en el comienzo de la reproducción (ver Capítulo 5). Por otra parte, el retraso de la fenología reproductiva tampoco estuvo asociado con la presencia de hielo marino en el área de estudio al comienzo del período de nidificación, dado que la costa queda libre de hielo al inicio de la estación reproductiva (Trivelpiece y Fraser 1996, Hinke et al. 2012). Además, si hubiera existido hielo marino que retrase la “llegada” y, consecuentemente, el ciclo reproductivo, un retraso equivalente al registrado en el Pingüino Papúa se esperaría haber observado también en el Pingüino Adelia. Independientemente de las condiciones locales, la variabilidad en la cronología reproductiva puede relacionarse con la edad, experiencia o estructura social de la población, tal como lo señalan otros autores (Bost y Jouventin 1990, Williams 1990, Williams 1995). Tanto la variabilidad interanual como el asincronismo estacional aquí reportado involucraron a toda y gran parte de la colonia respectivamente, con lo cual parecen ser independientes de la edad o experiencia de las aves reproductoras. Además, si la variabilidad estuviese determinada por la presencia de aves inexpertas, se esperaría un bajo éxito reproductivo en aquellos años en los cuales las diferencias en la cronología fueron más pronunciadas (Williams 1990, Williams 1995), lo cual no ocurrió en Punta Stranger (ver Capítulo 3). Similar a lo reportado por Williams (1995), Cobley y Shears (1999), Boersma (2008), Lynch et al. (2009, 2010), Hinke et al. (2012), la variabilidad en la fenología reproductiva del Pingüino Papúa parece haber estado relacionada con las condiciones locales observadas en la colonia al comienzo de la estación reproductiva, es decir, a mayor temperatura promedio en el mes de octubre (menos nieve) podrían adelantar su reproducción, mientras que en años con una elevada acumulación de nieve en el terreno (menor temperatura promedio) retrasarían el ciclo reproductivo.

El incremento de las precipitaciones nivales producto del calentamiento ambiental (Turner et al. 2005, Thomas et al. 2008) aumenta la variabilidad en las condiciones locales, afectando la disponibilidad de sitios de nidificación y el éxito reproductivo. En Punta Stranger, el Pingüino Papúa, a diferencia de su congénere el Pingüino Adelia, exhibió una elevada flexibilidad en su fenología reproductiva. Dicha plasticidad representaría una característica biológica sumamente ventajosa bajo un escenario de cambio climático, dado que le permitiría a esta especie enfrentar exitosamente la variabilidad ambiental minimizando los efectos negativos de dicha variabilidad sobre la performance reproductiva (ver Capítulo 3).

CAPÍTULO 3

Parámetros reproductivos y Tendencias poblacionales



3.1 INTRODUCCIÓN

Las poblaciones animales están sujetas a presiones ambientales y demográficas y, como resultado, pueden registrarse fluctuaciones de las mismas tanto en el tiempo como en el espacio. Entre los predadores, el estudio de las tendencias poblacionales de los pingüinos pygoscélicos es una valiosa herramienta ampliamente utilizada para conocer la calidad del ambiente y los posibles efectos de la variabilidad ambiental sobre las poblaciones, convirtiendo a esas especies en excelentes indicadores del estado del ecosistema (Croxall et al. 2002, Trathan et al. 2007, entre otros). En las últimas décadas, han sido reportados importantes cambios en las tendencias poblacionales de los pingüinos pygoscélicos que reproducen en la región de la Península Antártica e islas asociadas (Fraser et al. 1992, Forcada et al. 2006, Hinke et al. 2007, Lynch et al. 2008, Carlini et al. 2009, Juárez et al. 2009, Lynch et al. 2010, Santos et al. 2010, Trivelpiece et al. 2011, entre otros).

La tendencia de una población de pingüinos pygoscélicos, o estado poblacional, se evalúa a partir de los cambios interanuales en el número de parejas reproductivas presentes en una colonia (CCRVMA 2004). Este parámetro puede fluctuar temporalmente a causa de varios factores, los más importantes son la disponibilidad del alimento (Croxall 1992) y del sitio de nidificación (Ainley y Boekelheide 1990). Otros procesos reguladores, como la predación o las actividades antrópicas, pueden influenciar en la dinámica poblacional en una escala menor (Lescroël y Bost 2006, Trathan et al. 2008). En los pingüinos, el éxito reproductivo también puede afectar, o determinar, el tamaño de la población reproductiva debido a su elevada filopatría (Ainley et al. 1983, Hinke et al. 2007), es decir, a la tendencia a volver a reproducir a la colonia natal. Por lo tanto, el éxito reproductivo influye en la tendencia poblacional a través del reclutamiento de los nuevos reproductores. En el caso del Pingüino Adelia, la primera reproducción suele suceder en promedio a los 5 o 6 años de edad (Ainley 2002), mientras que en el Pingüino Papúa la maduración sexual suele ocurrir a los 3 años en promedio (Croxall y Rothery 1995, Croxall y Davis 1999). Los jóvenes inexpertos que enfrenten condiciones invernales desfavorables tendrán mayores tasas de mortalidad que los adultos (Ainley 2002). Entonces, tanto la supervivencia de los individuos adultos como la de los juveniles determinarán la tendencia de una población (Hinke et al. 2007, Lynch et al. 2010).

Por su parte, el éxito reproductivo puede estar afectado por la edad, experiencia y/o estructura social de la población reproductiva (Croxall 1992, Ainley 2002), por la fenología reproductiva (Bost y Jouventin 1991, Williams 1995, Ainley 2002), por la localización del nido dentro del grupo reproductivo del cual forma parte (Tenaza 1971, Ainley et al. 2004) y/o por la disponibilidad de alimento (Croxall et al. 1999, Lescroël et al. 2009a). Asimismo, la performance reproductiva puede quedar determinada por las condiciones corporales con las que

cada ave comienza la estación de cría (Vleck y Vleck 2002). Este factor es particularmente importante en el Pingüino Adelia, el cual debe enfrentar un período de ayuno durante la etapa pre-reproductiva y el comienzo de la incubación (Trivelpiece y Fraser 1996, Ainley 2002). Esta fase puede ser crítica para la especie, dado que si existen condiciones locales desfavorables y el adulto no llega a tiempo para reemplazar a su pareja en la incubación, se corre el riesgo de perder el nido por deserción. Esto ocurre porque las reservas energéticas resultan insuficientes para completar el ayuno y el adulto debe ir a alimentarse para garantizar su supervivencia (Trivelpiece et al. 1983, Trivelpiece y Fraser 1996, Ainley 2002). Por otra parte, el comportamiento también es un aspecto relevante, dado que tanto la elección de la pareja como del sitio de nidificación pueden condicionar el éxito reproductivo (Lescroël et al. 2010). Finalmente, tanto el número de parejas reproductivas como el éxito reproductivo pueden estar influenciados por factores físicos o climáticos que alteran las condiciones locales de las colonias reproductivas. Por ejemplo, una capa de hielo cubriendo el mar adyacente al área de nidificación (ej. Croxall 1992, Rombolá et al. 2003, Trathan et al. 2008) o la presencia de una elevada acumulación de nieve al comienzo de estación de cría (Cobley y Shears 1999, Boersma 2008, Trathan et al. 2008). Las condiciones físicas durante el invierno precedente, principalmente aquellas relacionadas con la extensión y/o duración de la capa de hielo marino, también pueden afectar dichos parámetros fundamentalmente a través de cambios en la supervivencia de los juveniles y adultos y/o de la disponibilidad de presas (Fraser et al. 1992, Trathan et al. 1996, Fraser y Hofmann 2003, Hinke et al. 2007, entre otros). En este sentido, el peso de los pichones al emplume puede ser utilizado como un parámetro indicativo de la probabilidad de supervivencia de los pichones emancipados durante el invierno, en términos generales aquellos pichones más livianos tendrán menor probabilidad de sobrevivir que los más pesados (CCRVMA 2004). Pero, además, este parámetro puede ser empleado como una medida de performance reproductiva (Hinke et al. 2007), dado que puede reflejar el esfuerzo de los padres durante su crecimiento y/o la disponibilidad del recurso alimenticio en el área de nidificación.

Los cambios en los procesos poblacionales de los predadores reflejan la influencia, y la interrelación, de las variables biológicas y ambientales. Tanto el tamaño poblacional como la performance reproductiva responden y evidencian la interacción con el ambiente de diferentes maneras y a diferentes escalas (Croxall 1992). El tamaño poblacional refleja la supervivencia de los reproductores y el reclutamiento de los nuevos reproductores que representa, en sí mismo, el éxito reproductivo varios años antes sumado a la supervivencia de los juveniles (Croxall 1992). Así, el tamaño poblacional puede estar afectado por varios factores actuando en la misma o en direcciones opuestas a través del ciclo reproductivo y/o con diferente intensidad según la etapa de vida (Carlini et al. 2009).

En el presente capítulo se examinó la variabilidad temporal en los parámetros poblacionales y reproductivos monitoreados en los pingüinos Adelia y Papúa en Punta Stranger. Se evaluaron las interrelaciones entre dichos parámetros y las posibles diferencias inter-específicas. Asimismo, se analizaron datos poblacionales de años previos a los implicados en esta tesis, con el objeto de fortalecer las conclusiones relacionadas con las tendencias observadas en ambas especies. Se discuten potenciales causas de los resultados obtenidos, en conjunto con aquellos resultados reportados en el Capítulo 2.

3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Toda la información fue recolectada de acuerdo con los métodos estándar descriptos en CCRVMA (CCRVMA 2004).

3.2.1 PESO DE LOS ADULTOS AL ARRIBAR A LA COLONIA REPRODUCTIVA (MÉTODO A1)

Considerando que el Pingüino Adelia es una especie migratoria que enfrenta un período de ayuno crítico desde su llegada a la colonia hasta la puesta de huevos, el peso de las aves adultas al arribar a la colonia al comienzo de la temporada reproductiva representa un parámetro de suma importancia. El mismo refleja las condiciones corporales (reservas de grasa) con las que los individuos reproductivos comienzan la estación de cría y, con ello, se logra una estimación de las condiciones que debieron afrontar durante el período pre-reproductivo. La situación es diferente en el Pingüino Papúa, ya que esta especie es no migratoria y no enfrenta una etapa de ayuno, por ello, el peso al arribo no representa un parámetro relevante según la CCRVMA (2004).

Si bien este parámetro estaba considerado dentro del protocolo de trabajo del presente estudio, sólo se logró llevar a cabo parte del muestreo previsto en dos temporadas reproductivas (2008 y 2010). Durante el 2008 el muestreo quedó incompleto por el arribo tardío del grupo de trabajo al área de estudio. Sólo en el año 2010 el muestreo pudo completarse exitosamente. Como fue comentado previamente, el arribo tardío al área de estudio del grupo de trabajo impidió la toma de datos en las restantes temporadas estudiadas. Debido a que los datos que se lograron recolectar representan sólo una fracción de dos de las cinco campañas estudiadas, este parámetro no fue considerado para el análisis comparativo entre temporadas ni su posible relación con los restantes parámetros analizados.

De acuerdo al protocolo CCRVMA (CCRVMA 2004), en ambas especies, el éxito reproductivo se estimó a partir de dos metodologías diferentes. Una implicó dos conteos que involucraron la totalidad de la colonia en diferentes momentos del ciclo reproductivo (Tamaño de la Población reproductiva y Éxito reproductivo – Método A), con dichos censos se calculó un índice de éxito. La otra implicó el seguimiento sistemático de nidos particulares a lo largo del período reproductivo (Éxito reproductivo – Método B).

3.2.2 TAMAÑO DE LA POBLACIÓN REPRODUCTIVA (TENDENCIA POBLACIONAL – MÉTODO A3)

En ambas especies y durante cada uno de las 5 temporadas analizadas (2007 a 2011), se estimó el tamaño de la población reproductiva mediante el conteo de nidos ocupados, es decir, del número total de parejas reproductiva presentes en cada uno de los grupos reproductivos que conforma la colonia. Dicho conteo se llevó a cabo una semana después del pico de puesta de huevos, la fecha apropiada para la realización del censo se determinó a partir del monitoreo sistemático de 100 nidos (Éxito reproductivo – Método B).

Cada censo se llevó a cabo en forma directa por tres observadores contando al mismo tiempo sobre cada uno de los grupos reproductivos, con excepción de un grupo de Pingüino Adelia denominado “B1” (Fig. 3.1), cuyo tamaño excede las 1.000 parejas reproductivas. Dicho manchón fue fotografiado y luego contabilizado desde la computadora. Tanto en el terreno como a partir de la fotografía, si alguno de los tres conteos difirió de los restantes en más del 10% se llevó a cabo un cuarto conteo, si la diferencia persistía se repetía el procedimiento. El total de la población reproductiva se determinó promediando el valor de todos los conteos.

Para la colonia de *Pygoscelis adeliae*, no se registró el número de parejas reproductivas presentes en el manchón “B1” durante la temporada 2007. Sin embargo, el mismo fue estimado siguiendo a Carlini et al. (2009), a partir del porcentaje de cambio anual registrado en los restantes grupos reproductivos (ver abajo apartado 3.2.8). De todas maneras, para facilitar la comparación de los resultados aquí obtenidos con aquellos previamente reportados para la colonia (Carlini et al. 2009), la mayoría de los análisis se centraron en la información recolectada para todos los grupos reproductivos a excepción de aquellos 4 denominados “B” (Fig. 3.1).

Para la colonia de *P. papua*, no se pudo establecer el número de parejas reproductivas presentes en la colonia durante las temporadas 2007 y 2009. En estos años, se registró un asincronismo reproductivo en la colonia (Capítulo 2) y, por ello, los conteos no quedaron comparables con los de las restantes temporadas de estudio. Para el resto de las temporadas, los censos se realizaron para la colonia completa, detallando la cantidad de parejas nidificando en

Pre y Postcatedral, dado que los grupos reproductivos de Pingüino Papúa presentaron límites menos definidos que los de su congénere.

3.2.3 ÉXITO REPRODUCTIVO – MÉTODO A (MÉTODO A6, PROCEDIMIENTO A)

En ambas especies y durante cada uno de las 5 temporadas analizadas (2007 a 2011), se estimó el número de pichones que sobrevivieron hasta la etapa de guardería a partir de un conteo llevado a cabo cuando dos tercios de los pichones de la colonia se encontraban en guardería, la fecha apropiada para la realización del censo se determinó a partir del monitoreo sistemático de 100 nidos (Éxito reproductivo – Método B).

Al igual que en el conteo de parejas reproductivas, el censo se realizó en forma directa por tres observadores contando al mismo tiempo sobre cada manchón, a excepción del “B1” de Pingüino Adelia el cual fue fotografiado. Si alguno de los tres conteos difirió de los restantes en más del 10% se llevó a cabo un cuarto conteo, si la diferencia persistía se repetía el procedimiento. El número total de pichones en guardería se determinó promediando el valor de todos los conteos. Debido a la baja tasa de mortalidad de los pichones una vez alcanzada la etapa de guardería (Ainley 2002, Clarke et al. 2002), se asumió que la cantidad de pichones en guardería representó el número de pichones emancipados.

Para *P. adeliae*, se estimó el número total de pichones en guardería para todas las temporadas pero, al igual que con la tendencia poblacional, las comparaciones generales se llevaron a cabo excluyendo los 4 grupos reproductivo denominados “B”, con el objeto de facilitar las comparaciones con los datos obtenidos en temporadas previas (Carlini et al. 2009).

En *P. papua*, se detalló la cantidad de pichones presentes en Pre y Postcatedral. Si bien durante las temporadas 2007 y 2009 se observó asincronismo reproductivo, dado que la variabilidad en la fenología reproductiva disminuyó durante la etapa de guardería (Capítulo 2) y debido a la baja tasa de mortalidad de los pichones (Ainley 2002, Clarke et al. 2002), los conteos de Éxito reproductivo – Método A no fueron excluidos del análisis dado que no parecería implicar un error considerable en la estimación.

Para cada especie y temporada en la cual la información de tamaño poblacional y Éxito reproductivo – Método A estuvo disponible, se estimó un Índice de éxito reproductivo (Carlini et al. 2009): $IER = N^{\circ} \text{ pichones en guardería} / N^{\circ} \text{ parejas reproductivas}$.

3.2.4 ÉXITO REPRODUCTIVO – MÉTODO B (MÉTODO A6, PROCEDIMIENTO B)

El éxito reproductivo – Método B se analizó en 4 temporadas (2007, 2008, 2010 y 2011) en el Pingüino Adelia, mientras que en Papúa se estudió durante las 5 temporadas consecutivas (desde 2007 hasta 2011). Por cuestiones logísticas, durante la temporada 2009 el grupo de

trabajo arribó tardíamente al área de estudio, debido a ello no se pudo llevar a cabo el muestreo en la población de Pingüino Adelia.

El protocolo utilizado para conocer la performance reproductiva fue el mismo que el descrito en el capítulo de cronología reproductiva (Capítulo 2 – Materiales y Métodos). En cada fecha de muestreo se registró el número de nidos abandonados y la cantidad de huevos, pichones en CI y pichones en G presentes en cada nido.

Se calculó el éxito reproductivo general (ERG) como el número de pichones en guardería por pareja reproductiva. También se utilizó como medida de éxito el número de huevos puestos por pareja reproductiva (éxito de puesta = EP) y el número de pichones que eclosionaron por pareja reproductiva (éxito de eclosión = EE). Cada estimación se calculó para la colonia entera como para cada zona de nidificación (Pre vs Postcatedral). Los resultados se compararon entre años y también entre zonas para un mismo año.

3.2.5 CURVAS DE CRECIMIENTO DE LOS PICHONES

El crecimiento de los pichones de cada especie durante la etapa de cuidados intensivos, se determinó para cuatro temporadas consecutivas (2008 a 2011).

Por temporada, se seleccionaron entre 30 y 40 nidos de cada especie (distribuidos en transectas de 10 nidos cada una), los cuales fueron identificados con estacas numeradas. Desde el momento de la eclosión, cada pichón fue pesado cada 4 días hasta el comienzo de la etapa de guardería. Mientras permanecían en el nido, aquellos pichones del mismo nido fueron identificados entre sí con una marca de pintura al agua de diferente color. Cuando los pichones fueron más grandes y móviles, se colocaron anillos de Velcro® de diferentes colores, para diferenciar a los dos pichones de un mismo nido, y en cada anillo se escribió con marcador indeleble el número de nido al que correspondía (1 a 30/40) a fin de identificar los pichones de diferentes nidos. El pesado se llevo a cabo con balanzas marca Pesola® de 1 y 5kg, dependiendo de la etapa de muestreo.

3.2.6 PESO DE LOS PICHONES AL EEMPLUME (MÉTODO A7)

El peso de los pichones emancipados fue llevado a cabo en 3 períodos de pesado de 5 días cada uno, a excepción de la temporada 2010/11 donde sólo quedó un período de pesado en el Pingüino Adelia debido a un error de muestreo (comienzo tardío). Todas las aves emplumadas que se encontraron presentes en la playa fueron pesadas con balanzas marca Pesola® de 5 y 10kg (dependiendo de la especie) y marcadas con pintura al agua a fin de evitar su recaptura.

3.2.7 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

El grado de correlación entre pares de variables se determinó utilizando correlaciones momento-producto de Pearson.

Para comparar entre especies el índice de éxito reproductivo se llevó a cabo una prueba *t* de Student. Se calculó la media, la desviación estándar media y el coeficiente de variación (CV) de los parámetros reproductivos, obtenidos a partir del Método B, para determinar si dichos parámetros fluctuaron temporalmente. Además, se evaluó la variabilidad interanual, estacional (entre Pre y Postcatedral) e inter-específica en las diferentes medidas de éxito reproductivo calculadas en ambas especies, para ello se utilizó el test Chi-cuadrado, con corrección de Yates en los casos que fue necesario.

Siguiendo a Lescroël et al. (2009a), el crecimiento en peso de los pichones individuales se ajustó a una curva de crecimiento logístico. Cada parámetro de crecimiento se calculó mediante la ecuación logística: $P = A / (1 + b \cdot e^{(-K \cdot t)})$, donde *P* representa el peso en el tiempo *t*, *A* es el peso asintótico, *K* es la tasa de crecimiento general y *b* es una constante que no tiene interpretación biológica (Ricklefs 1968). El análisis del crecimiento de los pichones se llevó a cabo utilizando el programa Statistica V.7.0. El ajuste del modelo se evaluó a partir del porcentaje de la varianza explicada para cada curva individual analizada. A partir de los resultados individuales se calculó la media y el desvío estándar de cada parámetro en cada temporada de estudio. Para cada especie, se comparó interanualmente el peso máximo alcanzado al comienzo de la guardería y la tasa de crecimiento general mediante un Modelo Lineal Generalizado (MLG) de un factor (año). Además, se evaluaron posibles diferencias inter-específicas entre los parámetros *A* y *K* a partir de un MLG de dos factores (especie y año). Posteriormente a la obtención y análisis de cada parámetro, se estimó el período en el cual el crecimiento de los pichones fue acelerado (lineal), correspondiéndose con el momento de máxima utilización del recurso, y se calculó la tasa de crecimiento de los pichones como la pendiente de la recta de regresión lineal del peso. Se utilizó una prueba *t* de Student para comparar las pendientes entre sí.

Para cada temporada y especie, se calculó la media, el desvío estándar y el rango de los pesos de los pichones al emplume. La variabilidad en los mismos se evaluó a partir de un MLG de un factor (período) para comparar los pesos de los pichones de manera estacional, es decir, en los diferentes períodos de muestreo de una misma temporada reproductiva. Luego, se evaluó la existencia de variabilidad interanual con un MLG de un factor (año). Se verificó la normalidad de los datos a partir de la prueba de Shapiro-Wilk. Se realizó la transformación logarítmica de los mismos. Un Test *a posteriori* de Tuckey se llevó a cabo en los casos que fue necesario.

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando el programa Statistica V.7.0. El nivel de significancia para todos los test realizados fue asumido en $P = 0,05$.

3.2.8 TENDENCIAS A LARGO PLAZO E ÍNDICES DE CAMBIO CLIMÁTICO

Para evaluar las tendencias poblacionales, las variaciones en el número de pichones en guardería y en el índice de éxito reproductivo de ambas especies a largo plazo, se analizaron estos tres parámetros durante un período de 17 años (1995/96-2011/12). Los datos correspondientes a las temporadas 1995/96 hasta 2006/07 se encuentran disponibles en Carlini et al. (2009).

La variación en el tamaño poblacional se determinó a partir del cálculo del porcentaje anual de cambio en el número total de parejas reproductivas. De acuerdo con Carlini et al. (2009), se calculó la magnitud y dirección del cambio poblacional (incremento o disminución) utilizando la siguiente fórmula: $Cambio\ anual\ (\%) = ((TPR^{(t)} / TPR^{(t_0)}) - 1) \times 100$, donde TPR representa el tamaño de la población reproductiva en el tiempo t . La misma fórmula fue utilizada para analizar las fluctuaciones en la cantidad de pichones que alcanzaron el emplume.

Se utilizaron regresiones lineales simples para testear las tendencias en la abundancia de parejas reproductivas y en el número de pichones en guardería de cada especie. Se llevó a cabo una prueba t de Student para comparar el índice de éxito reproductivo entre especies.

El grado de asociación entre el número de parejas reproductivas, la cantidad de pichones en guardería o el índice de éxito reproductivo (IER) y la extensión del hielo marino se evaluó mediante una correlación momento-producto de Pearson.

Los promedios mensuales de la extensión de hielo marino en la región OPA fueron provistos por el programa antártico LTER de la Base Palmer (de sus siglas en inglés: Long-Term Ecological Research Program. <http://pal.lternet.edu/>). Para la correlación se utilizaron los promedios mensuales, un promedio anual y un promedio de los meses marzo-septiembre.

La abundancia de krill presente en el Mar de Escocia depende fundamentalmente del aporte desde las aguas más australes de la región oeste de la Península Antártica. Desde aquí existe una dispersión hacia el norte, a través de la Corriente Circumpolar Antártica (Murphy et al. 2007a). Debido a la asociación positiva presente entre el ciclo de vida del krill y el desarrollo de la capa de hielo (Loeb et al. 1997; Atkinson et al. 2004; entre otros) y, dado que ambas especies de pingüinos se alimentan principalmente de krill (Capítulo 5), se utilizó la extensión del hielo marino en la región OPA a fin de evaluar si las fluctuaciones de los parámetros poblacionales/reproductivos presentaron una correlación con las variaciones registradas en la extensión del hielo, utilizado en este caso como indicador de disponibilidad de alimento. Al evaluar los posibles efectos del hielo sobre el tamaño de la población reproductiva, la

correlación se llevó a cabo con y sin retraso, es decir, considerando que los efectos del hielo serán perceptibles en la población de pingüinos años después de haber ocurrido o en la misma temporada respectivamente. Suponiendo que puede existir un efecto de la disponibilidad de alimento sobre el reclutamiento de los nuevos reproductores, es decir, años después. Sin embargo, al analizar la performance reproductiva (pichones en guardería o IER) la correlación se realizó sin retraso, dado que en las aves marinas el éxito suele depender del alimento disponible durante la incubación y crianza de pichones (e.g. Trathan et al. 1996) que, en este caso, dependerá de las condiciones que tuvo que enfrentar la población de krill durante los meses precedentes de esa mismo año.

Los promedios mensuales de la extensión de hielo marino en el Mar de Weddell durante las temporadas 2000 a 2011 fueron provistos por el Servicio de Hidrografía Naval de Argentina. Para evaluar su asociación con la tendencia poblacional del Pingüino Adelia, se utilizaron los promedios mensuales febrero-septiembre, marzo-septiembre, abril-septiembre, febrero-octubre, marzo-octubre y abril-octubre.

Las poblaciones de Pingüino Adelia que reproducen en las Islas Shetland del Sur migran durante el período no reproductivo hacia la capa de hielo marino que se forma en el Mar de Weddell (Fraser y Trivelpiece 1996, Polito et al. 2011), por ello, la extensión de la cobertura de hielo en el Mar de Weddell fue utilizado como un indicador de hábitat disponible durante el período invernal. Dado que la tendencia poblacional puede reflejar la supervivencia de los adultos reproductores durante el invierno precedente (Fraser et al. 1992), la correlación se llevó a cabo sin retraso.

3.3 RESULTADOS

3.3.1 PARÁMETROS POBLACIONALES Y REPRODUCTIVOS DEL PINGÜINO ADELIA

Tendencia poblacional y Éxito reproductivo

Durante la temporada 2007 la colonia estaba conformada por 25 grupos reproductivos, un grupo menos que en la temporada precedente (ver Carlini et al. 2009). A lo largo de las siguientes temporadas de estudio, otros 5 grupos reproductivos fueron abandonados (Fig. 3.1). En total, se perdieron 6 grupos de nidificación completos en un período de 5 años.

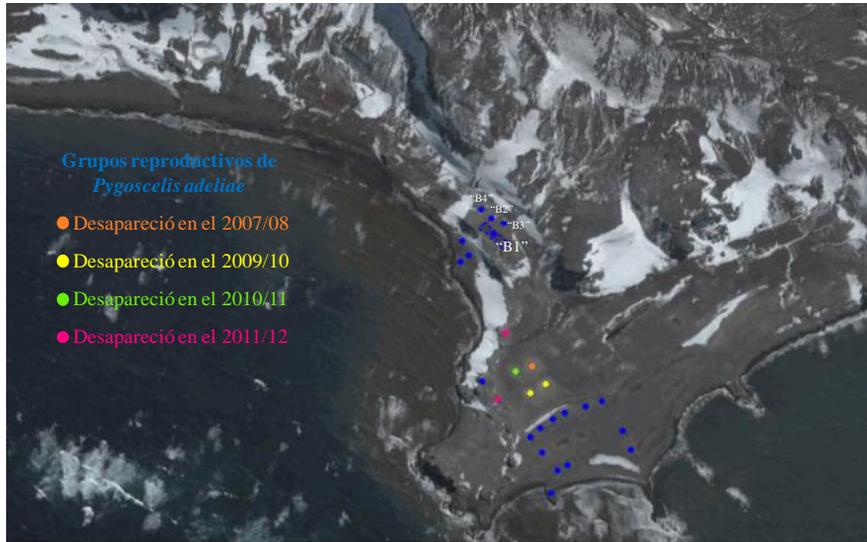


Figura 3.1: Grupos reproductivos de Pingüino Adelia en Punta Stranger. Se detallan aquellos manchones abandonados durante las temporadas 2007/08 a 2011/12 y los cuatro grupos reproductivos denominados “B”. El “B1” representó el sitio de nidificación de mayor tamaño, conformado por más de 1000 parejas reproductivas.

Durante el período 2007-2011 se evidenció una variación interanual en el número de parejas reproductivas y de pichones que alcanzaron la etapa de guardería (Tabla 3.1).

Tabla 3.1: Tamaño de la población reproductiva y cantidad de pichones en guardería en la colonia de Pingüino Adelia de Punta Stranger durante las temporadas 2007/08 a 2011/12.

En el año 2007/08, el tamaño poblacional para la colonia (en cursiva) fue estimado a partir del porcentaje de cambio anual de los restantes grupos reproductivos, debido a la falta de información del manchón denominado “B1”.

Temporada	N° de Parejas reproductivas			N° de Pichones en guardería		
	Colonia	Sin el “B1”	Sin los “B”	Colonia	Sin el “B1”	Sin los “B”
2007/08	<i>2003</i>	900	777	1579	488	405
2008/09	3910	1638	1435	3130	1504	1327
2009/10	2938	1274	1083	1047	510	454
2010/11	3426	1381	1198	3230	1309	1109
2011/12	3254	1282	1109	3330	1385	1170

Considerando todos los grupos reproductivos a excepción de los denominados “B”, tanto el número de pichones en guardería como el índice de éxito reproductivo fluctuaron en el tiempo de manera similar a la tendencia poblacional, excepto durante la temporada 2011 en la cual la tendencia poblacional declinó mientras que el resto de los parámetros evidenció un incremento respecto al año previo (Fig. 3.2). Si bien los tres parámetros mencionados presentaron entre sí

una asociación positiva, la única relación significativa se evidenció entre el número de pichones en guardería y el IER ($r = 0,94$; $t_4 = 4,86$; $P = 0,02$).

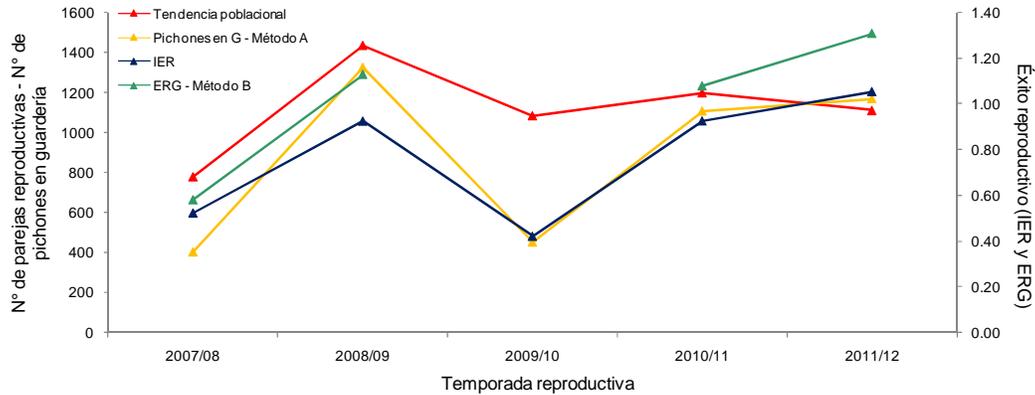


Figura 3.2: Tamaño de la población reproductiva (Tendencia poblacional), cantidad de pichones en guardería, Índice de éxito reproductivo (IER) y Éxito reproductivo general (ERG) calculado para la colonia de Pingüino Adelia de Punta Stranger, excluyendo los grupos reproductivos denominados “B1”, durante las temporadas 2007/08 a 2011/12. No se cuenta con información disponible del ERG para la temporada 2009/10.

Se registró una variabilidad temporal de los parámetros reproductivos con el avance de la estación de cría, la misma quedó evidenciada en el aumento paulatino del CV obtenido para el número total de huevos, de pichones nacidos y de pichones en guardería (Tabla 3.2). También se observó un aumento del CV de las diferentes medidas de performance reproductiva calculadas tanto para la colonia completa como por zona de nidificación (Tabla 3.2).

No se observaron diferencias interanuales significativas en la proporción de huevos puestos, tanto cuando se analizó la colonia completa como por zona de nidificación (*Chi-cuadrado*; $gl = 3$; $P > 0,05$. Tabla 3.2). No obstante, considerando la colonia entera, se registraron diferencias interanuales en el éxito de eclosión ($\chi^2 = 12,64$; $gl = 3$; $P = 0,006$) y en el éxito reproductivo general ($\chi^2 = 26,61$; $gl = 3$; $P < 0,001$). Asimismo, también se observó una variabilidad interanual en la cantidad de pichones nacidos y en guardería en aquellas parejas que reprodujeron en Postcatedral (EE: $\chi^2 = 9,41$; $gl = 3$; $P = 0,024$. ERG: $\chi^2 = 10,87$; $gl = 3$; $P = 0,012$), siendo la temporada 2007 la que mostró una significativamente menor producción de pichones (*Chi-cuadrado* 2007 vs 2008; 2007 vs 2010; 2007 vs 2011; $gl = 1$; $P < 0,05$ para EE y ERG). Por otro lado, no se registraron diferencias significativas entre Pre y Postcatedral en el EP, EE o ERG para ninguna temporada (*Chi-cuadrado*; $gl = 1$; $P > 0,05$ en todos los casos comparados). Si bien no se cuenta con información de éxito reproductivo – Método B para la temporada 2009, para los años en que la información estuvo disponible, el IER fluctuó en el

tiempo de manera similar al ERG, evidenciándose entre ellos una asociación positiva significativa ($r = 0,997$; $t_3 = 17,10$; $P = 0,003$. Fig. 3.2).

Tabla 3.2: Parámetros reproductivos observados en la colonia de Pingüino Adelia en Punta Stranger durante el período 2007-2011, con excepción de la temporada 2009 para la cual la información no se encuentra disponible. Debajo se detallan diferentes medidas de éxito reproductivo calculados para toda la colonia y para las zonas Pre y Postcatedral.

Parámetros reproductivos	Temporada reproductiva				Media	DS	CV
	2007/08	2008/09	2010/11	2011/12			
Nidos monitoreados	100	100	100	100			
Nº de nidos con 1 huevo	19	6	4	5			
Nº de nidos con 2 huevos	73	89	93	90			
Nº de huevos totales	165	184	190	185	181	10,98	6,07
Pichones nacidos de nidos con 1 huevo	6	4	2	1			
Pichones nacidos de nidos con 2 huevos	69	122	151	142			
Nº de pichones totales	75	126	153	143	124	34,67	27,91
Parejas que criaron 1 pichón hasta G	13	19	27	30			
Parejas que criaron 2 pichones hasta G	20	44	39	47			
Pichones totales en guardería	53	107	105	124	97	30,71	31,58
Nidos abandonados previos a la puesta	8	5	3	5			
Nidos abandonados con huevo	45	22	9	13			
Nidos abandonados con pichón	14	10	22	5			
Total de nidos abandonados	67	37	34	23			
Éxito de puesta							
Colonia	1,79	1,94	1,96	1,95	1,91	0,08	4,21
Precatedral	1,82	1,93	1,95	1,94	1,91	0,06	3,17
Postcatedral	1,74	1,95	1,97	1,95	1,90	0,11	5,72
Éxito de eclosión							
Colonia (*)	0,82	1,33	1,58	1,51	1,31	0,34	26,20
Precatedral	0,93	1,36	1,54	1,61	1,36	0,31	22,46
Postcatedral (*)	0,63	1,28	1,60	1,44	1,24	0,43	34,39
Éxito reproductivo general							
Colonia (*)	0,58	1,13	1,08	1,31	1,03	0,31	30,51
Precatedral	0,68	1,14	1,23	1,39	1,11	0,30	27,45
Postcatedral (*)	0,40	1,10	0,98	1,25	0,93	0,37	39,87

DS: desvío estándar. CV: coeficiente de variación.

G: guardería.

(*) Diferencias interanuales significativas ($test^2$; $gl = 3$; $P < 0,05$).

Considerando la colonia completa, para los años en los cuales la información se encontró disponible, la mortalidad en la etapa de incubación fue superior a la mortalidad durante la fase de cuidados intensivos, excepto durante la estación reproductiva 2010 en la cual la pérdida de

nidos con pichones superó a la pérdida de nidos con huevo (Fig. 3.3). Durante la temporada 2007 se registró el valor más elevado de pérdida de nidos en incubación, representando casi un 50% del total de nidos monitoreados.

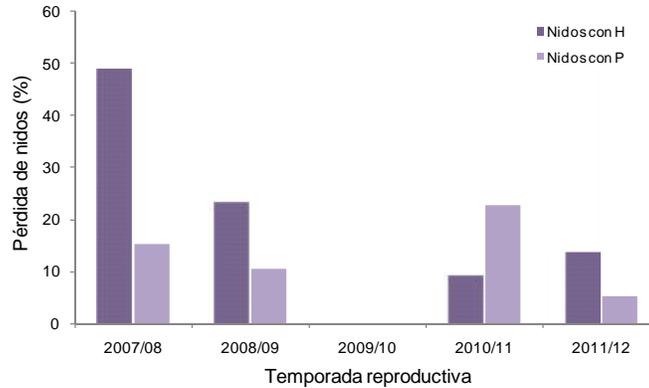


Figura 3.3: Porcentaje de la pérdida de nidos durante incubación y durante cuidados intensivos en la colonia de Pingüino Adelia de Punta Stranger, durante las temporadas 2007/08 a 2011/12. No se contó con información disponible para la estación reproductiva 2009/10.

Nidos con H: nidos perdidos con huevo/s. Nidos con P: nidos perdidos con pichón/es.

Crecimiento de los pichones y Peso al emplume

En total, se analizó el crecimiento en peso de 135 pichones de Pingüino Adelia desde el nacimiento hasta los 30 días de edad, momento en que la mayoría de los pichones de la colonia están en la etapa de guardería. Para todas las curvas ajustadas al modelo logístico, el valor promedio de r fue $0,994 (\pm 0,004)$ y el porcentaje de la varianza explicada por dicho modelo fue $98,82\% (\pm 0,78\%)$.

Los parámetros de crecimiento obtenidos para cada temporada de estudio (2008 a 2011) se detallan en la Tabla 3.3.

Tabla 3.3: Parámetros de crecimiento del peso corporal de los pichones de Pingüino Adelia en Punta Stranger, durante el período de cuidados intensivos de las temporadas 2008/09 a 2011/12 (promedio \pm desvío estándar).

Temporada	Modelo de Crecimiento Logístico				Var. expl. (%)	n
	K	A (g)	b	r		
2008/09	$0,169 \pm 0,024$	$2883,57 \pm 473,13$	$17,17 \pm 2,84$	$0,994 \pm 0,003$	$98,68 \pm 0,73$	32
2009/10	$0,166 \pm 0,031$	$2918,03 \pm 626,52$	$16,16 \pm 3,61$	$0,993 \pm 0,005$	$98,62 \pm 0,90$	15
2010/11	$0,179 \pm 0,025$	$2849,86 \pm 473,12$	$18,77 \pm 6,30$	$0,995 \pm 0,003$	$98,98 \pm 0,64$	43
2011/12	$0,168 \pm 0,021$	$2852,26 \pm 408,71$	$16,56 \pm 2,88$	$0,994 \pm 0,004$	$98,85 \pm 0,88$	45

Parámetros obtenidos a partir del ajuste de la curva de crecimiento en peso de cada pichón individual utilizando el Modelo Logístico. *K*: tasa de crecimiento. *A*: peso asintótico, expresado en gramos. *b*: constante. Var. expl. (%): porcentaje de la varianza explicada por el modelo. n: número de pichones analizados en cada temporada.

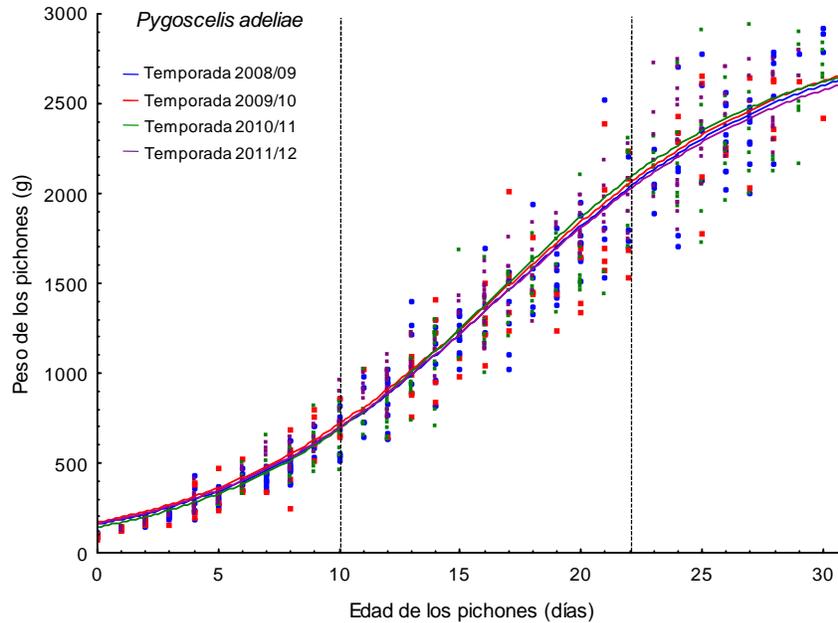


Figura 3.4: Curvas de crecimiento logístico de pichones de Pingüino Adelia en Punta Stranger, durante el período de cuidados intensivos de las temporadas reproductivas 2008/09 a 2011/12.

Ni el mayor peso alcanzado por los pichones al finalizar la etapa de cuidados intensivos (A) ni la tasa de crecimiento general de los mismos (K) variaron interanualmente de manera significativa (GLM; para A : $F_{3,131} = 0,11$; $P = 0,96$. Para K : $F_{3,131} = 1,47$; $P = 0,23$).

El peso de los pichones aumentó linealmente desde los 10 días hasta los 23 días de edad aproximadamente (Fig. 3.4). A partir del cálculo de la pendiente de la recta de los pesos registrados entre los 10 y 23 días de nacidos, se obtuvo una tasa de crecimiento de los pichones por día para cada año de estudio. Durante este período de crecimiento acelerado, los pichones crecieron a una tasa de 103,4 g/día; 105,0 g/día; 106,1 g/día y 108,9 g/día para las temporadas 2008, 2009, 2010 y 2011 respectivamente. Si bien entre los años 2008 y 2011 se registraron las mayores diferencias en el incremento en peso por día, las tasas de crecimiento de los pichones de Pingüino Adelia en Punta Stranger no difirieron interanualmente de manera significativa (*test de Student*; 2008 vs 2009: $t = 0,17$; $P = 0,86$. 2008 vs 2010: $t = 0,43$; $P = 0,66$. 2008 vs 2011: $t = 0,99$; $P = 0,32$. 2009 vs 2010: $t = 0,14$; $P = 0,89$. 2009 vs 2011: $t = 0,55$; $P = 0,58$. 2010 vs 2011: $t = 0,56$; $P = 0,57$).

Considerando que un pichón de Pingüino Adelia se emancipa a los 50 días de nacido (Williams 1995) y que, en promedio general, el peso al emplume es de 3000 g (ver Tabla 3.4), se registró que para el inicio de la etapa de guardería los pichones alcanzaron, en términos

generales, un 96,12%; 97,27%; 95% y 95,08% del peso corporal a la emancipación durante las temporadas 2008 a 2011 respectivamente.

Tabla 3.4: Estadísticos descriptivos del peso de los pichones de Pingüino Adelia al emplume divididos por períodos de muestreo en cada temporada analizada (2007/08 a 2011/12).

Temporada	Período	<i>n</i>	Media (kg)	DS (kg)	Rango (kg)	Fecha de muestreo
2007/08	1°	50	3,07	0,41	2,24 – 3,90	25/01 al 06/02
	2°	50	3,05	0,45	2,02 – 4,12	
	3°	37	2,83	0,42	2,19 – 3,98	
2008/09	1°	50	3,26	0,38	2,60 – 4,24	19/01 al 02/02
	2°	50	3,11	0,33	2,17 – 3,69	
	3°	8	2,66	0,32	2,17 – 3,23	
2009/10	1°	50	3,29	0,48	2,00 – 4,65	28/01 al 06/02
	2°	58	2,84	0,43	1,90 – 3,85	
	3°	10	2,47	0,44	1,80 – 3,35	
2010/11	1°	63	2,86	0,37	1,90 – 3,65	31/01 al 04/02
2011/12	1°	100	3,21	0,32	2,25 – 4,10	23/01 al 03/02
	2°	91	3,07	0,40	2,15 – 3,95	
	3°	21	2,83	0,41	2,25 – 3,85	

n: número de aves pesadas. DS: desvío estándar.

El peso de los pichones emancipados varió significativamente con el período de muestreo en todas las temporadas, excepto en la 2007 en la cual los pesos no difirieron entre períodos (GLM; 2007: $F_{2,134} = 2,71$; $P = 0,07$. Tabla 3.4). En cambio, durante las temporadas 2008, 2009 y 2011 (comparación no disponible para el año 2010) los pesos promedio fueron disminuyendo significativamente a medida que avanzó el muestreo (GLM; 2008: $F_{2,105} = 11,48$; $P < 0,001$; test de Tukey: período 1-3 y 2-3; $P < 0,05$. 2009: $F_{2,125} = 23,32$; $P < 0,001$; test de Tukey: todos los períodos; $P < 0,05$. 2011: $F_{2,209} = 11,67$; $P < 0,001$; test de Tukey: todos los períodos; $P < 0,05$).

Al analizar la variabilidad interanual en el peso de todos los pichones, independientemente del período de muestreo, se registró un peso significativamente inferior en la temporada 2010 respecto del 2008 y 2011 (GLM: $F_{4,643} = 6,51$; $P < 0,001$; test de Tukey: 2008 vs 2010 y 2010 vs 2011; $P < 0,05$). El peso al emplume, tomado como medida de performance reproductiva, no varió exactamente de la misma manera que el índice de éxito reproductivo (Fig. 3.5), es decir, no se evidenció una correlación significativa entre el peso de los pichones emancipados y el IER ($r = 0,25$; $t_4 = 0,44$; $P = 0,69$).

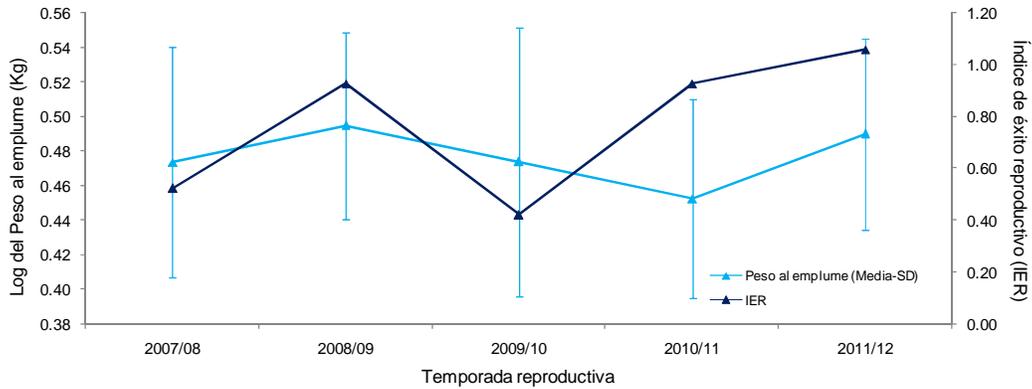


Figura 3.5: Variación interanual en el peso de los pichones al emplume (Media \pm desvío estándar, en escala logarítmica) y en el Índice de éxito reproductivo (IER) de Pingüino Adelia en Punta Stranger durante el período 2007/08 a 2011/12.

3.3.2 PARÁMETROS POBLACIONALES Y REPRODUCTIVOS DEL PINGÜINO PAPÚA

Tendencia poblacional y Éxito reproductivo

En la Tabla 3.5 se detalla, tanto para la colonia entera como para cada zona de nidificación dentro de la colonia (Pre y Postcatedral), el número de parejas reproductivas, la cantidad de pichones en etapa de guardería y el índice de éxito reproductivo, calculado para las temporadas en las cuales la información de ambos conteos estuvo disponible. No se evidenció ninguna relación significativa entre los parámetros previamente mencionados ($P > 0,05$ para cada par de variables analizadas).

Tabla 3.5: Tamaño de la población reproductiva (parejas reproductivas), cantidad de pichones en guardería e Índice de éxito reproductivo (IER) en la colonia de Pingüino Papúa de Punta Stranger durante las temporadas 2007/08 a 2011/12.

No hay datos disponibles del número de parejas reproductivas para las temporadas 2007/08 y 2009/10 debido al asincronismo reproductivo registrado en la colonia.

Temporada	N° parejas reproductivas			N° pichones en guardería			IER		
	Colonia	Precat	Postcat	Colonia	Precat	Postcat	Colonia	Precat	Postcat
2007/08				3832	1532	2300			
2008/09	4321	1635	2685	3417	1158	2260	0,79	0,71	0,84
2009/10				2593	898	1694			
2010/11	4613	1727	2886	4035	1490	2544	0,87	0,86	0,88
2011/12	3932	1610	2322	3828	1477	2351	0,97	0,92	1,01

Precat: zona Precatedral.

Postcat: zona Postcatedral.

Cuando se consideró la colonia entera, el CV del total de huevos puestos, pichones nacidos y pichones en G durante las 5 temporadas analizadas no superó el 19% (Tabla 3.6), es decir, no se evidenció una marcada variabilidad temporal en los parámetros reproductivos. No obstante, se observó una elevada variabilidad en las diferentes medidas de éxito reproductivo registradas en Precatedral, aunque dicha variabilidad parece quedar determinada por los bajos valores registrados en el 2009, dado que al eliminar dichos valores el CV disminuye considerablemente.

Tabla 3.6: Parámetros reproductivos observados en la colonia de Pingüino Papúa en Punta Stranger durante las temporadas 2007 a 2011. Debajo se detallan diferentes medidas de éxito reproductivo calculados para toda la colonia y para las zonas Pre y Postcatedral.

Parámetros reproductivos	Temporada reproductiva					Media	DS	CV
	2007/08	2008/09	2009/10	2010/11	2011/12			
Nidos monitoreados	100	100	100	100	100			
Nº de nidos con 1 huevo	13	0	13	1	2			
Nº de nidos con 2 huevos	87	98	86	98	98			
Nº de huevos totales	187	196	185	197	198	193	6,11	3,17
Pichones nacidos de nidos con 1 huevo	10	0	6	1	4			
Pichones nacidos de nidos con 2 huevos	134	147	102	167	159			
Nº de pichones totales	144	147	108	168	163	146	23,57	16,14
Parejas que criaron 1 pichón hasta G	31	33	26	36	35			
Parejas que criaron 2 pichones hasta G	48	43	30	49	56			
Pichones totales en guardería	127	119	86	134	147	123	22,90	18,68
Nidos abandonados previos a la puesta	0	2	1	1	0			
Nidos abandonados con huevo	14	15	34	7	6			
Nidos abandonados con pichón	7	7	9	6	3			
Total de nidos abandonados	21	24	44	14	9			
Éxito de puesta								
Colonia	1,87	2,00	1,87	1,99	1,98	1,94	0,07	3,40
Precatedral	1,90	2,00	1,86	1,98	1,96	1,94	0,06	3,01
Postcatedral	1,85	2,00	1,88	2,00	2,00	1,95	0,07	3,84
Éxito de eclosión								
Colonia	1,44	1,50	1,09	1,70	1,63	1,47	0,24	16,10
Precatedral (*)	1,65	1,49	0,76 (¹)	1,63	1,78	1,46	0,41	27,75
Postcatedral	1,30	1,51	1,42	1,76	1,48	1,49	0,17	11,32
Éxito reproductivo general								
Colonia	1,27	1,21	0,87	1,35	1,47	1,23	0,23	18,28
Precatedral (*)	1,45	1,13	0,55 (¹)	1,22	1,66	1,20	0,42	34,85
Postcatedral	1,15	1,27	1,18	1,48	1,28	1,27	0,13	10,15

DS: desvío estándar.

CV: coeficiente de variación.

G: guardería.

(*) Diferencias interanuales significativas ($test^2$; $gl = 3$; $P < 0,05$).

(¹) Diferencias estacionales significativas entre Pre y Postcatedral ($test^2$; $gl = 1$; $P < 0,05$).

No se registraron diferencias interanuales en el éxito de puesta, tanto al considerar la colonia entera como por zona de nidificación (*Chi-cuadrado*; $gl = 4$; $P > 0,05$. Tabla 3.6). Considerando la colonia completa, el éxito de eclosión y el éxito reproductivo general permanecieron relativamente estables y elevados, sin registrarse diferencias interanuales significativas (EE: $\chi^2 = 6,63$; $gl = 4$; $P = 0,16$. ERG: $\chi^2 = 8,11$; $gl = 4$; $P = 0,08$). No obstante, se observó variabilidad interanual en la cantidad de pichones nacidos y en guardería de aquellas parejas que nidificaron en Precatedral (EE: $\chi^2 = 11,51$; $gl = 4$; $P = 0,02$. ERG: $\chi^2 = 15,34$; $gl = 4$; $P = 0,01$), siendo la temporada 2009 la que presentó una significativamente menor producción de pichones (*Chi-cuadrado* 2009 vs 2007; 2009 vs 2008; 2009 vs 2010; 2009 vs 2011; $gl = 1$; $P < 0,05$ para EE y ERG). Al comparar la performance reproductiva entre zonas de nidificación, se registraron diferencias entre Pre y Postcatedral únicamente en el año 2009, en el cual el EE y el ERG de las parejas ubicadas en Precatedral fue significativamente inferior (EE: $\chi^2 = 4,94$; $gl = 1$; $P = 0,03$. ERG: $\chi^2 = 6,23$; $gl = 1$; $P = 0,01$).

Considerando la colonia completa, la mortalidad de los huevos fue siempre superior a la mortalidad de los pichones. Si bien durante la temporada 2009 se registró un 34,34% de pérdida de nidos en la etapa de incubación, el 76,47% de dichos nidos se encontraron en el área de Precatedral.

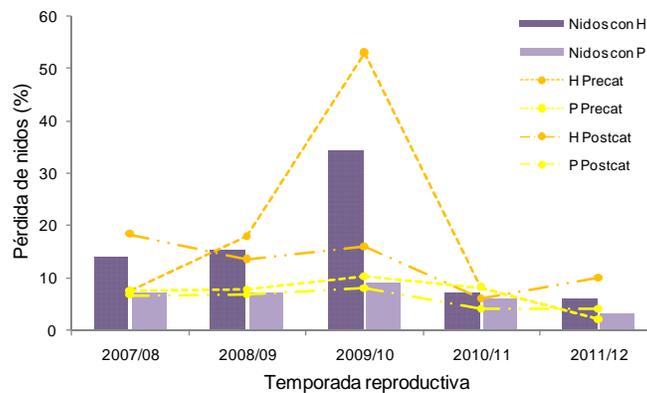


Figura 3.6: Porcentaje de la pérdida de nidos durante incubación (con huevo/s – H) y durante cuidados intensivos (con pichón/es – P) en la colonia de Pingüino Papúa de Punta Stranger, durante las temporadas 2007/08 a 2011/12 (barras). También se grafican (líneas) la pérdida de nidos con H y P para cada zona de la colonia: Precatedral (Precat.) y Postcatedral (Postcat.).

Crecimiento de los pichones y Peso al emplume

En total, se analizaron las curvas de crecimiento en peso de 189 pichones de Pingüino Papúa desde el momento de eclosión hasta los 30 días de edad, donde la mayoría de los pichones de la colonia se encuentran en guardería. Para la totalidad de las curvas ajustadas al

modelo logístico, el valor promedio de r fue 0,993 ($\pm 0,005$) y el porcentaje de la varianza explicada por dicho modelo fue 98,54% ($\pm 0,91\%$).

Los parámetros de crecimiento obtenidos para las temporadas 2008 a 2011 se detallan en la Tabla 3.7.

Tabla 3.7: Parámetros de crecimiento del peso corporal de los pichones de Pingüino Papúa en Punta Stranger, durante el período de cuidados intensivos de las temporadas 2008/09 a 2011/12.

Temporada	Modelo de Crecimiento Logístico					n
	K	A (g)	b	r	Var. expl. (%)	
2008/09	0,170 \pm 0,029	2707,71 \pm 474,42	20,90 \pm 5,18	0,994 \pm 0,003	98,82 \pm 0,67	43
2009/10	0,170 \pm 0,024	2716,24 \pm 578,29	19,24 \pm 3,55	0,992 \pm 0,004	98,36 \pm 0,76	53
2010/11	0,170 \pm 0,021	2750,12 \pm 474,32	21,84 \pm 4,19	0,991 \pm 0,006	98,18 \pm 1,14	47
2011/12	0,188 \pm 0,030	2500,36 \pm 497,28	19,17 \pm 7,86	0,994 \pm 0,004	98,87 \pm 0,85	46

Parámetros obtenidos a partir del ajuste de la curva de crecimiento en peso de cada pichón individual utilizando el Modelo Logístico. *K*: tasa de crecimiento. *A*: peso asintótico, expresado en gramos. *b*: constante. Var. expl. (%): porcentaje de la varianza explicada por el modelo. *n*: número de pichones analizados en cada temporada.

No se registraron diferencias interanuales en el peso máximo promedio alcanzado por los pichones al momento de iniciar la etapa de guardería (GLM; para *A*: $F_{3,185} = 2,30$; $P = 0,08$). Sin embargo, se evidenció una fluctuación entre años en la tasa de crecimiento general de los pichones, siendo la temporada 2011 la que presentó una significativamente mayor tasa de crecimiento en relación con las restantes tres temporadas reproductivas (GLM; para *K*: $F_{3,185} = 5,28$; $P = 0,002$; test de Tukey: 2011 vs 2008; 2011 vs 2009 y 2011 vs 2010; $P < 0,05$).

El peso de los pichones se incrementó de manera lineal desde los 10 días hasta los 25 días de edad aproximadamente (Fig. 3.7), aunque este período fue principalmente evidente en la temporada 2011. A partir del cálculo de la pendiente de la recta de los pesos registrados entre los 10 y 25 días de edad, se obtuvo para cada temporada la tasa de crecimiento en peso de los pichones por día. Durante estos 15 días de máximo crecimiento, los pichones aumentaron 106,4 g/día; 106,2 g/día; 102,4 g/día y 102,1 g/día para las temporadas 2008, 2009, 2010 y 2011 respectivamente. Si bien durante las temporadas 2008 y 2009 las tasas fueron superiores a aquellas registradas en los siguientes dos años, las tasas de crecimiento de los pichones de Pingüino Papúa en Punta Stranger no difirieron interanualmente de manera significativa (*test de Student*; 2008 vs 2009: $t = -0,05$; $P = 0,96$. 2008 vs 2010: $t = -0,84$; $P = 0,40$. 2008 vs 2011: $t = -0,87$; $P = 0,39$. 2009 vs 2010: $t = -0,85$; $P = 0,40$. 2009 vs 2011: $t = -0,89$; $P = 0,37$. 2010 vs 2011: $t = -0,07$; $P = 0,94$).

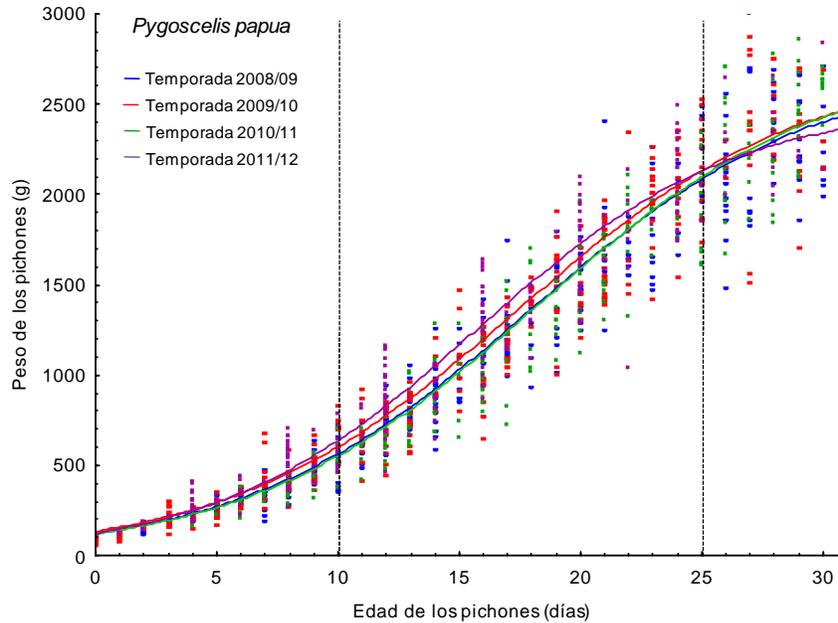


Figura 3.7: Curvas de crecimiento logístico de pichones de Pingüino Papúa en Punta Stranger, durante las temporadas reproductivas 2008/09 a 2011/12.

Teniendo en cuenta que un pichón de Pingüino Papúa se emancipa entre los 75 y 80 días de edad (Williams 1995) y que, en promedio general, el peso al emplume es de 5000 g (ver Tabla 3.8), se observó que al inicio de la etapa de guardería los pichones alcanzaron sólo un 50% aproximadamente del peso corporal a la emancipación (2008: 54,15%. 2009: 54,32%. 2010: 55%. 2011: 50,01%), es decir, duplicaron su peso en los siguientes 45-50 días posteriores al comienzo de la guardería.

Al considerar el peso de los pichones al emplume por período de pesado (Tabla 3.8), únicamente en las temporadas 2010 y 2011 se evidenció una disminución de los mismos con el período de muestreo (GLM; 2010: $F_{2,227} = 23,38$; $P < 0,001$; test de Tukey: todos los períodos; $P < 0,05$. 2011: $F_{2,197} = 8,18$; $P < 0,001$; test de Tukey: períodos 1-2 y 1-3; $P < 0,05$). En las restantes temporadas, los pesos no difirieron entre sí con el avance de la muda (GLM; $P > 0,05$ para las temporadas 2007, 2008 y 2009).

Sin embargo, al analizar la variabilidad interanual de los pesos del total de pichones emancipados, independientemente del período de muestreo, no se registraron diferencias significativas (GLM; $F_{4,901} = 2,1$; $P = 0,08$), es decir, el peso promedio de los pichones al emplume no difirió entre años.

Tabla 3.8: Estadísticos descriptivos del peso de los pichones al emplume de Pingüino Papúa divididos por períodos de muestreo en cada temporada analizada (2007/08 a 2011/12).

Temporada	Período	<i>n</i>	Media (kg)	DS (kg)	Rango (kg)	Fecha de muestreo
2007/08	1°	50	5,13	0,61	3,95 – 6,50	11/02 al 25/02
	2°	50	5,07	0,65	3,30 – 6,50	
	3°	50	5,08	0,67	3,00 – 6,49	
2008/09	1°	50	4,98	0,42	4,16 – 5,82	21/01 al 04/02
	2°	71	4,96	0,51	4,02 – 6,27	
	3°	40	5,14	0,64	3,95 – 6,24	
2009/10	1°	50	5,14	0,58	4,10 – 6,50	06/02 al 20/03
	2°	55	5,02	0,69	2,90 – 6,85	
	3°	60	5,01	0,60	3,65 – 6,40	
2010/11	1°	50	5,50	0,54	4,35 – 6,55	31/01 al 14/02
	2°	60	5,23	0,52	4,34 – 6,60	
	3°	60	5,08	0,52	3,95 – 6,05	
2011/12	1°	100	5,32	0,57	4,20 – 6,85	03/02 al 17/02
	2°	75	5,04	0,50	4,00 – 6,30	
	3°	25	4,94	0,60	3,40 – 6,30	

n: número de aves pesadas.

DS: desvío estándar.

El peso al emplume, tomado como medida de performance reproductiva, fluctuó de manera similar al éxito reproductivo general (Fig. 3.8), aunque no se evidenció una relación lineal significativa entre ambos parámetros ($r = 0,74$; $t_4 = 1,88$; $P = 0,16$).

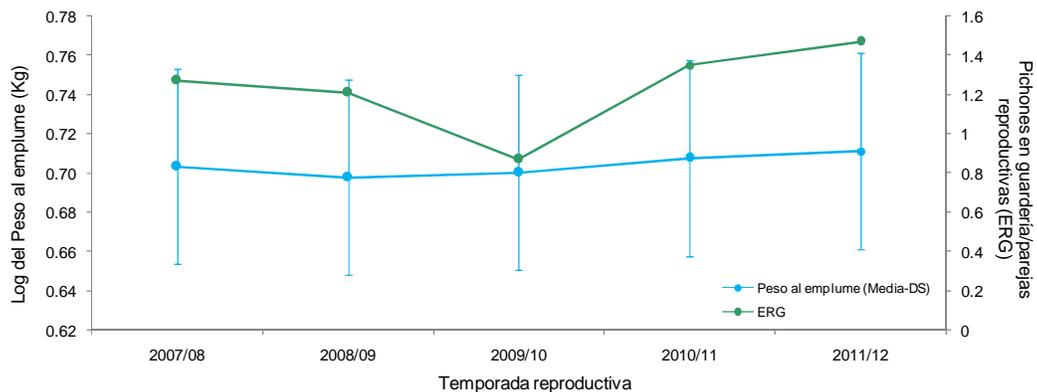


Figura 3.8: Variación interanual en el peso al emplume (Media ± desvío estándar, en escala logarítmica) de pichones de Pingüino Papúa en Punta Stranger durante el período 2007/08 a 2011/12. Como referencia se mostró las fluctuaciones entre años en el Éxito reproductivo general (ERG).

3.3.3 COMPARACIÓN INTER-ESPECÍFICA

Al comparar las distintas medidas de éxito reproductivo, se registró una diferencia inter-específica significativa en el EE y ERG durante la temporada 2007, tanto considerando la colonia completa como por zona de nidificación. Durante dicha temporada, la productividad fue inferior en Adelia que en Papúa, dado que nacieron menos pichones (Colonia: $\chi^2 = 7,93$; $gl = 1$; $P = 0,005$. Precatedral: $\chi^2 = 4,32$; $gl = 1$; $P = 0,04$. Postcatedral: $\chi^2 = 5,19$; $gl = 1$; $P = 0,02$) y también un menor número de ellos alcanzó la etapa de guardería (Colonia: $\chi^2 = 13,33$; $gl = 1$; $P < 0,001$. Precatedral: $\chi^2 = 6,68$; $gl = 1$; $P = 0,01$. Postcatedral: $\chi^2 = 8,86$; $gl = 1$; $P = 0,003$). Si bien existió una asociación positiva en el EE y el ERG entre especies, la misma no fue significativa (EE: $r = 0,90$; $P = 0,10$. ERG: $r = 0,49$; $P = 0,51$. Fig. 3.9).

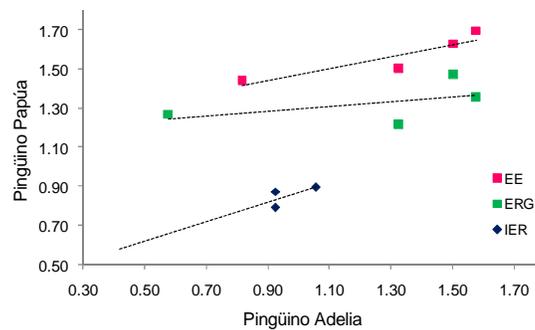


Figura 3.9: Relación entre diferentes medidas de éxito reproductivo registradas en los pingüinos Adelia y Papúa reproduciendo en Punta Stranger. El éxito de eclosión (EE) y el éxito reproductivo general (ERG) no se encuentran disponibles para la temporada 2009 en Adelia. No se contó con información del índice de éxito reproductivo (IER) para las temporadas 2007 y 2009 en el Pingüino Papúa.

Cuando se comparó el IER entre especies no se registraron diferencias significativas (*test t de Student*; Adelia: $0,77 \pm 0,28$; $n = 5$ vs Papúa: $0,85 \pm 0,06$; $n = 3$; $P = 0,54$). El mismo resultado (*test t de Student*; Adelia: $0,97 \pm 0,08$; $n = 3$ vs Papúa: $0,85 \pm 0,06$; $n = 3$; $P = 0,10$) se obtuvo incluso cuando la comparación se realizó para aquellos años en los cuales la información de ambas especies estuvo disponible (2008, 2010 y 2011). El IER entre especies no evidenció una asociación significativa ($r = 0,67$; $t_2 = 0,90$; $P = 0,53$. Fig. 3.9), aunque puede deberse a que sólo se cuenta con tres temporadas para analizar.

3.3.4 TENDENCIAS POBLACIONALES A LARGO PLAZO

En 1995 la colonia de *Pygoscelis adeliae* en Punta Stranger estaba conformada por 50 grupos reproductivos (Carlini et al. 2009), 30 de los cuales fueron abandonados en un período de 17 años. Considerando todos los grupos reproductivos a excepción de los cuatro denominados “B”,

se evidenció una declinación de la población reproductiva del 77,4% ($F_{1,15} = 96,6$; $P < 0,01$. $r^2 = 0,87$. Fig. 3.10). Similar a lo previamente reportado en la colonia de estudio (Carlini et al. 2009), durante el período 1996-2011 se registró una declinación del 40% en el tamaño de la población reproductiva de aquellos manchones denominados “B” ($P = 0,03$. $r^2 = 0,47$). Por último, al considerar la colonia entera se registró una declinación del 64,2% de la población reproductiva desde la temporada 1995 ($P < 0,01$. $r^2 = 0,79$), valor similar a lo reportado en Carlini et al. (2009).

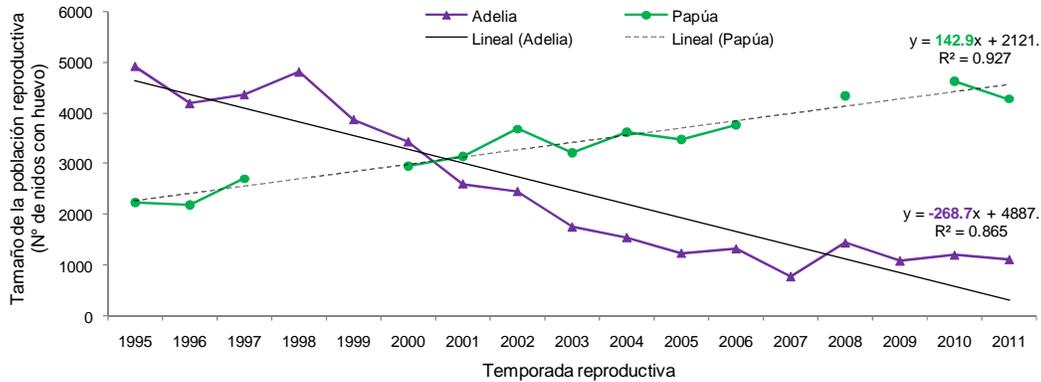


Fig. 3.10: Tendencias poblacionales de los pingüinos Adelia (violeta) y Papúa (verde) en Punta Stranger, desde la temporada 1995/96 a la 2011/12. La información graficada para el Pingüino Adelia derivó de los conteos realizados en toda la colonia a excepción de los cuatro grupos reproductivos denominados “B”. En cambio, en el Pingüino Papúa los censos incluyeron la totalidad de la colonia. Para cada especie se marcó la línea de tendencia.

Por otro lado, considerando el período 1995-2011, se registró una declinación del 81% en la cantidad de pichones de Pingüino Adelia que alcanzaron el emplume ($F_{1,15} = 44,3$; $P < 0,01$. $r^2 = 0,75$. Fig. 3.11). Sin embargo, el número de pichones en guardería contabilizados durante las temporadas 2007 y 2009 fueron los más bajos reportados desde el año 1995, representando tan sólo un 6,6 y 7,4% respectivamente del valor más alto registrado en 1995.

Por su parte, a los largo de las 17 temporadas analizadas la población de *Pygoscelis papua* aumentó el número de parejas reproductivas un 91% ($F_{1,11} = 141,5$; $P < 0,01$. $r^2 = 0,93$. Fig. 3.10), es decir, casi logró duplicar su tamaño poblacional. El número de pichones que alcanzaron la etapa de guardería mostró una elevada fluctuación desde 1996 hasta el 2011 (Fig. 3.11). Si bien los pichones presentes durante la última temporada de estudio representaron un 39,4% más de aquellos registrados durante el año 1996, no se evidenció una tendencia significativa en la cantidad de pichones que alcanzaron el emplume ($F_{1,12} = 3,5$; $P = 0,09$. $r^2 = 0,22$).

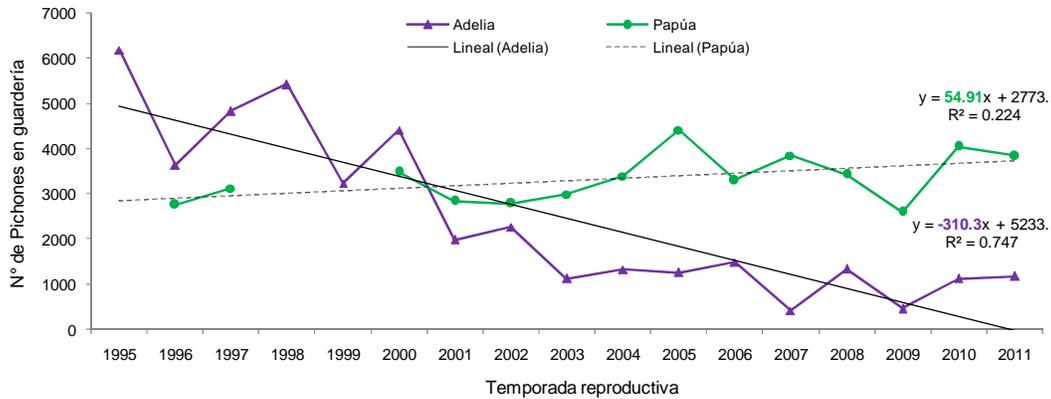


Fig. 3.11: Número de pichones que alcanzaron la etapa de guardería de los pingüinos Adelia (violeta) y Papúa (verde) en Punta Stranger, desde la temporada 1995/96 en Adelia y 1996/97 en Papúa, hasta la 2011/12 en ambas especies. La información graficada en Adelia derivó de los conteos realizados en toda la colonia a excepción de los cuatro grupos reproductivos denominados “B”. En cambio, en el Pingüino Papúa los censos incluyeron la totalidad de la colonia. En cada especie se marcó la línea de tendencia.

El IER registrado en el Pingüino Adelia durante las temporadas 2007 y 2009 (0,42 y 0,52 pichones en G/parejas reproductivas respectivamente) fue inferior al valor mínimo reportado por Carlini et al. (2009) para los 12 años previos. Asimismo, la media ($0,77 \pm 0,28$) también fue inferior a la previamente registrada. Para los años en que el IER pudo ser calculado en la población de Pingüino Papúa (2008, 2010 y 2011), los valores registrados cayeron dentro del rango previamente reportado para la especie en el área de estudio. No se registraron diferencias significativas en el IER entre especies en el período 1995-2011 (*test t de Student*; Adelia: $0,92 \pm 0,24$; $n = 17$ vs Papúa: $0,98 \pm 0,18$; $n = 12$; $P = 0,42$), incluso considerando únicamente aquellos años en los cuales la información estuvo disponible para ambas especies (*test t de Student*; Adelia: $0,96 \pm 0,17$; $n = 12$ vs Papúa: $0,98 \pm 0,18$; $n = 12$; $P = 0,71$).

Al analizar la asociación entre la extensión del hielo marino de la OPA y la tendencia poblacional (con y sin retraso), la cantidad de pichones en guardería (sin retraso) o el IER (sin retraso) registrado en el Pingüino Adelia se evidenciaron relaciones débilmente positivas ($r < 0,5$) y no significativas ($P > 0,05$). En cambio, en el Pingüino Papúa se evidenció una asociación negativa significativa entre el promedio anual de la extensión de hielo en la región OPA y el número de parejas reproductivas registrado el mismo año ($r = 0,55$; $t_{12} = -2,18$; $P = 0,05$), además de una correlación positiva entre la extensión de hielo marino del mes de abril y el IER ($r = 0,61$; $t_{10} = 2,34$; $P = 0,04$). No se evidenció una relación significativa entre la extensión del hielo y la cantidad de pichones que alcanzaron la guardería durante esa misma temporada ($P > 0,05$).

Por su parte, al evaluar la asociación entre la tendencia poblacional del Pingüino Adelia y la extensión del hielo marino en el Mar de Weddell durante el período 2000-2011, se evidenciaron relaciones positivas significativas para todos los períodos considerados ($r > 0,8$ y $P < 0,01$), es decir, a menor extensión del hielo durante los meses febrero/marzo/abril-agosto o febrero/marzo/abril-septiembre (meses en que no hubo presencia de individuos adultos en el área de nidificación) menor fue el número de parejas reproductivas registradas durante ese mismo verano.

3.4 DISCUSIÓN

Las respuestas de los pingüinos pygoscélicos frente a la variabilidad ambiental registrada en la región OPA serán divergentes según las condiciones físicas que prevalezcan en el área de estudio y las estrategias de vida de la especie en cuestión, es decir, serán específicas de la especie y de la colonia de estudio (Forcada et al. 2006, Hinke et al. 2007).

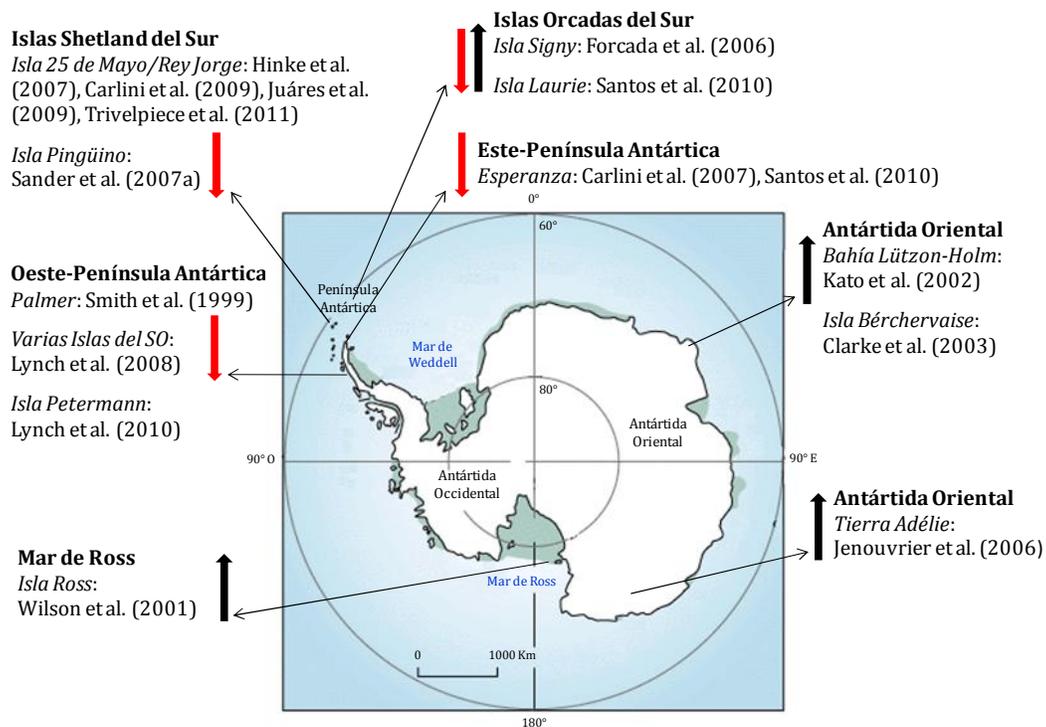


Figura 3.12: Principales tendencias poblacionales registradas en el Pingüino Adelia en distintas localidades del Continente Antártico. Se detalló la localidad de estudio y la respectiva cita bibliográfica.

En el sector Antártico Occidental (Península Antártica e islas del Arco de Escocia), nuestra zona de interés, se observó una marcada declinación poblacional, con la excepción de una colonia situada en Isla Laurie, Orcadas del Sur, donde se ha registrado una gran fluctuación en el número de parejas reproductivas (Santos et al. 2010).

En Antártida Oriental se reportó un incremento en el tamaño de la población reproductiva.

En Punta Stranger, las colonias de pingüinos Adelia y Papúa mostraron tendencias poblacionales fuertemente contrastantes entre sí, pero concordantes con los reportes previos del sector OPA e islas asociadas. En esta región, las poblaciones de Pingüino Adelia han experimentado una marcada declinación en el número de parejas reproductivas (Fig. 3.12. Smith et al. 1999, Forcada et al. 2006, Carlini et al. 2007, Hinke et al. 2007, Sander et al. 2007a, Lynch et al. 2008, Carlini et al. 2009, Juárez et al. 2009, Lynch et al. 2010, Santos et al. 2010, Trivelpiece et al. 2011, entre otros).

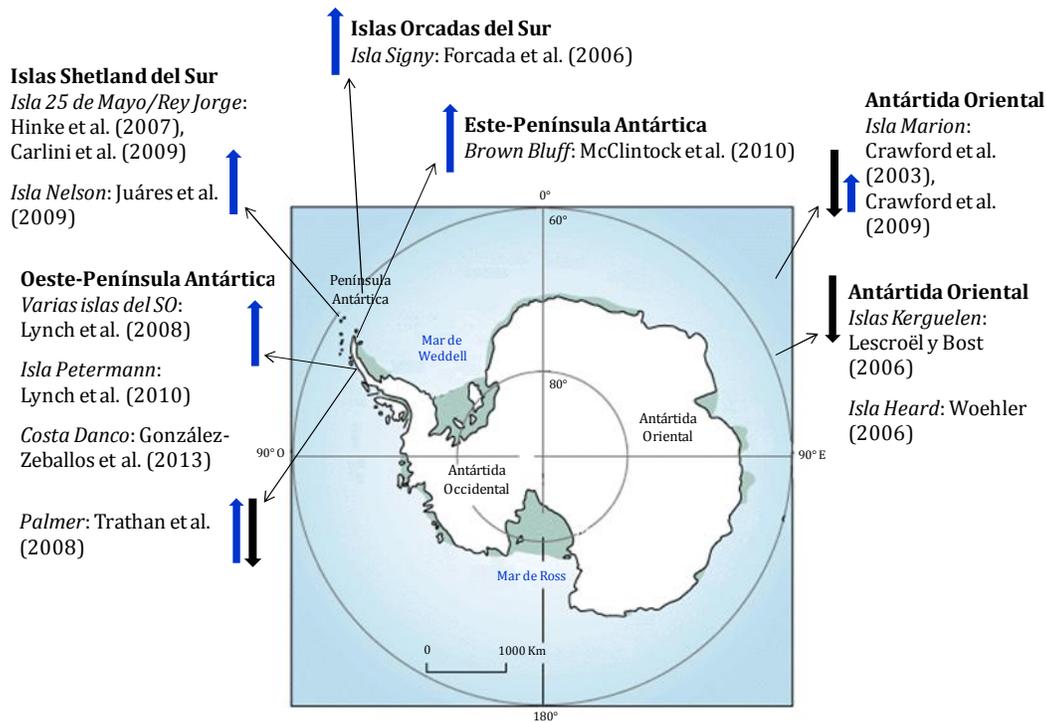


Figura 3.13: Principales tendencias poblacionales registradas en el Pingüino Papúa en distintas localidades del Continente Antártico y parte del sector subantártico. Se detalló la localidad de estudio y la respectiva cita bibliográfica.

En el sector Antártico Occidental (Península Antártica e islas del Arco de Escocia), nuestra zona de interés, se registró un incremento poblacional, con la excepción de una colonia ubicada en el Archipiélago Palmer en el cual se reportó una gran fluctuación en el tamaño de la población reproductiva (Trathan et al. 2008).

Si bien en el sector subantártico Oriental parece existir una tendencia a la declinación poblacional, Crawford et al. (2009) registraron recientemente un leve incremento poblacional en los Pingüinos Papúa que reproducen en Isla Marion.

En contraste, las colonias de Pingüino Papúa ubicadas en la Península Antártica e islas del Arco de Escocia han permanecido estables o han experimentado un incremento en el tamaño de su población reproductiva (Fig. 3.13. Forcada et al. 2006, Hinke et al. 2007, Lynch et al. 2008,

Carlini et al. 2009, Juárez et al. 2009, Lynch et al. 2010, González-Zevallos et al. 2013, entre otros). Incluso, se ha reportado una expansión hacia el sur en su rango reproductivo, lo cual es consistente con el crecimiento poblacional ampliamente documentado en los últimos años. Dicha expansión no sólo incluyó a colonias que nidifican en la región oeste de la Península Antártica (Lynch et al. 2008) sino también al este de la misma (McClintock et al. 2010).

Particularmente para Punta Stranger, el hecho que la caída poblacional de *Pygoscelis adeliae* haya sido más pronunciada cuando no se consideraron los manchones denominados “B” podría estar vinculado al menor tamaño de los restantes grupos reproductivos que conforman la colonia. Varios estudios han señalado un menor éxito reproductivo en manchones pequeños en relación a una mayor proporción de nidos periféricos, los cuales están expuestos a una mayor presión de predación respecto a los nidos centrales (Tenaza 1971, Spurr 1973, Ainley et al. 1983, Young 1994). En el área de estudio, Santos et al. (2008) han observado una elevada tasa de mortalidad de huevos y pichones de Pingüino Adelia a causa de la predación por parte del Escúa Pardo (*Stercorarius antarcticus lonnbergi*), causando una importante disminución en el éxito reproductivo del Adelia. Por el contrario, el Escúa Pardo no suele atacar activamente nidos de Pingüino Papúa (Santos et al. 2007, Santos et al. 2012).

A diferencia de lo observado por Hinke et al. (2007) en una colonia cercana, pero similar a lo reportado por Carlini et al. (2009) para el área de estudio, durante el período 1995-2011 se registró una significativa declinación en la cantidad de pichones de Pingüino Adelia que alcanzaron el emplume. Por el contrario, en el Pingüino Papúa no se evidenció una tendencia significativa, pero en todos los años del período 1996-2011 la cantidad de pichones que llegaron a la etapa de guardería fue superior a aquel registrado durante 1996, a excepción de la temporada 2009.

Las asociaciones entre las condiciones ambientales y el éxito reproductivo registrado en los pingüinos suelen ser complejas (e.g. Clarke et al. 2002). Por ejemplo, las condiciones de hielo extenso pueden relacionarse con un incremento o bien con una declinación en el éxito reproductivo, de acuerdo a la biología de la especie, al momento del año y a la localización en la cual ocurre, dado que puede afectar positivamente el reclutamiento y distribución de las presas pero ejercer un efecto negativo sobre los adultos en la etapa reproductiva. Sumado a ello, la compleja dinámica poblacional del krill antártico en el Mar de Escocia y su relación con la extensión de la capa de hielo marino en el OPA puede no expresarse de manera lineal y simplista en todas las regiones (Murphy et al. 2007a), ya que algunas áreas cercanas a la punta de la Península pueden estar también influenciadas por las condiciones presentes en el Mar de Weddell (Murphy et al. 2007a). En Punta Stranger, contradictoriamente y de manera confusa, aunque ambas especies dependieron del krill antártico durante el período de crianza de pichones

(Capítulo 5), en el Pingüino Adelia no se evidenció una correlación significativa entre la extensión del hielo en la región OPA y el éxito reproductivo, pero sí en el Pingüino Papúa. En este último, una mayor extensión del hielo durante el mes de abril pudo haber influido positivamente en la determinación del éxito reproductivo. Posiblemente las diferencias inter-específicas en la relación con la extensión del hielo y la disponibilidad de presa estén influenciadas o determinadas por diferencias en el hábitat de invierno de ambas especies.

Relaciones más claras se evidenciaron al analizar la tendencia poblacional de cada especie de pingüino y la extensión del hielo marino. Si bien no se registró una correlación entre la extensión del hielo de la región OPA y el número de parejas reproductivas en el Pingüino Adelia, este parámetro mostró una asociación positiva significativa con la extensión del hielo marino en el Mar de Weddell, su hábitat invernal. Es decir, la supervivencia de los reproductores durante el período no reproductivo podría determinar el tamaño poblacional. Por el contrario, el Pingüino Papúa es una especie no migratoria y no pagofílica. Ello quedó expresado en la relación negativa significativa que se observó entre el número de parejas reproductivas y la extensión del hielo marino en la OPA.

El tamaño de la población reproductiva es el reflejo de las condiciones existentes en un área amplia durante un período de tiempo extenso (Trathan et al. 1996) y es una medida de supervivencia durante el invierno precedente (Fraser et al. 1992). En cambio, el éxito reproductivo suele reflejar condiciones más bien locales durante un período acotado de tiempo (Croxall 1992, Trathan et al. 1996). Por ello, estos parámetros no necesariamente fluctuarán en el tiempo de la misma manera, dado que pueden estar afectados por factores diferentes. Esto podría haber quedado expresado en la carencia de una asociación significativa entre la tendencia poblacional y la cantidad de pichones en guardería o el IER registrados en el Pingüino Adelia, similar a lo previamente reportado por Emmerson et al. (2003) para la misma especie. En el Pingüino Papúa, tampoco se evidenció una asociación significativa entre estos parámetros, no obstante, estos resultados pueden deberse al bajo número de temporadas analizadas.

De manera similar a lo reportado por Hinke et al. (2012), en la colonia de Pingüino Adelia de Punta Stranger se evidenció una marcada variabilidad temporal en los parámetros reproductivos. Existió una variación interanual en la performance reproductiva tomada como éxito de eclosión, éxito reproductivo general y peso de los pichones al emplume. Sin embargo, el éxito de puesta y el crecimiento de los pichones durante cuidados intensivos permanecieron constantes. Esto refleja la existencia de factores que afectaron fuertemente la eclosión y/o la supervivencia de los pichones pequeños. Durante las temporadas 2007 y 2009 se registró una elevada depositación y persistencia de nieve en la colonia al comienzo de la estación reproductiva (Capítulo 2). Existe un consenso general acerca del impacto negativo de las

precipitaciones pluviales y nivales sobre el éxito reproductivo de los pingüinos (Williams 1995, Trivelpiece y Fraser 1996, Cogley y Shears 1999, Boersma 2008, McClintock et al. 2008, Trathan et al. 2008, Forcada y Trathan 2009, Lynch et al. 2009, Lynch et al. 2010, entre otros), produciendo pérdida de nidos por inundación o deserción y pérdida de pichones por hipotermia. Si bien no se cuenta con información de Éxito reproductivo – Método B para la temporada 2009, los efectos adversos de la presencia de nieve durante los años 2007 y 2009 se observaron en varios parámetros reproductivos. La cantidad de pichones que alcanzaron el emplume y el IER registrados durante dichas temporadas representaron los valores más bajos reportados en los últimos 17 años en el área de estudio. Además, tanto el número de pichones nacidos como aquellos que alcanzaron la guardería fue significativamente inferior durante el año 2007, en comparación con las restantes temporadas para las cuales existió información disponible. Asimismo, se evidenciaron diferencias interanuales en el éxito de eclosión y el éxito reproductivo general en aquellas parejas que nidificaron en Postcatedral, sector de la colonia en la cual existió una mayor persistencia de nieve en el terreno (Capítulo 2). Debido a la relación observada entre el IER y el ERG, es sumamente probable que durante la temporada 2009 también haya existido un bajo valor de ERG, principalmente para aquellas parejas que nidificaron en Postcatedral.

Otros factores también podrían estar regulando el éxito reproductivo, entre ellos, la cantidad, calidad y accesibilidad del alimento (Croxall 1992, Croxall et al. 1999). El elevado número de nidos de Pingüino Adelia perdidos con pichón/es durante la temporada 2010, los cuales representaron el 22,3% de los nidos en los cuales se registró puesta de huevos, podría reflejar una baja disponibilidad de alimento en el área durante el período de crianza (Capítulo 5), lo cual también podría ayudar a explicar el bajo peso de los pichones al emplume registrado durante esa temporada. Durante el año 2010 existió un elevado éxito reproductivo general pero un bajo peso al emplume. Similar a lo previamente reportado por Clarke et al. (2002), en Punta Stranger podría haber ocurrido que ante una baja disponibilidad de alimento algunas parejas críen dos pichones livianos en lugar de uno pesado. Esto incrementaría el éxito reproductivo de la temporada pero disminuiría la probabilidad de que el pichón logre las condiciones necesarias para enfrentar el período invernal. Sin embargo, aunque el peso máximo promedio alcanzado por los pichones al finalizar la etapa de cuidados intensivos fue menor al registrado en las restantes temporadas, no difirió significativamente de ellos y, por otro lado, las diferencias en el peso al emplume durante el año 2010 podrían deberse a una cuestión puramente metodológica, dado que el muestreo comenzó tardíamente.

Por su parte, en el Pingüino Papúa, también de manera similar a lo reportado por Hinke et al. (2012), los parámetros reproductivos fueron más constantes entre años fundamentalmente al considerar la colonia entera, con un éxito reproductivo relativamente estable y elevado. Sin

embargo, se evidenció una disminución significativa en la cantidad de pichones nacidos y de pichones que alcanzaron la etapa de guardería para aquellas aves nidificando en Precatedral durante la temporada 2009 únicamente. En esta temporada el Pingüino Papúa mostró un retraso reproductivo y un marcado asincronismo estacional consistente con la elevada acumulación de nieve en el terreno (Capítulo 2), aquellas parejas nidificando en Postcatedral reprodujeron más tardíamente y presentaron un mayor éxito reproductivo respecto a las ubicadas en Precatedral. Es decir, el Pingüino Papúa pudo evitar o amortiguar los efectos adversos de las condiciones climáticas locales registradas en el sitio de nidificación a través de cambios en la fenología reproductiva, reduciendo la posible pérdida de nidos con huevos y/o pichones. Esta situación pudo haber sido particularmente evidente durante el año 2007 en la colonia entera, temporada en la cual no se registraron diferencias estacionales ni interanuales en el éxito reproductivo, y en el área de Postcatedral durante la estación reproductiva 2009. Lamentablemente, la presencia de dicho asincronismo reproductivo dificultó la estimación del tamaño poblacional durante las temporadas 2007 y 2009. Por otra parte, y a diferencias de lo observado en Adelia, durante la temporada reproductiva 2010 en el Pingüino Papúa no se registró una elevada mortalidad de pichones, ni una alta tasa de pérdida de nidos, ni una diferencia interanual en el peso de los pichones al emplume a pesar de la aparente declinación del recurso alimenticio (Capítulo 5). Una situación similar se observó durante la estación reproductiva 2011. Sin embargo, en esta temporada los pichones crecieron a una tasa general más elevada que la registrada en las restantes temporadas reproductivas, no obstante, el peso alcanzado al inicio de la guardería no fue estadísticamente diferente de aquellos reportados en los años precedentes.

La comparación inter-específica de las diferentes medidas de éxito reproductivo mostró que el Pingüino Adelia presentó una significativamente menor producción de pichones durante la temporada 2007. No sorprende que el Éxito reproductivo – Método B haya variado entre especies y el IER no debido a la carencia de información de IER del Pingüino Papúa para aquellos años críticos en la comparación, 2007 y 2009.

Si bien es cierto que al analizar el crecimiento de los pichones durante sólo una etapa de su desarrollo (i.e. cuidados intensivos) los pesos máximos alcanzados se encuentran alejados del valor asintótico y el modelo sobreestima dicho valor (Rombolá 2009), al poner los resultados en perspectiva se evidenció una diferencia inter-específica en la importancia de cada etapa de crianza. El pichón de Pingüino Adelia inició la etapa de guardería con más del 90% del peso promedio de un pichón emancipado, es decir, en esta especie los 20-30 días de cuidados intensivos fueron sumamente importantes en la determinación de las condiciones con que el pichón concluyó su desarrollo. En cambio, un pichón de Pingüino Papúa inició su período de guardería con un 50 a 55% del peso promedio de un pichón emancipado. Como fuera previamente reportado (e.g. Bost y Jouventin 1991, Williams 1995, Lescroël et al. 2009a), el

crecimiento en peso del pichón de Pingüino Papúa suele continuar hasta el momento del emplume. Es decir, en esta especie las etapas de guardería y emplume serían tan importantes en el desarrollo del pichón como la etapa de cuidados intensivos. Posiblemente, esto se relacione con la presencia de un ciclo reproductivo más prolongado en combinación con un continuo y extenso cuidado paternal. Durante aproximadamente tres semanas, en un período de transición a la independencia, los pichones recién mudados comienzan a realizar pequeñas incursiones al mar junto con un adulto, adquiriendo experiencia antes de su partida de la colonia (Williams 1990, Polito y Trivelpiece 2008). Esta última etapa muestra diferencias en el Pingüino Adelia. Los pichones emplumaron en el grupo reproductivo en el cual nacieron y, posteriormente, se trasladaron a la playa antes de retirarse de la colonia. Semejante a lo reportado por Williams (1995), tanto el emplume como su partida al mar fueron etapas muy sincrónicas, con los pichones abandonando la colonia en pequeños grupos durante un corto período de tiempo (por ello para algunas temporadas, fue complicado completar los períodos de muestreo de manera correcta). Para esta altura de la temporada, no hubo individuos adultos en la colonia con lo cual no existió un comportamiento “aprendizaje” de los pichones previo a su emancipación.

En ambas especies, una combinación de factores estarían actuando en la determinación de la tendencia poblacional. En *P. adeliae* el cambio climático estaría afectando su hábitat invernal, dado que es un habitante obligado de la capa de hielo marino. Así, las condiciones que debe enfrentar fuera de estación reproductiva influyen negativamente sobre la supervivencia de los adultos y juveniles, disminuyendo el reclutamiento y, consecuentemente, el tamaño de la población reproductiva (e.g. Trathan et al. 1996, Hinke et al. 2007, Carlini et al. 2009, Lynch et al. 2010, esta tesis). Sumado a ello, durante el período reproductivo se alimenta fundamentalmente de krill antártico (Juárez et al. 2011, Capítulo 5), cuya disponibilidad en el Mar de Escocia ha declinado en las últimas décadas. Este escenario tiene una profunda incidencia sobre la abundancia del Pingüino Adelia (e.g. Forcada et al. 2006; Trivelpiece et al. 2011). Por otra parte, el aumento en la frecuencia de años con mayor depositación de nieve actúa reduciendo las áreas de nidificación y el éxito reproductivo (e.g. Trivelpiece y Fraser 1996, McClintock et al. 2008, esta tesis). Dado que esta especie presenta un ciclo corto y una flexibilidad limitada en su cronología reproductiva (Forcada y Trathan 2009, Capítulo 2), el aumento de las precipitaciones puede ejercer un fuerte impacto sobre la tendencia poblacional. En resumen, la reducción del hábitat invernal, la declinación en la disponibilidad de alimento, la reducción de las áreas de nidificación y el bajo éxito reproductivo, registrado en ciertas temporadas, junto con una marcada declinación en la cantidad de pichones emancipados serían factores determinantes de la tendencia poblacional del Pingüino Adelia en Punta Stranger.

En *P. papua* la tendencia poblacional ha sido principalmente relacionada con su poca de afinidad con el hielo marino (Forcada et al. 2006, Hinke et al. 2007, Carlini et al. 2009, esta

tesis) y con la plasticidad observada en sus estrategias de alimentación (Miller et al. 2009). Es una especie residente durante el período no reproductivo, con lo cual su hábitat de invierno no resulta afectado con la reducción en la capa de hielo marino. Inclusive, al ser una especie que se alimenta en aguas abiertas, puede beneficiarse ante el concomitante incremento en el hábitat de forrajeo disponible (Trathan et al. 2007, McClintock et al. 2008, Miller et al. 2009). Si bien en el Arco de Escocia su principal fuente de alimento es el krill antártico (Volkman et al. 1980, Croxall et al. 1999, Miller et al. 2010, Juárez et al. 2011, Capítulo 5), se ha reportado una gran variación interanual en su ecología trófica, esencialmente relacionada con la abundancia de sus presas (Pütz et al. 2001, Miller et al. 2009). Dicha flexibilidad le permitiría amortiguar los cambios registrados en la disponibilidad del krill y mantener así su éxito reproductivo (Miller et al. 2009). La constancia en los valores de éxito reproductivo y, fundamentalmente, la mayor supervivencia de los juveniles durante el invierno, sugieren que el reclutamiento de nuevos reproductores es una de las causas más factibles para explicar el crecimiento poblacional. En este sentido, la plasticidad observada en la cronología reproductiva (Capítulo 2) y en la elección de los sitios de nidificación dentro de la colonia (ver Capítulo 4), ayudarían a mitigar los cambios observados en las condiciones locales, producto del aumento de la acumulación de nieve durante la estación reproductiva, amortiguando los efectos adversos de las precipitaciones sobre el éxito reproductivo.

Si bien ambas especies compartieron condiciones ambientales y requerimientos de hábitat y alimento similares durante la estación de cría (Capítulo 2 y 5), los distintos parámetros de performance reproductiva mostraron una asociación positiva pero no significativa. Esto último, sumado a la diferencia en el éxito reproductivo registrado durante la temporada 2007, sugirió que los parámetros reproductivos no fluctuaron de la misma manera durante las temporadas de estudio. A diferencia de lo reportado por Hinke et al. (2007), en Punta Stranger las condiciones de la colonia no tuvieron necesariamente el mismo efecto sobre ambas especies o cada especie afrontó dichas condiciones de una manera diferente, con resultados significativos sobre la performance reproductiva. Si bien los factores locales (i.e. presencia y persistencia de nieve en la colonia) al comienzo de la estación de cría pueden influir en el tamaño poblacional y/o en la performance reproductiva (Trathan et al. 1996, Copley y Shears 1999, Boersma 2008, McClintock et al. 2008, Trathan et al. 2008, esta tesis), en Punta Stranger, el Pingüino Papúa exhibió estrategias de vida que ayudaron a reducir la variabilidad estacional e interanual en el éxito reproductivo. Así, la plasticidad en su fenología reproductiva (Capítulo 2) parece haber contribuido a mantener el éxito reproductivo de la colonia relativamente estable y elevado. En contraste, el Pingüino Adelia fue más rígido en su cronología reproductiva (Capítulo 2) y los efectos negativos de las precipitaciones sobre el éxito reproductivo no pudieron evitarse.

CAPÍTULO 4

Supervivencia y fidelidad



4.1 INTRODUCCIÓN

Los pingüinos son aves longevas que presentan una alta tasa anual de supervivencia como adulto, además de una elevada fidelidad a la pareja reproductiva y a la colonia natal, es decir, son mayormente monógamos y filopátricos (Williams 1995). La supervivencia puede variar con la edad o el sexo de los individuos y también con las condiciones ambientales que deben enfrentar, principalmente durante el período invernal (Williams 1995, Ainley 2002). En general, los individuos juveniles presentan una relativamente baja supervivencia, principalmente en el primer año posterior al emplume y luego de su primera reproducción (Williams 1995). Por otro lado, la supervivencia puede estar condicionada por el esfuerzo reproductivo del año precedente, independientemente de la edad del individuo (Williams y Rodwell 1992, Ainley 2002, Lescroël et al. 2009b, Emmerson y Southwell 2011, entre otros). Además de estos factores, se ha reportado que el uso de las bandas alares, empleadas en los estudios demográficos para la identificación de individuos, puede incidir sobre la tasa de supervivencia (Ainley 2002, Dugger et al. 2006).

En muchas especies de aves marinas suele registrarse la existencia de individuos reproductores que saltan ciertas temporadas de cría (Williams 1995, Schreiber y Burger 2001, entre otros). En general, la proporción de aves que retornan a la colonia en años sucesivos (tasa de retorno) suele reflejar con bastante precisión la supervivencia de la especie y, normalmente, el tamaño de la población reproductiva varía en el tiempo de manera similar a la tasa de retorno (Williams 1995, Juárez et al. 2010). Si bien las fluctuaciones en el número de parejas reproductivas de una población puede ser producto de varios procesos demográficos, i.e. la supervivencia y la dispersión (Dugger et al. 2010), el movimiento de los pingüinos entre colonias suele no ser considerado en los análisis (Williams y Rodwell 1992, Hinke et al. 2007, entre otros), debido a la elevada fidelidad por la colonia natal y por el sitio de nidificación. Sin embargo, recientemente se ha reportado que la filopatría no es una característica que se exprese siempre en los pingüinos, dado que en presencia de condiciones locales desfavorables los individuos más experimentados pueden movilizarse a otras colonias a fin de evitar fallas en la reproducción (Dugger et al. 2010).

En las aves marinas, suele existir una relación entre la alta fidelidad por la colonia natal y la elevada fidelidad a la pareja reproductiva (ver Williams 1995). La fidelidad a la pareja puede contribuir al éxito reproductivo a través de la familiaridad y la coordinación en el esfuerzo involucrado en la reproducción (e.g. Williams y Rodwell 1992, Williams 1995). Por su parte, la filopatría favorecería el re-encuentro de la pareja en temporadas sucesivas (Williams y Rodwell 1992, entre otros). No obstante, estas relaciones no suelen ser evidente en todas las especies de pingüinos (Williams y Rodwell 1992, Williams 1995).

En el presente capítulo se analizó la variación interanual e inter-específica en las tasas de supervivencia y retorno, así como la fidelidad a la pareja reproductiva y al sitio de nidificación, en los pingüinos Adelia y Papúa en Punta Stranger. Se evaluó la posible interrelación entre dichos parámetros y aquellos provenientes del análisis demográfico.

4.2 MATERIALES Y MÉTODOS

4.2.1 MARCADO DE ADULTOS REPRODUCTORES

Durante las temporadas 2007 a 2010, entre 75 y 90 aves reproductoras de edad desconocida de ambas especies fueron marcadas con bandas alares de acero inoxidable que presentaban un código de identificación alfa-numérico (IAA+5 números).

Cada individuo de Pingüino Adelia fue anillado al comienzo de la estación reproductiva, normalmente antes de la finalización del período de ayuno, a fin de reconocer y capturar fácilmente a ambos miembros de la pareja. En el Pingüino Papúa el marcado se llevo a cabo avanzado el período de incubación o al comienzo de la etapa de cuidados intensivos, a fin de minimizar el disturbio generado con la maniobra, dado el comportamiento evasivo de los adultos reproductores. En ambas especies, si bien la intención inicial fue el marcado de parejas reproductivas, en algunos casos el nido se perdió previo al anillado de ambos miembros de la pareja, con lo cual uno de ellos quedó sin marca. En los años subsiguientes, cualquier ave no bandeada pareja de un individuo marcado permaneció sin anillar. La cantidad de parejas e individuos totales marcados de ambas especies durante cada temporada de estudio se detallan en la Tabla 4.1.

Tabla 4.1: Número de individuos y número de parejas de adultos reproductores de Pingüino Adelia y Papúa marcados con bandas alares de acero inoxidable durante las temporadas 2007/08 a 2010/11 en la colonia de Punta Stranger.

Temporada (x)	Adelia		Papúa	
	Individuos	Parejas	Individuos	Parejas
2007	75	32	77	37
2008	84	40	83	40
2009	84	40	90	39
2010	83	40	80	40
Total	326	152	330	156

Durante cada temporada, a excepción de la 2007, se recolectó una muestra de sangre de cada individuo marcado para su posterior sexado. La sangre se extrajo de la circulación periférica de las patas, pinchando con una aguja la membrana interdigital, procurando que la zona estuviese

limpia y cálida, para no contaminar la muestra y reducir el tiempo de la maniobra respectivamente. La sangre se recogió con un papel de filtro que posteriormente fue conservado envuelto en papel aluminio. La determinación del sexo de cada individuo muestreado fue llevado a cabo por la Lic. Rita Santos (Instituto Multidisciplinario de Biología Celular).

4.2.2 RECAPTURAS

Durante las temporadas 2008 a 2011, entre 2 y 3 investigadores recorrieron todos los grupos reproductivos que conforman la colonia a fin de identificar aves bandeadas. El esfuerzo de búsqueda se concentró principalmente en 3 días diferentes durante el período de pre-postura y postura. En cualquier caso, toda ave visualizada fuera de estas fechas estipuladas fue registrada y monitoreada. En el Pingüino Adelia, dado el período de ayuno, tanto la visualización de cada individuo como la identificación de su respectiva pareja fue relativamente sencilla. En el Pingüino Papúa, los cuales no presentan período de ayuno y, además, realizan viajes de alimentación relativamente cortos (Capítulo 5) suele complicarse la identificación de la pareja o del ave marcada si la misma tiene una pareja sin anillo. Por ello, se recorrió frecuentemente la colonia durante diferentes momentos del ciclo reproductivo.

A partir de la información de presencia-ausencia de los adultos reproductores presentes en la colonia, fue estimada la tasa de supervivencia, la tasa de retorno y la fidelidad a la pareja reproductiva y al sitio de nidificación en el año $x+1$, considerando el año de marcado como el año x . Para ello, se utilizó la información de recapturas obtenidas hasta la temporada 2011. Se definió la tasa de supervivencia como el porcentaje de individuos vivos (reproductores y no reproductores) en el año $x+1$ del total de individuos marcados en el año x . La tasa de retorno de los reproductores previos fue definida como la proporción de aves reproductoras en el año x las cuales retornaron en el año $x+1$. Los “no reproductores” incluyeron cualquier ave marcada en el año x la cual no fue registrada en la temporada $x+1$ pero sí fue registrada viva en alguno de los siguientes años (Williams y Rodwell 1992), es decir, aquellas aves que saltaron una o más temporadas reproductivas. La fidelidad a la pareja se determinó como el porcentaje de parejas que permanecieron juntas en el año $x+1$, considerando únicamente aquellas yuntas en las cuales ambos miembros fueron bandeados en el año x . Se excluyó del análisis cualquier caso que generó dudas o en el cual no se pudo identificar correctamente ambos miembros porque la nidada se perdió temprano en la estación reproductiva. Se calculó el porcentaje de divorcios en el año $x+1$ como la proporción de parejas en la cual ambos miembros estuvieron vivos y presentes en la colonia pero no reprodujeron juntos. Aquellos casos en los cuales ambos miembros de la pareja estuvieron vivos pero uno de ellos no estuvo presente en la colonia durante esa temporada, con lo cual su pareja original reprodujo con otra ave, se consideró como una separación (ver Williams 1995), cuyo valor quedó incluido dentro de la categoría de cambio

de pareja. Dentro de este último grupo quedaron también incluidos aquellos casos donde se pudo confirmar que el cambio de pareja fue producto del fallecimiento de uno de los miembros y los casos en los cuales no se volvió a tener registro de la presencia en la colonia de uno de los individuos de la pareja. Finalmente, la fidelidad al sitio de nidificación fue definida como la proporción de aves que retornaron y reprodujeron en el año $x+1$ en el mismo grupo reproductivo en el cual nidificaron en el año x . Cada uno de estos parámetros fue calculado para el total de aves marcadas y también considerando el sexo de los individuos. Los resultados representan valores mínimos de supervivencia, tasa de retorno y fidelidad dado que los cálculos se realizaron sin considerar la tasa de pérdida de bandas alares o la posible dispersión de los individuos.

Dado que la última temporada de recaptura fue la 2011, se desconoce cuántas aves marcadas en la temporada 2010 fueron no reproductoras durante el año 2011 pero estuvieron vivas, por ello los valores de supervivencia y retorno coincidieron entre sí. Si bien los valores brindados para la temporada 2011 representan la tasa de retorno, también denota el valor mínimo de supervivencia de las aves marcadas durante el 2010, por ello fue utilizado ese valor para las comparaciones generales con suma cautela. Por otra parte, debido al arribo tardío del grupo de trabajo al área de estudio durante la temporada 2009, y dada las condiciones locales en la colonia durante ese año (Capítulo 2 y 3), es factible que algunas de las aves vistas hayan sido reproductores fallidos y/o no reproductores o, incluso, que no se haya registrado la totalidad de individuos que retornaron a la colonia durante ese año, pero lamentablemente este margen de error no se pudo estimar. De todas maneras, los Papúa no reproductores suelen encontrarse en la colonia únicamente durante la noche, siendo poco probable que se registren en su año no reproductivo (Williams y Rodwell 1992).

4.2.3 UBICACIÓN GEOGRÁFICA DE LOS GRUPOS REPRODUCTIVOS

Durante cada una de las 5 temporadas de estudio (2007 a 2011), se posicionaron por medio de georeferenciación cada grupo reproductivo que conforma la colonia de pingüinos Adelia y Papúa en Punta Stranger.

Se utilizó una imagen de Google Earth (imagen Quick Bird) calibrada con el software gvSIG de libre acceso. Cada punto obtenido en el campo (GPS Garmin – eTrex Legend) fue bajado a dicho mapa utilizando el software DNR Garmin.

4.2.4 ANÁLISIS ESTADÍSTICOS

Se calculó la media, el desvío estándar (DS) y el coeficiente de variación (CV) de cada parámetro estimado. Se evaluó la variabilidad interanual, intra-específica (por sexos) e inter-específica de cada parámetro estimado utilizando un test de Chi-cuadrado, con corrección de

Yates en los casos que fue necesario. La comparación de aquellos parámetros cuyos valores fueron bajos se llevo a cabo con un test exacto de Fisher.

Se testeó la existencia de una tendencia en la tasa de supervivencia y de retorno de cada especie a partir de una regresión lineal simple. El grado de asociación entre pares de variables se determinó a partir de una correlación momento-producto de Pearson. Este último procedimiento también fue llevado a cabo para analizar posibles correlaciones entre los parámetros aquí calculados y la tendencia poblacional o el éxito reproductivo (Capítulo 3).

Los análisis estadísticos se llevaron a cabo utilizando el programa Statistica V.7.0. El nivel de significancia para todos los test realizados fue asumido en $P = 0,05$.

4.3 RESULTADOS

4.3.1 PINGÜINO ADELIA

Tasas de Supervivencia y Retorno

A partir del coeficiente de variación calculado para las tasas de supervivencia y retorno de todos los individuos marcados (Tabla 4.2), se evidenció una fluctuación temporal similar para ambos parámetros, es decir, presentaron similares CV, levemente superior en la tasa de retorno.

Tabla 4.2: Número y porcentaje de individuos de Pingüino Adelia que retornaron y que sobrevivieron en el año $x+1$ respecto al año de marcado (x), además de la fidelidad al sitio de nidificación, sin considerar el sexo de los individuos. Promedio, desvío estándar (DS) y coeficiente de variación (CV) de cada parámetro estimado.

Año x	n_x	$n_{(x+1)}$				
		Vivos (n)	Supervivencia (%)	Retornaron (n)	Retorno (%)	Fidelidad al Sitio (%)
2007/08	75	50	66,67	48	64,00	100
2008/09	84	60	71,43	53	63,10	98,11
2009/10	84	45	53,57	43	51,19	100
2010/11	83	62	74,70	62	74,70	98,39
		Media	66,59		63,25	99,13
		DS	9,29		9,61	1,02
		CV	13,94		15,20	1,03

Considerando el total de los individuos marcados anualmente independientemente del sexo de cada uno, se registró una variabilidad interanual en el porcentaje de individuos vivos durante el año $x+1$ ($\chi^2 = 9,73$; $gl = 3$; $P = 0,02$. Tabla 4.2). Si bien aquellas aves marcadas durante los años 2007 y 2009 fueron las que presentaron menores tasas de supervivencia, únicamente las aves

bandeadas durante la temporada 2009 tuvieron un porcentaje significativamente menor de individuos vivos al año $x+1$, respecto de aquellas aves anilladas durante el 2008 y 2010 ($\chi^2 = 5,71$; $gl = 1$; $P = 0,02$ y $\chi^2 = 8,10$; $gl = 1$; $P = 0,004$ respectivamente), es decir, en la temporada de recaptura 2010 se registró la menor supervivencia. No se evidenció una tendencia, ni al incremento ni a la declinación, en la proporción de aves vivas registradas durante cada temporada de estudio ($F_{1,2} = 0,02$; $P = 0,91$. $r^2 = 0,01$. Fig. 4.1).

Se registró una variabilidad interanual significativa en la cantidad de aves que retornaron a la colonia durante la temporada $x+1$ ($\chi^2 = 9,95$; $gl = 3$; $P = 0,02$. Tabla 4.2). Las aves marcadas en el año 2009 presentaron una tasa de retorno significativamente menor que aquellas aves marcadas el siguiente año ($\chi^2 = 9,88$; $gl = 1$; $P = 0,002$), es decir, durante la temporada de recaptura 2010 se registró el menor retorno, mientras que durante el año 2011 se observó el mayor porcentaje de aves retornando a la colonia. Al igual que en la supervivencia, no se evidenció una tendencia en la proporción de aves que retornaron a la colonia en cada temporada de estudio ($F_{1,2} = 0,16$; $P = 0,73$. $r^2 = 0,07$. Fig. 4.1).

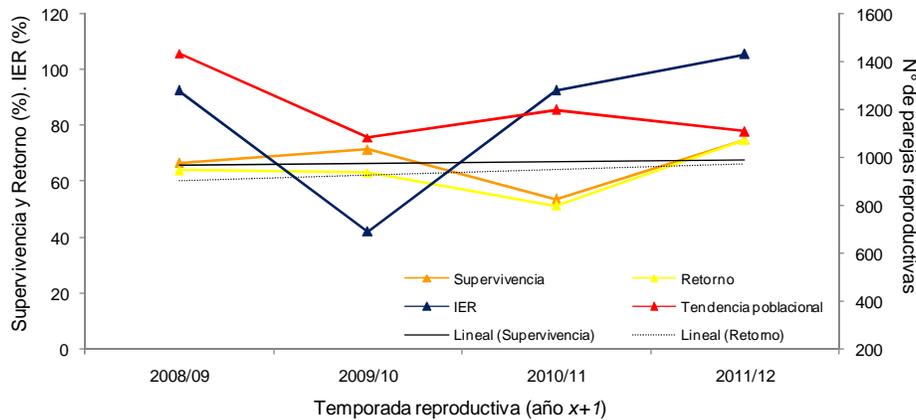


Figura 4.1: Porcentaje de supervivencia y de retorno de individuos adultos de Pingüino Adelia en el año $x+1$ en Punta Stranger, sin considerar el sexo de los individuos. En ambos parámetros se encuentra marcada la línea de tendencia. También se evidencian el índice de éxito reproductivo porcentual (IER) y la cantidad de parejas reproductivas presentes en la colonia luego de excluir los grupos reproductivos denominados “B” (tendencia poblacional).

De las aves marcadas durante la temporada 2008 que no se encontraron presentes en la colonia durante el año $x+1$, un 23% (7 individuos. Fig. 4.2) saltó una reproducción, es decir, no se registraron durante el año 2009 pero sí reprodujeron nuevamente en el 2010. Este grupo de no reproductores fue significativamente mayor que el observado en la siguiente temporada reproductiva (*Test exacto de Fisher* 2009 vs 2010; $P = 0,03$ considerando el año de recaptura en la expresión). De las aves marcadas en el 2009 que no retornaron durante el 2010, año con menor tasa de retorno (51,2%), únicamente dos de ellas saltaron una reproducción (4,9%) y

una se confirmó que pereció (2,4%) pero de las restantes se desconoce su estado actual (92,7%). En cambio, de aquellas aves marcadas durante el año 2010 que no retornaron durante el 2011, año con mayor tasa de retorno (74,7%), se comprobó la muerte de 6 individuos (28,6%).

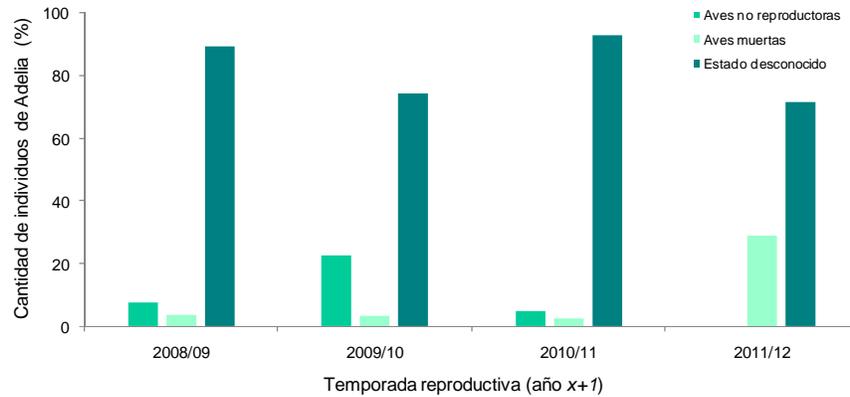


Figura 4.2: Porcentaje y estado del conocimiento de los individuos de Pingüino Adelia marcados en Punta Stranger durante el año x , los cuales no retornaron a la colonia en el año $x+1$, sin considerar el sexo de los individuos.

Al considerar el sexo de los individuos marcados durante las temporadas 2008, 2009 y 2010, se observó que la supervivencia y el retorno fluctuaron temporalmente de manera similar en cada sexo (Tabla 4.3). Sin embargo, las tasas de supervivencia y retorno registradas en las hembras presentaron mayor fluctuación en comparación con las tasas obtenidas para los machos (mayor CV para las hembras). Se evidenció una variabilidad interanual en la tasa de supervivencia al año $x+1$ en las hembras ($\chi^2 = 7,49$; $gl = 2$; $P = 0,02$. Tabla 4.3) pero no en los machos ($\chi^2 = 2,89$; $gl = 2$; $P = 0,24$. Tabla 4.3). La proporción de hembras marcadas durante el año 2009 y registradas vivas en el 2010 fue significativamente inferior en comparación con las restantes temporadas (2009 vs 2010: $\chi^2 = 5,02$; $gl = 1$; $P = 0,03$. 2010 vs 2011: $\chi^2 = 5,85$; $gl = 1$; $P = 0,02$ considerando el año de recaptura en la expresión).

La tasa de retorno según el sexo de los individuos mostró resultados similares a los obtenidos para la supervivencia. Se registró una variabilidad interanual en la proporción de hembras que retornaron a la colonia en el año $x+1$ ($\chi^2 = 8,29$; $gl = 2$; $P = 0,02$. Tabla 4.3) pero no se evidenciaron diferencias en los machos ($\chi^2 = 2,87$; $gl = 2$; $P = 0,24$. Tabla 4.3). La cantidad de hembras marcadas en la temporada 2009 y recapturadas en la 2010 fue significativamente menor en comparación con las hembras recapturadas durante el 2011 ($\chi^2 = 8,09$; $gl = 1$; $P = 0,004$).

Si bien siempre se registró una mayor cantidad de machos que de hembras que retornaron a la colonia o que sobrevivieron al año $x+1$, únicamente se observó una diferencia

significativa en las tasas de supervivencia y retorno por sexo en aquellas aves marcadas en el año 2009 y recapturadas en la temporada 2010 (Supervivencia: $\chi^2 = 5,77$; $gl = 1$; $P = 0,02$. Retorno: $\chi^2 = 3,88$; $gl = 1$; $P = 0,049$).

Tabla 4.3: Número y porcentaje de machos y hembras de Pingüino Adelia que retornaron y que sobrevivieron en el año $x+1$ respecto al año de marcado (x). Promedio, desvío estándar (DS) y coeficiente de variación (CV) de cada parámetro estimado.

Año x	Machos					Hembras				
	$n_{(x)}$	Vivos (n)	Superv. (%)	Retornaron (n)	Retorno (%)	$n_{(x)}$	Vivos (n)	Superv. (%)	Retornaron (n)	Retorno (%)
2008/09	44	33	75,00	30	68,18	40	27	67,50	23	57,50
2009/10	42	27	64,29	27	64,29	42	18	42,86	16	38,10
2010/11	41	33	80,49	33	80,49	42	29	69,05	29	69,05
		Media	73,26		70,99			59,80		54,88
		DS	8,24		8,46			14,69		15,64
		CV	11,25		11,91			24,57		28,50

Superv.: tasa de supervivencia. Retorno: tasa de retorno.

No se evidenció una asociación entre la cantidad de aves que retornaron o que sobrevivieron cada temporada y la tendencia poblacional correspondiente al mismo año (Retorno vs Tendencia: $r = 0,18$; $t_3 = -0,25$; $P = 0,82$. Supervivencia vs Tendencia: $r = 0,28$; $t_3 = -0,42$; $P = 0,72$).

Se registró una asociación positiva no significativa entre las tasas de supervivencia y de retorno en el año $x+1$ y el índice de éxito reproductivo (IER) del año x (Retorno vs IER: $r = 0,76$; Supervivencia vs IER: $r = 0,89$. $P > 0,05$ en ambos casos).

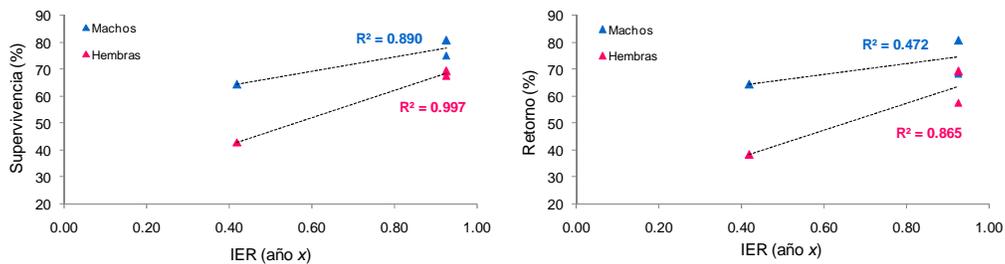


Figura 4.3: Relación entre las tasas de supervivencia y de retorno de machos y hembras al año $x+1$ y el índice de éxito reproductivo (IER) en el año x en el Pingüino Adelia en Punta Stranger. En cada comparación se marca la línea de tendencia y el coeficiente de determinación ($r^2 = R^2$).

Al considerar el sexo de los individuos marcados, se evidenció la misma relación positiva para ambos sexos (Fig. 4.3). No obstante, para las hembras la asociación entre la supervivencia y el éxito reproductivo de la temporada precedente fue significativa ($r = 0,999$; $t_3 = 19,77$; $P = 0,03$).

Fidelidad a la pareja

La fidelidad a la pareja reproductiva durante el año $x+1$ varió interanualmente (Media = 47,37; DS = 11,81; CV = 24,94%. Fig.4.4). Durante el año de recaptura 2010 hubo una menor proporción de parejas que permanecieron juntas en comparación con aquellas registradas durante el 2011 (*Test exacto de Fisher*; $P = 0,023$).

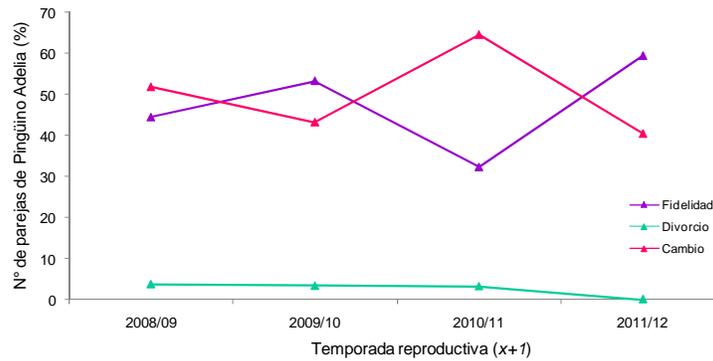


Figura 4.4: Porcentaje de fidelidad a la pareja, divorcios y cambios de parejas reproductivas en el Pingüino Adelia nidificando en Punta Stranger, en el año $x+1$ respecto a aquellas parejas marcadas en el año x .

Si bien se registró una gran fluctuación en la cantidad de divorcios (Media = 2,57; DS = 1,72; CV = 67,14%), esto resultó de la observación de un divorcio o ninguno, ya que sólo fueron registrados tres casos en las temporadas analizadas (uno durante el 2008, uno en el 2009 y otro en el 2010). Los cambios de pareja tuvieron lugar principalmente porque uno de los miembros no volvió a registrarse en la colonia (Fig. 4.2).

No se evidenció una relación significativa entre la fidelidad a la pareja al año $x+1$ y el éxito reproductivo (IER) para la misma temporada ($r = 0,15$; $t_3 = -0,21$; $P = 0,85$).

Fidelidad al sitio de nidificación

Durante el período de estudio, se registró una elevada fidelidad al grupo reproductivo (Tabla 4.2). Sólo dos aves cambiaron el sitio de nidificación en el año $x+1$, un macho durante la temporada 2008 (el cual tenía una pareja sin anillar) y una hembra en el año 2011 (cuya pareja no fue reproductora en dicha temporada).

No se evidenció una correlación significativa entre la fidelidad a la pareja y al sitio de nidificación ($r = 0,85$; $t_3 = -2,31$; $P = 0,15$), es decir, la mayor fidelidad al sitio no garantizó una mayor fidelidad a la pareja reproductiva.

Los grupos reproductivos permanecieron con la misma disposición espacial dentro de la colonia (Fig. 4.5). Si bien se registraron pérdidas de grupos reproductivos (Capítulo 3), no se observó la aparición o movilización de ningún sitio de nidificación.

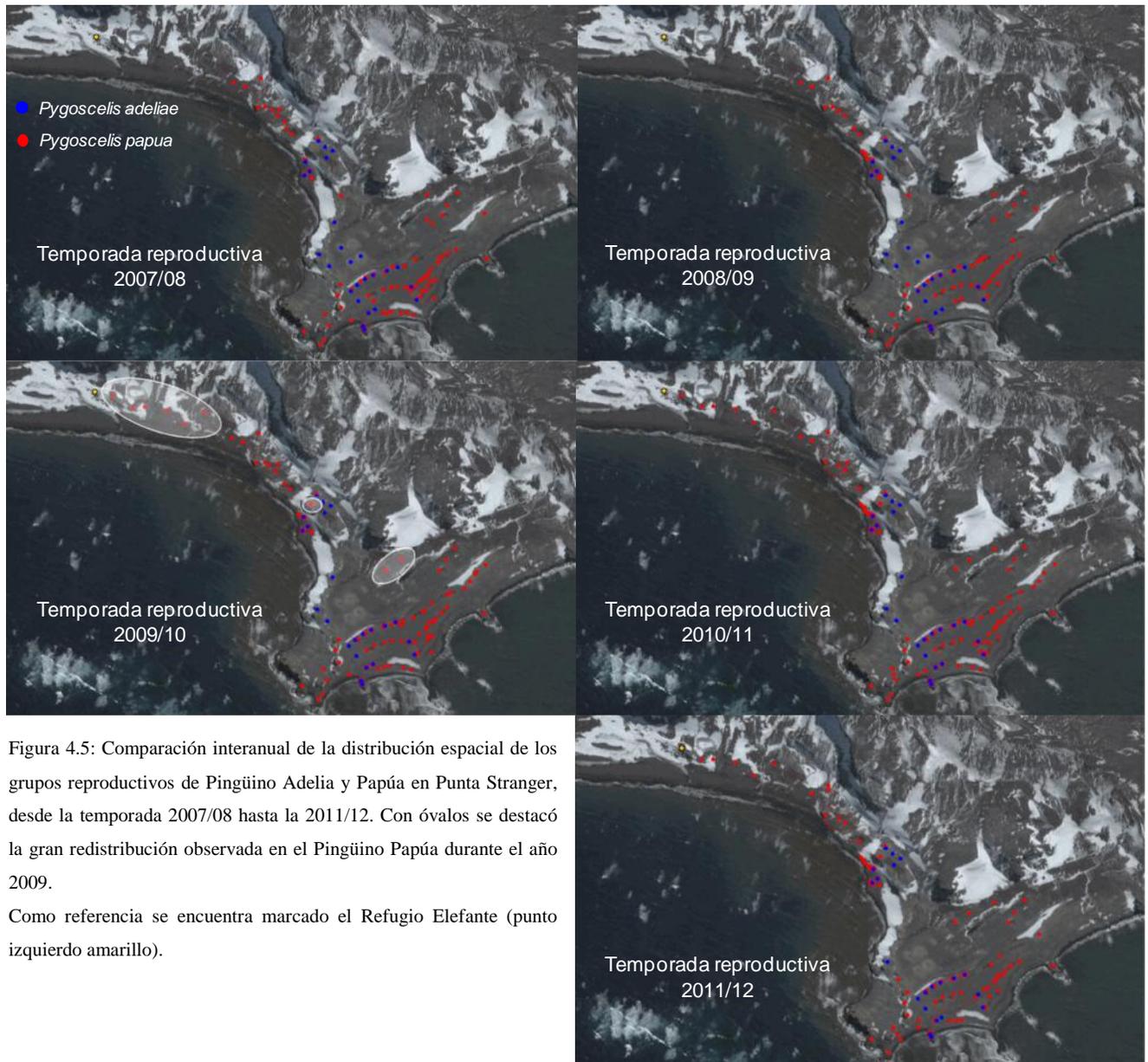


Figura 4.5: Comparación interanual de la distribución espacial de los grupos reproductivos de Pingüino Adelia y Papúa en Punta Stranger, desde la temporada 2007/08 hasta la 2011/12. Con óvalos se destacó la gran redistribución observada en el Pingüino Papúa durante el año 2009. Como referencia se encuentra marcado el Refugio Elefante (punto izquierdo amarillo).

4.3.2 PINGÜINO PAPÚA

Tasas de Supervivencia y Retorno

La tasa de retorno del total de individuos marcados mostró una mayor fluctuación temporal que la tasa de supervivencia (Tabla 4.4). Considerando todos los individuos marcados anualmente independientemente del sexo de cada uno de ellos, se registró una variabilidad interanual en el porcentaje de individuos vivos ($\chi^2 = 14,06$; $gl = 3$; $P = 0,003$. Tabla 4.4). La tasa de supervivencia al año $x+1$ fue significativamente inferior en el año de recaptura 2009 que en las restantes temporadas, es decir, las aves marcadas durante el año 2008 tuvieron menor supervivencia que aquellas bandeadas durante los años 2009, 2010 y 2011 ($\chi^2 = 5,83$; $gl = 1$; $P = 0,02$; $\chi^2 = 7,18$; $gl = 1$; $P = 0,007$ y $\chi^2 = 11,97$; $gl = 1$; $P < 0,001$ respectivamente), las cuales no difirieron entre sí.

No se evidenció una tendencia, ni al incremento ni a la declinación, en la cantidad de aves vivas registradas en cada temporada de estudio ($F_{1,2} = 0,60$; $P = 0,52$. $r^2 = 0,23$. Fig. 4.6).

Tabla 4.4: Número y porcentaje de individuos de Pingüino Papúa que retornaron y que sobrevivieron en el año $x+1$ respecto al año de marcado (x), sin considerar el sexo de los individuos. Promedio, desvío estándar (DS) y coeficiente de variación (CV) de cada parámetro estimado.

Año x	$n_{(x)}$	$n_{(x+1)}$			
		Vivos (n)	Supervivencia (%)	Retornaron (n)	Retorno (%)
2007/08	77	53	68,83	52	67,53
2008/09	82	41	50,00	35	42,68
2009/10	90	63	70,00	60	66,67
2010/11	80	61	76,25	61	76,25
		Media	66,27		63,28
		DS	11,33		14,40
		CV	17,09		22,75

Se registró una variación interanual en la cantidad de individuos que retornaron a la colonia en el año $x+1$ ($\chi^2 = 21,79$; $gl = 3$; $P < 0,001$. Tabla 4.4). Durante la temporada de recaptura 2009 se registró una menor cantidad de aves marcadas en comparación con las restantes tres temporadas (*Chi-cuadrado* 2008 vs 2009; 2009 vs 2010; 2009 vs 2011; $gl = 1$; $P < 0,05$ considerando el año $x+1$ en la expresión), es decir, las aves bandeadas durante la estación reproductiva 2008 presentaron menor tasa de retorno al año $x+1$ que aquellas aves marcadas durante las siguientes temporadas de estudio.

Al igual que en la tasa de supervivencia, no se evidenció una tendencia, ni al aumento ni a la declinación, en la proporción de aves que retornaron a la colonia durante cada temporada de estudio ($F_{1,2} = 0,51$; $P = 0,55$. $r^2 = 0,20$. Fig. 4.6).

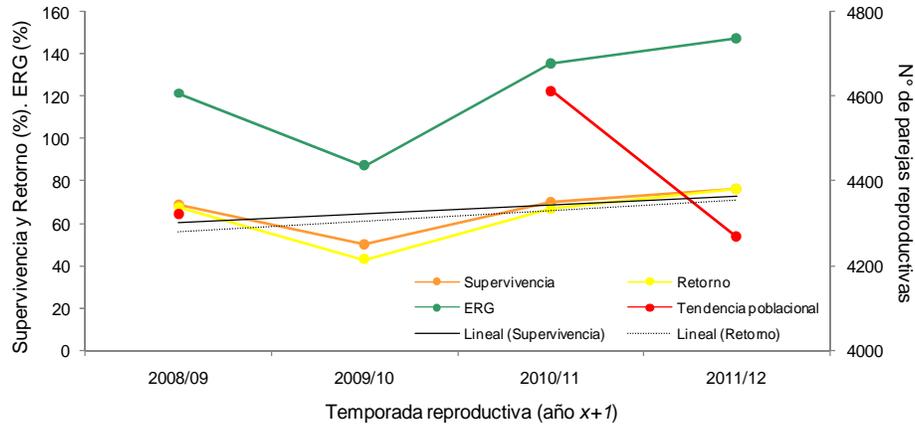


Figura 4.6: Porcentaje de supervivencia y retorno de individuos adultos de Pingüino Papúa en el año $x+1$ en Punta Stranger, en ambos parámetros se encuentra marcada la línea de tendencia. También se evidencian en la figura el éxito reproductivo general porcentual (ERG) y la cantidad de parejas reproductivas (tendencia poblacional).

No evidenciaron diferencias interanuales significativas entre la cantidad de aves que saltaron reproducciones, murieron o cuyo estado se desconoce (*Test exacto de Fisher*; $P > 0,05$ para cada variable analizada. Fig. 4.7).

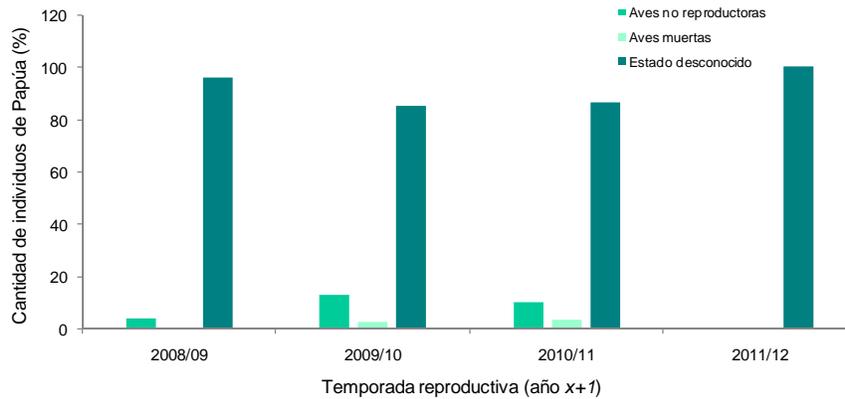


Figura 4.7: Porcentaje y estado del conocimiento de los individuos de Pingüino Papúa marcados en Punta Stranger durante el año x , los cuales no retornaron a la colonia en el año $x+1$, sin considerar el sexo de los individuos.

Al considerar el sexo de los individuos marcados durante las temporadas 2008, 2009 y 2010, se observó que en los machos la tasa de retorno presentó una mayor fluctuación temporal que la supervivencia (mayor CV en la tasa de retorno. Tabla 4.5). Si bien en las hembras ambos

parámetros fluctuaron de manera similar (similares CV para ambas tasas. Tabla 4.5), fueron más variables que en los machos (mayor CV en las hembras).

Tabla 4.5: Número y porcentaje de machos y hembras de Pingüino Papúa que retornaron y que sobrevivieron en el año $x+1$ respecto al año de marcado (x). Promedio, desvío estándar (DS) y coeficiente de variación (CV) de cada parámetro estimado.

Año x	Machos					Hembras				
	$n_{(x)}$	Vivos (n)	Superv. (%)	Retornaron (n)	Retorno (%)	$n_{(x)}$	Vivos (n)	Superv. (%)	Retornaron (n)	Retorno (%)
2008/09	41	21	51,22	17	41,46	41	20	48,78	18	43,90
2009/10	47	32	68,09	31	65,96	43	31	72,09	29	67,44
2010/11	10	29	72,50	29	72,50	40	32	80,00	32	80,00
		Media	63,93		59,97			66,96		63,78
		DS	11,23		16,36			16,23		18,33
		CV	17,57		27,28			24,24		28,73

Se evidenció una variabilidad interanual en la tasa de supervivencia de las hembras ($\chi^2 = 9,71$; $gl = 2$; $P = 0,008$. Tabla 4.5). La proporción de hembras marcadas durante el año 2008 y registradas vivas en el año 2009 fue significativamente inferior en comparación con las restantes temporadas (2009 vs 2010: $\chi^2 = 4,78$; $gl = 1$; $P = 0,03$. 2009 vs 2011: $\chi^2 = 8,59$; $gl = 1$; $P = 0,003$ considerando el año de recaptura en la expresión). Si bien en los machos no se registró una variabilidad interanual cuando se compararon las tres temporadas juntas ($\chi^2 = 4,51$; $gl = 2$; $P = 0,11$. Tabla 4.5), al comparar de a pares de temporadas se evidenció una significativamente menor supervivencia al año $x+1$ en aquellas aves marcadas durante el 2008 respecto a las bandeadas en el año 2010 (2009 vs 2011: $\chi^2 = 3,88$; $gl = 1$; $P = 0,05$ considerando el año de recaptura en la expresión).

La tasa de retorno varió interanualmente en ambos sexos (Machos: $\chi^2 = 9,18$; $gl = 2$; $P = 0,01$. Hembras: $\chi^2 = 11,81$; $gl = 2$; $P = 0,003$) y, tanto en machos como en hembras, la proporción de aves marcadas durante el 2008 que retornaron a la colonia durante el 2009 fue significativamente inferior en comparación con las restantes temporadas (*Chi-cuadrado* 2009 vs 2010; 2009 vs 2011; $gl = 1$; $P < 0,05$ para cada sexo, considerando el año de recaptura en la expresión).

No se observó una diferencia entre la cantidad machos y de hembras que retornaron a la colonia o que sobrevivieron al año $x+1$ para ninguna temporada analizada (*Chi-cuadrado* Machos vs Hembras 2009; 2010; 2011; $gl = 1$; $P > 0,05$ tanto para la supervivencia como para el retorno, considerando el año de recaptura en la expresión).

Se observó una asociación negativa no significativa entre la tasa de retorno y la tendencia poblacional para la misma temporada ($r = 0,99$; $t_2 = -9,28$; $P = 0,07$), es decir, a mayor tasa de retorno se registró un menor número de parejas reproductivas en la población. Sin embargo, este resultado puede ser producto de las pocas temporadas comparadas según la información disponible (2008, 2010 y 2011). No se registró una asociación entre la supervivencia y la tendencia poblacional ($r = 0,50$; $P = 0,67$).

Al analizar el total de individuos marcados, no se observó una correlación entre el éxito reproductivo general (ERG) del año x y las tasas de supervivencia ($r = 0,04$) o de retorno ($r = 0,10$) del año $x+1$. Los mismos resultados se observaron cuando se compararon dichos parámetros según el sexo de los individuos ($r = 0,1$ en todos los casos). Sin embargo, se registró una asociación positiva significativa entre la cantidad de aves que sobrevivieron y retornaron al año $x+1$ y el ERG para la misma temporada de estudio (Supervivencia vs ERG: $r = 0,98$; $t_3 = 7,20$; $P = 0,02$. Retorno vs ERG: $r = 0,97$; $t_3 = 5,47$; $P = 0,03$), es decir, aquellos años en los cuales un mayor número de aves retornaron o sobrevivieron también se registró un mayor valor de éxito reproductivo. Los mismos resultados se obtuvieron para los machos (Supervivencia vs ERG: $r > 0,999$; $t_2 = 129,64$; $P = 0,005$. Retorno vs ERG: $r > 0,999$; $t_2 = 89,45$; $P = 0,007$. Fig. 4.8). Para las hembras se registró la misma relación con la supervivencia ($r = 0,998$; $t_2 = 17,86$; $P = 0,04$. Fig. 4.8), sin embargo, la asociación entre la tasa de retorno y el ERG no fue significativa ($r = 0,99$; $t_2 = 6,21$; $P = 0,10$).

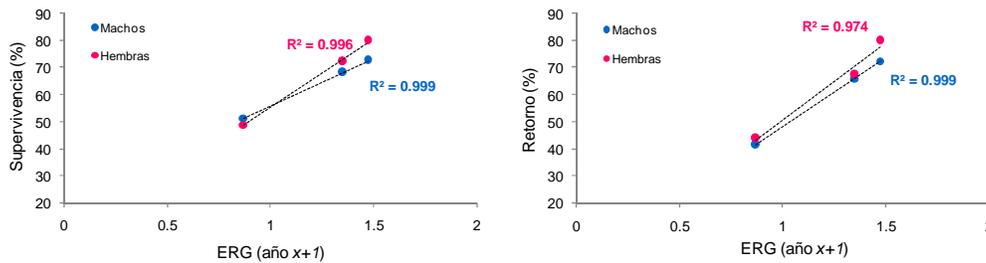


Figura 4.8: Relación entre las tasas de supervivencia y de retorno en machos y hembras al año $x+1$ y el índice de éxito reproductivo (IER) para la misma temporada en el Pingüino Papúa en Punta Stranger. En cada comparación se marca la línea de tendencia y el coeficiente de determinación ($r^2 = R^2$).

Fidelidad a la pareja

Tanto la fidelidad a la pareja (Media = 40,14; DS = 14,02; CV = 34,93%. Fig. 4.9) como el porcentaje de divorcio (Media = 9,88; DS = 5,61; CV = 56,74%) fluctuaron temporalmente.

Se registraron diferencias interanuales en la cantidad de parejas fieles respecto del año inicial de marcado ($\chi^2 = 8,22$; $gl = 3$; $P = 0,04$), siendo la temporada de recaptura 2011 la que

presentó una significativamente mayor proporción de parejas que permanecieron juntas (*Test exacto de Fisher* 2008 vs 2011; 2009 vs 2011; 2010 vs 2011; $P < 0,05$ considerando el año $x+1$ en la expresión). No se evidenciaron diferencias interanuales en la cantidad de divorcios registrados en cada temporada (*Test exacto de Fisher*; $P > 0,05$ para cada comparación realizada). Los cambios de pareja tuvieron lugar principalmente porque uno de los miembros no volvió a registrarse en la colonia (Fig. 4.7).

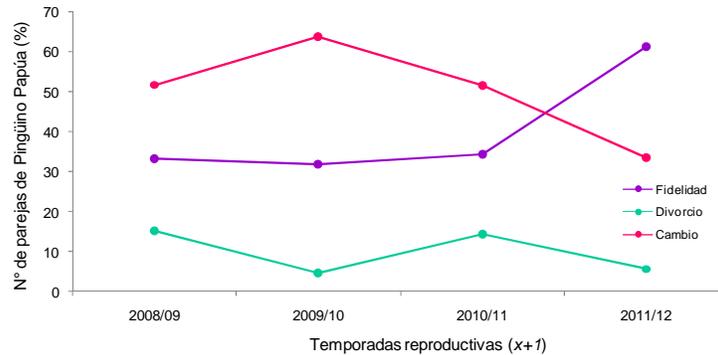


Figura 4.9: Porcentaje de fidelidad a la pareja, divorcios y cambios de parejas reproductivas en el Pingüino Papúa nidificando en Punta Stranger, en el año $x+1$ respecto a aquellas parejas marcadas en el año x .

No se registró una asociación significativa entre la fidelidad y el ERG para la misma temporada ($r = 0,68$; $t_3 = 1,33$; $P = 0,32$).

Fidelidad al sitio de nidificación

Debido a los cambios observados en la disposición espacial de los grupos reproductivos durante cada temporada de estudio (Fig. 4.5), en el Pingüino Papúa se dificultó la determinación de la fidelidad al sitio de nidificación. Si bien las marcas permitieron una fácil visualización y seguimiento de los individuos, los movimientos de grupos reproductivos enteros complicó la identificación del manchón en sí mismo, con lo cual no se pudo aseverar si el ave estaba en el mismo grupo de nidificación en el cual había sido anillado.

Particularmente, existió una notoria redistribución en el año 2009, en el cual los grupos reproductivos se ubicaron en lugares más elevados y libres de nieve dentro de la colonia, especialmente en el sector Precatedral (Fig.1.9). En la siguiente temporada reproductiva dichos grupos de nidificación permanecieron en la misma ubicación. Además de estas marcadas redistribuciones, también existieron movimientos menos evidentes, es decir, cambios que sólo involucraron unos pocos metros de diferencia de su posición “original” o previamente conocida.

4.3.3 COMPARACIÓN INTER-ESPECÍFICA

Durante la temporada de recaptura 2009 se evidenció una significativamente menor tasa de supervivencia y de retorno en el Pingüino Papúa en comparación con la cantidad de individuos vivos y reproductores registrados en el Pingüino Adelia (Supervivencia: $\chi^2 = 8,0$; $gl = 1$; $P = 0,005$. Retorno: $\chi^2 = 6,94$; $gl = 1$; $P = 0,008$). Lo opuesto fue observado en la temporada de recaptura 2010, año en el cual existió una menor supervivencia y retorno en el Pingüino Adelia que en su congénere (Supervivencia: $\chi^2 = 4,98$; $gl = 1$; $P = 0,03$. Retorno: $\chi^2 = 4,31$; $gl = 1$; $P = 0,04$). Sin embargo, no se registró una relación lineal entre las tasas de supervivencia y de retorno de cada especie (Fig.4.10).

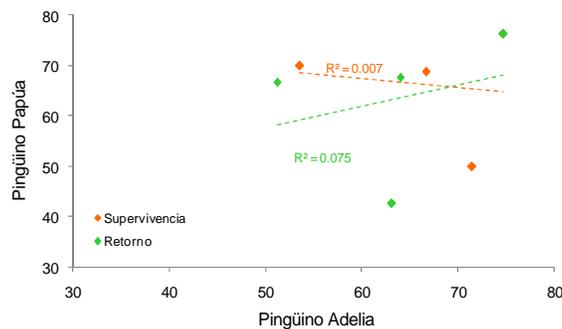


Figura 4.10: Relación entre las tasas de supervivencia y de retorno en el Pingüino Adelia y Papúa reproduciendo en Punta Stranger. En cada comparación se marca la línea de tendencia y el coeficiente de determinación ($r^2 = R^2$).

Si bien la fidelidad a la pareja fue casi siempre mayor en el Pingüino Adelia que en el Papúa y el porcentaje de divorcios fue siempre superior en el Pingüino Papúa que en el Adelia, no se registraron diferencias inter-específicas significativas en ninguno de los dos parámetros (*Chi-cuadrado* Adelia vs Papúa; $gl = 1$; $P > 0,05$ para cada comparación realizada).

4.4 DISCUSIÓN

Las bandas alares han sido ampliamente utilizadas en estudio demográficos de distintas especies de pingüinos. Si bien actualmente su uso es *no recomendado* (ver Petersen et al. 2005) a causa de los posibles efectos negativos sobre la supervivencia y el esfuerzo de forrajeo (Trivelpiece y Trivelpiece 1994, Ainley 2002, Dugger et al. 2006, entre otros), los resultados no son contundentes y, en muchos casos, suelen ser contradictorios (e.g. Williams y Rodwell 1992, Clarke y Kerry 1998, Jackson y Wilson 2002, Boersma y Redstock 2009). De todas maneras, suele existir cierto consenso entre los investigadores que en presencia de condiciones desfavorables (i.e. baja disponibilidad de alimento y/o condiciones ambientales adversas) se

incrementaría el eventual efecto negativo de las bandas alares (Clarke y Kerry 1998, Petersen et al. 2005, Dugger et al. 2006, Saraux et al. 2011, entre otros).

Actualmente existen otros métodos de marcado, pero lo cierto es que todos presentan limitaciones de algún tipo y no necesariamente se obtienen los mismos resultados que con el uso de las bandas alares (Jackson y Wilson 2002, Petersen et al. 2005, Boersma y Rebstock 2009). También es importante destacar que no todos los métodos son útiles en todas las colonias (Petersen et al. 2005). Por ejemplo, los transmisores subcutáneos y su lector asociado son mucho más costosos que las bandas alares, por este motivo el número potencial de individuos que pueden ser marcados suele reducirse ampliamente. Además, el método de lectura de dichos instrumentos puede generar un gran disturbio según la colonia de estudio (Jackson y Wilson 2002). Por las características del relieve de Punta Stranger, sería complicado encontrar un lugar fijo donde se pueda colocar un lector en el piso que garantice la identificación de la mayoría de las aves marcadas. Además, en esta zona también reproduce el Elefante Marino del Sur (*Mirounga leonina*), por ello tampoco se podría colocar redes que obliguen a los pingüinos a pasar por un determinado lugar, como lo hicieron por ejemplo Kerry et al. (1993). Por otra parte, con este tipo de metodologías de lectura probablemente se perdería la información del movimiento de individuos dentro de la colonia. Si bien existen lectores manuales, los mismos obligan a pasar a una corta distancia y en una orientación particular respecto del transmisor subcutáneo, lo cual puede aumentar el disturbio generado por el observador. Sumado a ello, también existe una posibilidad de pérdida de transmisores (Kerry et al. 1993, Clarke y Kerry 1998, Boersma y Rebstock 2009), infecciones generadas por el método de aplicación y/o una migración desde la zona de aplicación pudiendo causar graves problemas a las aves (Clarke y Kerry 1998). Por último, con este tipo de marcas se reduciría la posibilidad de un estudio de dispersión de los individuos, es decir, un estudio metapoblacional. En resumen, al evaluar la posibilidad de analizar la supervivencia de cada especie, se puntualizó en los pros y contras del uso de las bandas alares y una combinación de factores influyó para decidir utilizar estas marcas en lugar de los transmisores subcutáneos. De todas maneras, la temporada 2010/11 fue el último año en el cual se llevó a cabo el anillado en la colonia, a fin de evitar una presión extra sobre ambas poblaciones, principalmente sobre la población de Pingüino Adelia.

Las tasas de supervivencia y retorno obtenidas para el Pingüino Adelia fueron inferiores a las previamente reportadas por Jenouvrier et al. (2006) para una colonia ubicada en Tierra Adélie y por Dugger et al. (2010) para cuatro colonias ubicadas en islas del Mar de Ross (ambos estudios en Antártida Oriental), similares a las reportadas por Juárez et al. (2010) para una colonia en Isla Laurie (Is. Orcadas del Sur), pero superiores a las registradas por Trivelpiece y Trivelpiece (1994) para una localidad cercana a Punta Stranger, en la Isla 25 de Mayo. De igual manera, y con excepción del trabajo llevado a cabo por Juárez et al. (2010), existieron

diferencias metodológicas con respecto a los mencionados estudios tanto en el método de marcado como en el análisis de los datos, además de diferencias temporales y geográficas que pudieron contribuir a la disparidad en los resultados. Por su parte, el promedio en la tasa de retorno del Pingüino Papúa fue superior al registrado por Williams y Rodwell (1992) para una colonia situada en Isla Pájaro (Is. Georgias del Sur) y por Trivelpiece y Trivelpiece (1994) para la Isla 25 de Mayo. Si bien aquí no se analizaron los posibles efectos de las bandas, la tasa de pérdida de marcas ni la dispersión de los individuos marcados, poniendo todo en perspectiva, lo interesante de los resultados obtenidos en el presente trabajo fue que, al parecer, diferentes condiciones se expresaron negativamente en cada especie.

A pesar de las tendencias poblacionales opuestas (Capítulo 3), el promedio de las tasas de supervivencia y retorno fueron similares entre ambas especies (Tablas 4.2 y 4.4) aunque no fluctuaron temporalmente de la misma manera. La menor tasa de supervivencia y de retorno registrada en individuos de *P. adeliae* recapturados en el año 2010 pudo deberse a una combinación de factores. Las condiciones que debieron enfrentar los adultos reproductores durante el año de bandeo pudieron haber influido sobre la supervivencia en el año de recaptura. Durante la temporada 2009 existió una elevada acumulación de nieve (Capítulo 2), la cual simplemente pudo haberse expresado en la mayor proporción de aves que saltaron reproducciones durante ese año (Fig. 4.2). Pero, durante esa temporada, se registró un bajo índice de éxito reproductivo (Capítulo 3) que también pudo haber reflejado un incremento en el esfuerzo reproductivo por parte de las hembras, expresado aquí en una asociación significativa entre la supervivencia y el índice de éxito reproductivo del año precedente. La disponibilidad del recurso alimenticio evidenció una aparente declinación gradual desde la temporada 2007 a la 2010 (Capítulo 5). La disminución del alimento puede reducir las reservas energéticas con que las aves adultas inician la reproducción (Vleck y Vleck 2002). Por un lado, esto podría motivar a la no reproducción, reflejado en la menor tasa de retorno de las hembras durante la estación reproductiva 2010. Por otro lado, un elevado esfuerzo reproductivo y una menor cantidad de alimento, posiblemente potenciados por el efecto negativo de las bandas alares, podrían ser producto de la menor tasa de supervivencia registrada esa temporada. Estos factores afectaron a la población diferencialmente, con un fuerte impacto negativo principalmente en las hembras.

En cambio, en *P. papua*, en el cual las tasas fueron más variables, se observó una menor supervivencia y retorno en aquellas aves marcadas en el año 2008 y recapturadas durante el 2009. Durante esta última temporada la acumulación de nieve en Punta Stranger pudo haber afectado el inicio de la reproducción, expresado en la significativamente menor tasa de retorno registrada en ambos sexos. En general, las condiciones que debieron enfrentar los adultos reproductores durante cada temporada de estudio influyeron en ambos sexos de igual manera y el esfuerzo reproductivo del año precedente no parece haber comprometido la supervivencia en

ningún año en particular. El Pingüino Papúa es una especie no migradora durante el período invernal, manteniéndose en las cercanías de la colonia reproductiva y permaneciendo sólo entre un 14 y 24% de la población en la colonia de nidificación (Williams 1995). Si bien quedó pendiente un estudio metapoblacional, recorriendo las colonias cercanas a Punta Stranger (Fig. 4.11), considerando la menor fidelidad por el sitio de nidificación que presentó la especie en el área de estudio y dado que es no migratoria, con lo cual puede reconocer las condiciones locales presentes en su colonia natal previo al inicio del período reproductivo (Both et al. 2010) pero también conocería las condiciones que prevalecen en áreas cercanas a su colonia, es posible que la baja tasa de supervivencia registrada durante el año 2009 esté sesgada por casos de dispersión, dado que las condiciones locales en Punta Stranger fueron altamente desfavorables (Capítulo 2). Por el contrario, el Pingüino Adelia llega desde su hábitat de invierno sin información pertinente de las condiciones locales presentes en la colonia de nidificación (Both et al. 2010) y, por ello, es menos probable que pudiera evitarlas.

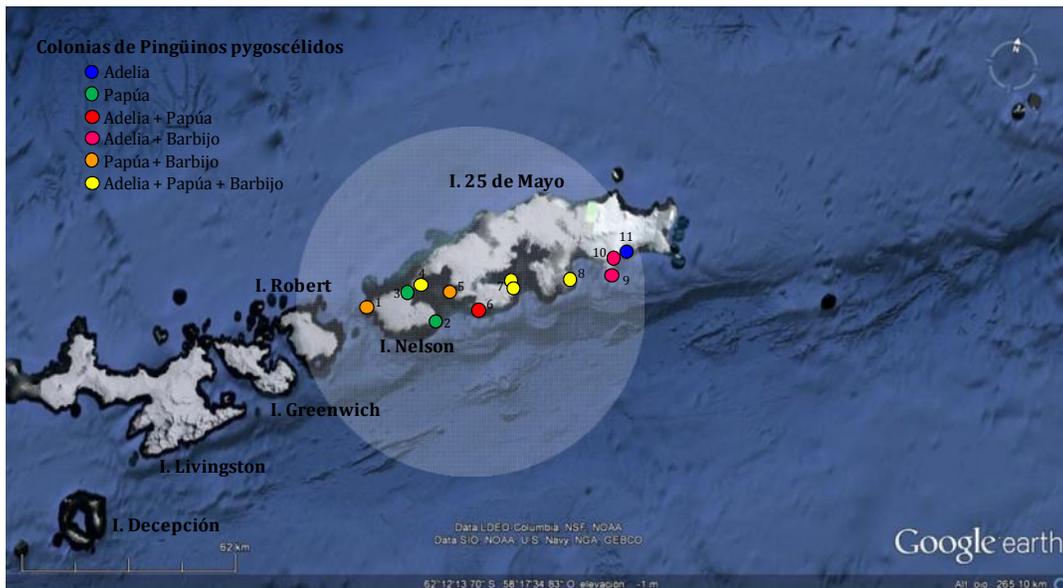


Figura 4.11: Principales colonias reproductivas de *Pygoscelis adeliae* y *P. papua* ubicadas a 50 km aproximadamente (zona sombreada) de Punta Stranger. No se detallan aquellas conformadas únicamente por *P. antarctica*.

¹Punta Armonía: Silva et al. (1998); ²Punta Duthoit: Coria et al. (1995), Juárez et al. (2009); ³Norte de Isla Nelson: Lumpe y Weidinger (2000); ⁴Isla Ardley (ZAEP N° 150): Trivelpiece et al. (1987), Plan de gestión (2009). ⁵Punta Barton: Trivelpiece et al. (1987), Juárez et al. (2009); ⁶Punta Stranger: Carlini et al. (2009), esta tesis; ⁷Punta Llano y Punta Thomas: Trivelpiece et al. (1987); ⁸Lions Rump (Sitio de Especial Interés Científico N°34): Trivelpiece et al. (1987), Plan de gestión; ⁹Isla Penguin: Trivelpiece et al. (1987); ¹⁰Punta Turret: Trivelpiece et al. (1987); ¹¹Punta Three Sisters: Trivelpiece et al. (1987), Moczydlowski 1989.

Williams y Rodwell (1992) proponen que una disminución en la tasa de retorno puede deberse al elevado número de aves no reproductoras durante esa temporada y/o a una elevada

mortalidad. En *P. adeliae* la fidelidad al sitio fue muy elevada (Tabla 4.2, Fig. 4.5), si bien en la colonia de Punta Stranger se encontraron algunos pocos individuos anillados con bandas alares provenientes de una colonia cercana monitoreada por investigadores estadounidenses (Copacabana, Bahía Almirantazgo), dada la tendencia poblacional de la especie en la región de la Península Antártica e islas adyacentes (Fig. 3.12) y que el mayor impacto aparentemente lo tuvo la disponibilidad de alimento, la mortalidad podría ser una de las causas más probables de la declinación en la tasa de retorno. En cambio, en *P. papua* la fidelidad por el sitio de nidificación fue menor y, aparentemente, la acumulación de nieve fue el factor más influyente, con lo cual probablemente haya sido la elección de los adultos a no reproducir en Punta Stranger un factor más determinante de la declinación en la tasa de retorno que la mortalidad en sí misma. Existen varias colonias de Pingüino Papúa cercanas a Punta Stranger que no son monitoreadas sistemáticamente. Al ser sitios propicios para la nidificación, con bajo nivel de disturbio, es probable que algunas aves reproduzcan allí. De hecho, se han observado individuos reproductores anillados de procedencia y numeración no identificada en Punta Armonía (Isla Nelson), colonia que se encuentra ubicada aproximadamente a unos 30 km de Punta Stranger. En cambio, las colonias de Pingüino Adelia cercanas al área de estudio son monitoreadas con mayor frecuencia por investigadores de Estados Unidos, Brasil y Chile y nunca fue reportada un ave bandeada por Argentina, aunque no se descarta que haya ocurrido. Si bien suele considerarse que el movimiento entre colonias es mínimo o despreciable en los pingüinos (Williams 1995, Hinke et al. 2007, entre otros), también ha sido registrado un aumento de la dispersión de individuos bajo condiciones extremas (Dugger et al. 2010) y esto último podría haber ocurrido en Punta Stranger.

En Punta Stranger se observó que el Pingüino Papúa presentó una menor afinidad por el sitio de nidificación, a diferencia de lo registrado en su congénere (Fig. 4.5). En particular durante el año 2009 algunos grupos reproductivos enteros, principalmente en Precatedral, se ubicaron en sitios más elevados dentro de la colonia, similar a lo observado por Boersma (2008) en un año de elevada acumulación de nieve. Varios autores (Bost y Jouventin 1990, 1991, Copley y Shears 1999, Boersma 2008, Lescroël et al. 2009a) hallaron que en condiciones desfavorables el Pingüino Papúa puede retrasar su cronología reproductiva, relacionado en parte a una menor disponibilidad de sitios de nidificación o a una baja disponibilidad de alimento, factores que repercutirían en el éxito reproductivo. El retraso en la cronología (Capítulo 2) y el bajo éxito reproductivo registrado en Precatedral durante el 2009, pero no en Postcatedral para el mismo año (Capítulo 3), podrían indicar una menor disponibilidad de sitios libres de nieve para iniciar la reproducción y/o un costo energético mayor producto de la movilización hacia sitios más elevados. No obstante, dado que durante la temporada 2010 y 2011, esos sitios reproductivos permanecieron en la misma ubicación, aún sin registrarse nieve en la colonia, y el

éxito reproductivo no difirió estacional ni inter-anualmente con el éxito registrado en el 2007, 2008, 2011 y Postcatedral 2009, es probable que la flexibilidad en la elección del sitio de nidificación haya contribuido a amortiguar el impacto en las condiciones locales desfavorables, a través de la movilización hacia los pocos sitios más elevados que se encontraron disponibles. Esto no fue observado en el Pingüino Adelia, los cuales no retrasaron el ciclo, no cambiaron el sitio de nidificación y el índice de éxito reproductivo registrado para la colonia fue bajo.

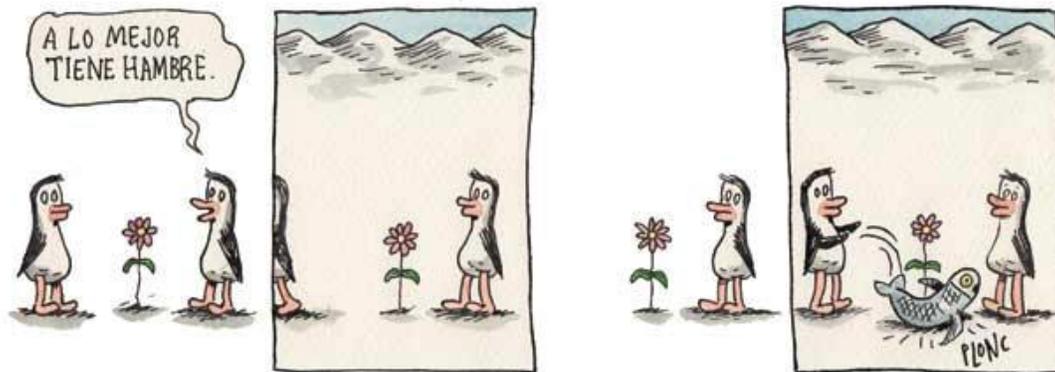
Si bien la fidelidad a la pareja fue variable en ambas especies y el porcentaje de divorcios fue inferior en el Pingüino Adelia que en el Papúa, no se observaron diferencias inter-específicas y ambas especies presentaron el mayor porcentaje de fidelidad durante el año 2011. Si bien actualmente fue publicado que el bandedo de parejas de Pingüino Papúa puede aumentar el número de divorcios (ver Hinke et al. 2012), en dicho estudio no se especificó cómo identificaron a la pareja de aquellos individuos bandedos dado que no anillaron a ambos miembros. Nuestros resultados difieren marcadamente, dado que no sólo no existieron diferencias inter-específicas entre parejas donde ambos miembros fueron marcados, sino que durante el 2011 existió una elevada fidelidad a la pareja reproductiva. A diferencia de Williams (1995), en el Pingüino Adelia no se evidenció una relación entre la fidelidad a la pareja y el éxito reproductivo para la misma temporada. Pero, de manera semejante a dicho estudio, no se registró una asociación entre la fidelidad a la pareja y al sitio de nidificación en el Pingüino Adelia, ni tampoco se observó una correlación entre la fidelidad a la pareja y el éxito reproductivo en el Pingüino Papúa. Sin embargo, es posible que estos resultados hayan sido producto de las pocas temporadas comparadas.

En *P. adeliae* otros factores, independientes o complementarios de las condiciones ambientales/climáticas presentes en la colonia, parecen haber afectado la supervivencia y el retorno de los adultos reproductores. En la temporada 2010 pudo haber influido la aparente declinación en la disponibilidad de alimento. Si bien este factor debería haberse expresado en una declinación en el tamaño de la población reproductiva semejante al descenso en la tasa de retorno (a menor retorno menor tamaño poblacional), dicha relación no fue observada. En este caso, es posible que las condiciones adversas incrementaran el efecto negativo de las bandas alares sobre la supervivencia. Por otro lado, el alto número de muertes confirmadas en el Pingüino Adelia durante el año 2011 pudo ser producto del esfuerzo reproductivo de aquellas aves bandedas durante el 2010, dado que el 66,7% de las muertes fueron hembras. En *P. papua* las condiciones presentes en el sitio de nidificación podrían influir en el retorno de los individuos, pero tampoco existió una relación entre dicho parámetro y la tendencia poblacional. Por un lado, la nieve es poco probable que cause la muerte de tantos individuos y, por el otro, en el Pingüino Papúa la disponibilidad de alimento podría tener un efecto menor dada la plasticidad en su ecología trófica (Miller et al. 2009, Capítulo 5).

No se evidenció una tendencia ni al incremento ni a la declinación en las tasas de supervivencia y de retorno, aunque estos resultados podrían ser producto del bajo número de temporadas analizadas. Sin embargo, resulta primordial el conocimiento de la edad de los individuos y la estructura de edades de la población reproductiva para poder estimar la tasa de supervivencia por edades y reforzar las conclusiones finales relacionadas con las tendencias poblacionales, dado que las mismas podrían quedar determinadas por una supervivencia diferencial entre individuos juveniles y adultos. También es necesario llevar a cabo un estudio metapoblacional que permita confirmar la tasa de dispersión o el verdadero grado de filopatría de las distintas especies de pingüinos bajo distintas condiciones locales.

CAPÍTULO 5

Dieta y patrones de buceo



5.1 INTRODUCCIÓN

Los mares que rodean al Continente Antártico son un componente fundamental del sistema climático y oceánico global que permiten la conexión entre los océanos Atlántico, Pacífico e Índico y también entre las latitudes tropicales y polares, siendo particularmente vulnerables a pequeñas perturbaciones (Trathan et al. 2007). En dichas aguas, los crustáceos eufausiáceos son especies características de la comunidad zooplanctónica que constituye la estructura crítica de las tramas tróficas. Particularmente en el Mar de Escocia, las redes tróficas están dominadas por el krill antártico *Euphausia superba* (Croxall et al. 1999, Trathan et al. 2007, entre otros). En el norte de la Península Antártica se encuentra una de las principales zonas de cría del krill (Siegel et al. 2002, entre otros) y, desde aquí, esta especie se dispersa con las corrientes oceánicas (e.g. Thorpe et al. 2004).

Las complejas relaciones tróficas en el ecosistema marino antártico son normalmente cortas, es decir, involucran relativamente pocas especies (ver Smith et al. 1999). Dentro de este sistema, el flujo principal de energía suele estar dominado por el krill antártico (Ducklow et al. 2006) cuyas poblaciones han declinado en abundancia en las últimas décadas debido principalmente a su cercana asociación con el hielo marino (Loeb et al. 1997, Atkinson et al. 2004, Reiss et al. 2008).

Las condiciones de hielo favorables (i.e. extenso espacial y temporalmente) promueven el crecimiento de las algas bajo la capa de hielo marino, estimulando el desarrollo gonadal del krill y el desove temprano en la estación reproductiva (Loeb et al. 1997). En este contexto, las larvas de krill cuentan con un intervalo de tiempo mayor para alimentarse, previo al período de invierno donde la productividad primaria disminuye (ver Moline et al. 2008). Esto puede traducirse en un aumento de la supervivencia de los juveniles durante su etapa más vulnerable y, consecuentemente, en un incremento del reclutamiento de los mismos a la población adulta (Loeb et al. 1997, Murphy et al. 2007b). Normalmente, las poblaciones de krill son sostenidas por fuertes cohortes que emergen episódicamente cada 4-5 años (Fraser y Hofmann 2003). Estos pulsos pueden tener en sí mismo un impacto sobre los predadores dependientes del krill. Por ejemplo, Fraser y Hofmann (2003) han demostrado la existencia de una relación causal directa entre la variabilidad de la cobertura de hielo marino, el reclutamiento de krill, la disponibilidad de presas y el comportamiento de alimentación de los pingüinos. La disponibilidad de una presa es función de su abundancia, su distribución y su accesibilidad (Emmerson y Soutwell 2012) y los cambios en las condiciones ambientales (e.g. extensión de la capa de hielo marino) pueden influir sobre dichos aspectos (e.g. Loeb et al. 1997, Atkinson et al. 2004) afectando la dinámica poblacional y distribución de los predadores de orden superior (Jenouvrier et al. 2005).

La variabilidad en el número de parejas reproductivas, en el éxito reproductivo y/o en la supervivencia de los predadores de los niveles tróficos superiores puede reflejar cambios en el reclutamiento y/o la abundancia de su presa fundamental (e.g. Fraser y Hormann 2003, Forcada et al. 2005, 2006, Trathan et al. 2006). Sin embargo, la composición de la dieta y el comportamiento de forrajeo de las aves marinas pueden ser mejores indicadores de la variabilidad en la disponibilidad de su presa que aquellas medidas tomadas en tierra (i.e. peso, éxito reproductivo), ya que los adultos pueden amortiguar los cambios en la abundancia y/o distribución de las presas a través de cambios en su comportamiento de alimentación (Elliott et al. 2008, Miller et al. 2008, 2009). En este sentido, la duración de los viajes de alimentación puede reflejar el esfuerzo de forrajeo de los adultos y, por lo tanto, de la disponibilidad de alimento en el área (Irvine et al. 2000, Emmerson y Southwell 2012). Además, los perfiles de buceo registrados en los adultos reproductores pueden ser utilizados para inferir su estrategia de alimentación (e.g. Miller et al. 2009) y, en algunos casos, la distribución vertical de las presas consumidas y la ubicación del área de alimentación (Lescroël y Bost 2005, Elliott et al. 2008, entre otros).

En general, si un predador se alimenta de un único tipo de presa (predador especialista), los parámetros reproductivos (i.e. éxito reproductivo, tasa de aprovisionamiento de los pichones, peso de los pichones al emplume) serán potencialmente vulnerables a las fluctuaciones en la disponibilidad de tal presa (Croxall et al. 1999, Croxall 2006). Es decir, si las especies no desarrollan una apropiada plasticidad trófica (i.e. cambios en la composición de la dieta y/o en la estrategia de forrajeo) existirá una relación inversa entre el esfuerzo de alimentación y la performance reproductiva, pudiendo traducirse en cambios a nivel poblacional (Trathan et al. 2007).

En las poblaciones reproductivas situadas en el Arco de Escocia, tanto el Pingüino Adelia como el Pingüino Papúa dependen del krill antártico como ítem presa fundamental, aunque en algunas colonias los peces pueden estar mejor representados en el Pingüino Papúa que en su congénere (Volkman et al. 1980, Croxall et al. 1999, Miller et al. 2009, Kokubun et al. 2010, Miller et al. 2010, Juárez et al. 2011, entre otros). En cuanto al comportamiento de forrajeo, el Pingüino Adelia suele realizar viajes de alimentación más prolongados y alejados de la costa, llevando a cabo buceos menos profundos en comparación con el Pingüino Papúa (Trivelpiece et al. 1987, Williams 1995, entre otros). Este último suele presentar un rango de alimentación más restringido, realizando viajes relativamente más cortos y alimentándose cerca de la costa de la colonia reproductiva (predador nerítico) pero efectuando inmersiones normalmente más profundas (Trivelpiece et al. 1987, Williams 1995, entre otros). En ambas especies, se ha reportado un cierto grado de flexibilidad en la ecología trófica en relación con la disponibilidad de presas (entre otros: Watanuki et al. 1993, Pütz et al. 2001, Ropert-Coudert et

al. 2002, Lescroël y Bost 2005, Miller et al. 2009). Sin embargo, en zonas cercanas al área de estudio los registros señalan al Pingüino Papúa como un predador potencialmente plástico en sus estrategias de alimentación (Miller et al. 2009).

En el presente capítulo se analizó la variación estacional, interanual e inter-específica en la composición de la dieta y en el comportamiento de forrajeo durante el período de crianza de pichones en los pingüinos Adelia y Papúa que reproducen en la colonia de Punta Stranger, área de nidificación que, hasta el momento, no cuenta con reportes de dicha información. Se evaluó la posible interrelación entre dichos parámetros y los resultados obtenidos en el Capítulo 3 acerca de la performance reproductiva.

5.2 MATERIALES Y MÉTODOS

5.2.1 DIETA DEL PICHÓN (MÉTODO A8)

Todos los contenidos estomacales recolectados durante las temporadas 2007 a 2011 (Tabla 5.1) fueron obtenidos mediante la técnica de lavado gástrico desarrollada por Wilson (1984) y modificada por Gales (1987). La misma consiste en la introducción de una sonda gástrica (de 8 mm de diámetro) dentro del tubo digestivo del ave, procurando llegar hasta la base del estómago, para luego bombear agua de mar (con una bomba náutica manual) hacia el interior del mismo y así anegar la parte final de la porción anterior del tubo digestivo. Luego de introducir suficiente agua, se remueve la sonda y se invierte al ave sobre una batea. Manteniendo su pico abierto, ejerciendo una leve presión sobre la zona abdominal y un masaje en el cuello se facilita el vaciamiento del estómago. Una vez recolectada la muestra, se repitió el procedimiento al mismo individuo a fin de obtener la totalidad del contenido presente en el estómago.

Tabla 5.1: Número de muestras de contenidos estomacales obtenidos en individuos adultos de Pingüino Adelia y Pingüino Papúa durante el período de crianza de pichones en la colonia de Punta Stranger, durante las temporadas 2007/08 a 2011/12. No se contó con información del período de cuidados intensivos para la temporada 2007.

Especie	PR	Temporada reproductiva					Total
		2007/08	2008/09	2009/10	2010/11	2011/12	
Adelia	CI	-	15	14	14	15	58
	G	30	25	22	24	25	126
Papúa	CI	-	15	15	15	14	59
	G	25	24	10	24	25	108

PR: período reproductivo. CI: cuidados intensivos. G: guardería.

El muestreo se llevó a cabo tanto durante el período de cuidados intensivos como durante el período de guardería de los pichones, excepto para la temporada 2007 en la cual sólo se recolectaron muestras del período de guardería. En términos generales, durante cuidados intensivos se muestreó una vez cada seis días, mientras que en el período de guardería las muestras se recolectaron cada cinco días aproximadamente, sin embargo, dichas fechas estuvieron sujetas a modificaciones relacionadas con las condiciones climáticas. En cada día de muestreo se obtuvieron cinco contenidos estomacales. Todos los ejemplares fueron elegidos al azar y capturados en la playa, al retorno de su viaje de alimentación, entre las 12 y las 19 horas aproximadamente. Luego del procedimiento, cada ejemplar era liberado sin marca de identificación.

Cada contenido estomacal fue colocado en un envase plástico rotulado externamente con marcador indeleble. Además, sobre el material obtenido se colocó un trozo de papel manteca escrito con lápiz conteniendo la misma información que el envase, esto permitió contar con toda la información necesaria en caso que el rotulado externo quedara ilegible. Cada muestra fue conservada a -20°C hasta su llegada a Buenos Aires.

En el laboratorio, cada muestra se descongeló y, una vez escurrida, se registró el peso húmedo del contenido estomacal (balanza $200 \pm 1\text{g}$). Se separó cada ítem presa para ser pesado e identificado hasta el menor nivel taxonómico posible utilizando una lupa binocular, claves de identificación y material de referencia del Instituto Antártico Argentino. Para la determinación de los crustáceos se utilizó la clave de identificación de Kirkwood (1982). Con los otolitos de los peces se identificaron las especies utilizando la guía de referencia desarrollada por Hecht (1987) y con la colaboración de la Lic. María Eugenia Moreira de la División de Ictiología del Instituto Antártico Argentino. Asimismo, se clasificaron las especies de peces encontradas en las muestras según su hábitat (pelágico, demersal o bento-pelágico) en base a la descripción desarrollada en las fichas FAO (1988).

Para cada temporada y período reproductivo, se calculó la frecuencia de ocurrencia porcentual de un ítem particular como el número total de muestras en la que apareció registrado dicho ítem sobre el total de muestras analizadas por 100% y el porcentual en peso de un ítem presa como el peso total de ese ítem sobre el peso total de todas las muestras por 100%.

De cada muestra, se separaron todos los ejemplares de krill antártico enteros para medir su longitud total y determinar la distribución de tallas de krill consumido. La longitud total se midió con un calibre digital desde el extremo anterior del rostro hasta la punta del telson (CCRVMA 2004). De acuerdo con el protocolo estandarizado de CCRVMA, los individuos con una talla $\geq 35\text{ mm}$ fueron considerado juveniles.

5.2.2 DURACIÓN DE LOS VIAJES DE ALIMENTACIÓN (MÉTODO A5) Y PATRONES DE BUCEO

Durante las temporadas 2008 a 2011, se determinó la duración de los viajes de alimentación y el comportamiento de buceo a partir del uso de registradores de tiempo y profundidad (TDRs de sus siglas en inglés, también denominados profundímetros). Los equipos fueron colocados en adultos reproductores (entre 1 a 6 ejemplares, según la temporada y especie) durante la etapa de cuidados intensivos de sus pichones. Todos los TDRs utilizados fueron de la empresa canadiense Lotek® (Lotek Marine Technology) y registraron fecha y hora local, profundidad (resolución de $\pm 1\text{m}$) y temperatura externa. Durante el 2008 se utilizó el modelo LAT 1110 (11 x 32mm; 5g; registro cada 2s). Si bien dichos profundímetros contaban con una memoria de 128K, el registro era continuo y, por ello, la memoria se saturaba a las 36 horas aproximadamente. Esto obligaba a pasar por el nido reiteradas veces al día para volver a cero la memoria de cada equipo. En las siguientes temporadas se utilizó el modelo LAT 1400 (11 x 35mm; 4,5g; registro cada 3s. Fig. 5.1) programado con un condicional de presión a fin de conseguir un mayor rendimiento de la memoria (128K) y un menor disturbio sobre los nidos monitoreados. Este programa permitió condicionar el registro de datos a la presencia de una presión mayor a un dbar (1,02 metros), garantizando que sólo registre si el animal estaba en el agua. De esta manera, se pudo incrementar el tiempo necesario para la saturación de la memoria a unos 4 a 5 días aproximadamente según la especie.



Figura 5.1: Registrador de tiempo y profundidad Lotek®, modelo LAT 1400 (128 K de memoria).

Como se debía recapturar cada animal para recuperar los datos, se diseñó un sobre de tela con una cinta Velcro® cosida en la solapa (Fig.5.2). Como la tela utilizada era porosa, al armar el sobre se colocó un trozo de papel dentro del mismo para impedir que ambas caras del sobre se peguen al adherirlo al animal. El sobre fue pegado a las plumas del dorso del animal con adhesivo epoxi marca Sifcon® (Sifcon HPE-14, 400ml) y cinta Duct® (tipo Tesa®), que permitía que el sobre se seque en la posición correcta y luego se retiraba. La maniobra completa no se extendía más de 10 minutos de los cuales, en general, sólo se permaneció con el animal

alrededor de unos 5 minutos. Cuando se confirmó que cada sobre estaba pegado de manera adecuada, se colocó el registrador dentro del mismo, procurando que el sensor de presión quedara hacia la cola del animal.

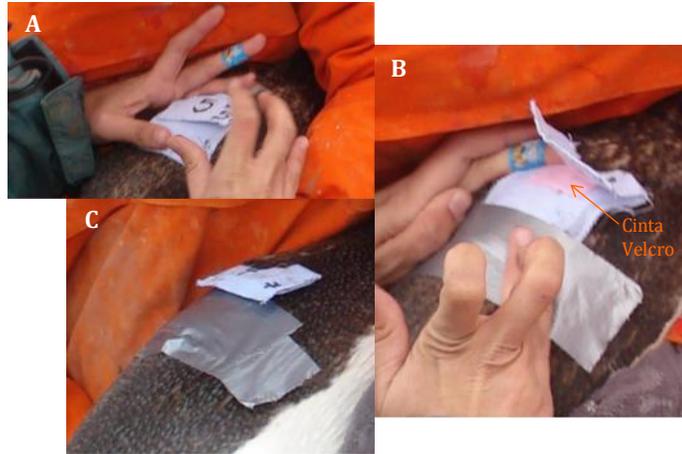


Figura 5.2: A) Sobre de tela numerado pegado con adhesivo epoxi a las plumas del dorso del animal. B) Detalle de la cinta Velcro® zurcida a la solapa del sobre. C) Cinta Duct® pegada encima del sobre para mantenerlo en posición mientras el epoxi terminaba de secarse.

Cada sobre fue numerado para facilitar la identificación de cada individuo, y a cada número de sobre le correspondió un número de identificación del TDR.

Los profundímetros fueron colocados cuando los pichones tenían, al menos, una semana de nacidos y el período de muestreo se extendió lo máximo posible (dentro de la etapa de cuidados intensivos) según la temporada y la especie.

En la mayoría de los casos se monitorearon parejas reproductivas, donde ambos miembros fueron equipados con profundímetros. Para conocer el sexo de cada individuo se extrajo una muestra de sangre de la misma manera que fuera descrito en el capítulo anterior.

El procesado y análisis de todos los registros obtenidos con los TDRs fue llevado a cabo con un software desarrollado por el Ingeniero Daniel Viqueira (dviqueira@instrulabs.com.ar). El mismo consistió en un macro de Excel (Fig.5.3) que permitió la obtención de los siguientes parámetros para cada viaje de alimentación analizado: duración total del viaje, cantidad de buceos realizados, profundidad máxima y rango de temperatura. Además, para cada buceo registrado en un viaje se obtuvo: número de buceo en relación al total de buceos registrados, duración de inmersión, profundidad máxima, temperatura máxima y dibujo de los perfiles de presión y temperatura (Fig.5.3).

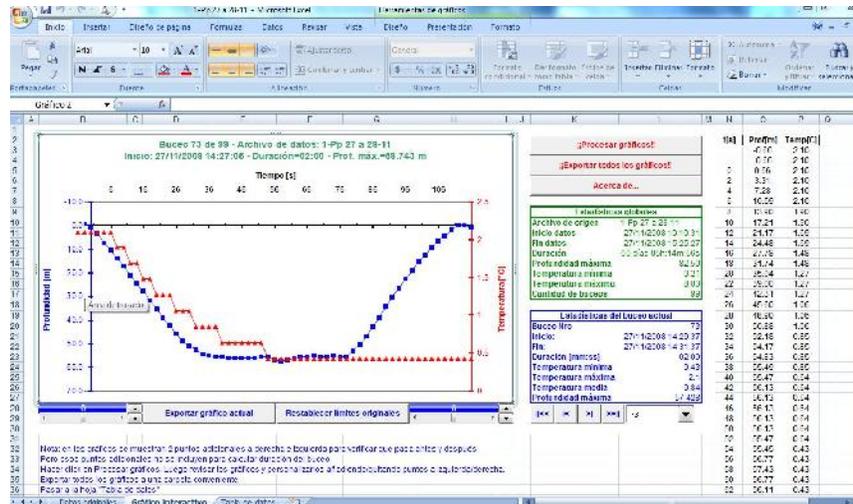


Figura 5.3: Imagen del software desarrollado por el Ingeniero Daniel Viqueira para el procesado y análisis de los registradores de tiempo y profundidad utilizados en los pingüinos Adelia y Papúa en Punta Stranger. A la derecha se detallan los resultados obtenidos para el viaje de alimentación (en verde) y para cada buceo que forma parte del mismo (en azul). A la izquierda se evidencia el gráfico con un perfil de buceo y de temperatura.

A partir de los cambios observados en la presión y temperatura se determinó el comienzo y el fin de cada viaje de forrajeo. Siguiendo a Miller et al. (2009), se consideró la longitud de un viaje de alimentación como el tiempo transcurrido entre el primer y el último buceo registrado. Los viajes fueron considerados independientes si entre ellos transcurrieron más de dos horas sin registrar un buceo. De acuerdo con Irvine et al. (2000), se calculó la media de la duración de todos los viajes obtenidos en cada temporada de muestreo y el promedio de la duración de los viajes de alimentación registrados para cada ave individual monitoreada. Este último cálculo se realizó con el fin de generar estadísticos basados en las aves, más que en los viajes, como unidad de muestreo, según lo recomendado en el método estandarizado de la CCRVMA (Método A5).

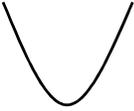
Para determinar si los viajes de alimentación fueron diurnos y/o nocturnos, se definieron las horas de día de los meses de noviembre, diciembre y enero, desde la salida del sol hasta el atardecer según el Departamento de Aplicaciones Astronómicas del Observatorio Naval de los Estados Unidos (<http://aa.usno.navy.mil/data>), el cual considera la ubicación geográfica.

Siguiendo a Irvine et al. (2000), se calculó la tasa de aprovisionamiento de los pichones durante la etapa de cuidados intensivos como la relación entre la cantidad promedio de alimento llevado a los pichones (estimada a partir de los contenidos estomacales) y la media de la duración de los viajes de alimentación (cantidad de horas registradas con los profundímetros). Como se desconoció el sexo de aquellos individuos de los cuales se obtuvieron los contenidos

estomacales, la tasa de aprovisionamiento fue calculada como independiente del sexo, es decir, considerando la media de la duración del total de los viajes de alimentación registrados durante cada temporada (analizando machos y hembras juntos).

Siguiendo a Lescroël y Bost (2005), los buceos registrados fueron visualmente clasificados en 5 categorías (Tabla 5.2): buceos de búsqueda, buceos irregulares, en forma de V, de W y buceos de fondo plano (también denominados con fase de fondo o en U). Teniendo en cuenta la autocorrelación parcial de los buceos y a fin de otorgar igual peso estadístico a cada individuo (Lescroël y Bost 2005), los buceos fueron seleccionados al azar. En base a lo previamente reportado por Schiavini y Raya Rey (2004) y Lescroël y Bost (2005), se clasificaron 65 perfiles de buceo por viaje, excepto para aquellos viajes que presentaron un número inferior a 70 buceos en cuyo caso se eligieron aleatoriamente 35 buceos.

Tabla 5.2: Clasificación de los perfiles de buceo, esquema y descripción siguiendo a Lescroël y Bost 2005.

Tipo de buceo	Esquema del perfil	Descripción
De búsqueda		Con patrones de descenso y ascenso sin irregularidades. Ocurren a profundidades entre 2 y 10m.
Irregular		Presentan cambios abruptos en el punto de mayor profundidad. Buceos realizados a una profundidad mayor a 2m.
En V		Tienen una fase de descenso y ascenso constante. Sin fase de fondo u ondulatoria. Normalmente con una profundidad máxima > 10m.
En W		Buceo simétrico con una fase de fondo irregular. Buceos realizados a más de 10m de profundidad.
De fondo plano (U)		Cuando alcanzan el punto más profundo, pasan un período nadando horizontalmente a una profundidad constante (>10m).

Sólo fueron considerados en el análisis aquellos buceos que superaron los 4 metros de profundidad máxima (Ropert-Coudert et al. 2002), ya que los buceos poco profundos podrían presentar mayor error por la metodología utilizada y, además, suelen representar una parte poco relevante de la estrategia de alimentación de los pingüinos (Elliott et al. 2008, Miller et al. 2009).

5.2.3 ANÁLISIS ESTADÍSTICO

La variabilidad en la composición de la dieta, específicamente en la proporción de peces consumidos, se analizó mediante un test exacto de Fisher. Los pesos de los contenidos estomacales fueron comparados estadísticamente con un Modelo lineal generalizado (MLG). Dado que no se obtuvieron muestras del período de cuidados intensivos para la temporada 2007, el MLG se dividió en dos etapas: 1) MLG de 2 factores (año y período reproductivo) para testear la existencia de variabilidad entre los pesos de las temporadas 2008 a 2011; y 2) MLG de 1 factor (año) para comparar interanualmente los pesos de los contenidos durante la guardería de las cinco temporadas de estudio (2007 a 2011). Un Test *a posteriori* de Tuckey se llevó a cabo en los casos que fue necesario.

Se determinó la distribución de tallas de krill antártico a partir de un histograma de frecuencias de longitud total de individuos enteros encontrados en las muestras. Se delimitaron 11 categorías con intervalos de 5 mm cada una (desde los 10 hasta los 65 mm de longitud). No se determinó ni el sexo ni la madurez sexual de los individuos encontrados. Dado que no todas las medidas de krill se distribuyeron de manera normal, se compararon las medias de las tallas de krill estacionalmente (CI vs G) y entre especies a partir de un test no paramétrico de Mann-Whitney, para dos muestras independientes, e interanualmente (CI: 2008 a 2011 y G: 2007 a 2011) aplicando el test de Kruskal-Wallis, para múltiples muestras independientes.

Siguiendo a Irvine et al. (2000), para cada especie y temporada reproductiva, se calculó la media y el desvío estándar de la duración de los viajes de alimentación de todos los individuos en conjunto y considerando el sexo de cada individuo, con dicha información se describió la distribución de frecuencias de las horas invertidas en el forrajeo durante la etapa de cuidados intensivos de los pichones. Por otro lado, se utilizó el promedio individual de la duración de los viajes de alimentación para evaluar la variación entre años y entre sexos a partir de un MLG de dos factores (temporada y sexo). Asimismo, se comparó la longitud de los viajes de alimentación entre especies empleando un MLG de dos factores (especie y temporada) y un MLG multifactorial (especie, temporada y sexo). Un Test *a posteriori* de Tuckey se llevó a cabo en los casos que fue necesario.

Del total de buceos elegidos aleatoriamente, se calculó el porcentaje de ocurrencia de cada tipo de perfil registrado y se realizó una comparación entre sexos, entre años y entre especies utilizando un test Chi-cuadrado.

El grado de asociación entre pares de variables se determinó a partir de una correlación momento-producto de Pearson.

Se verificó la normalidad de los datos a partir de la prueba de Shapiro-Wilk. Se realizó la transformación logarítmica de los mismos. El nivel de significancia para todos los test realizados fue fijado en $P = 0,05$.

5.3 RESULTADOS

5.3.1 ECOLOGÍA TRÓFICA DEL PINGÜINO ADELIA

Composición de la dieta

El krill antártico representó el ítem presa dominante en la dieta del Pingüino Adelia, tanto en términos de frecuencia de ocurrencia (100%) como en porcentaje en peso ($> 99\%$), para cada año y período reproductivo analizado (Tabla 5.3).

Tabla 5.3: Composición de la dieta de Pingüino Adelia durante el período de crianza de pichones en la colonia de Punta Stranger durante cinco temporadas reproductivas (2007 a 2011). Se detalla la frecuencia de ocurrencia porcentual y el porcentaje en peso de los dos ítems presa principales (krill antártico y peces) junto a la media (g) \pm desvío estándar (DS) y el rango del peso de los contenidos estomacales.

Temporada	PR	Frecuencia de ocurrencia (%)		Porcentaje en peso (%)		Peso de los contenidos estomacales (g)	Rango de los pesos de los contenidos (g)
		Krill	Peces	Krill	Peces		
2007/08	G	100	0	99,99	0	376,54 \pm 150,73	111,96 – 683,26
2008/09	CI	100	6,67	99,82	0,09	444,91 \pm 142,84	175,02 – 726,51
	G	100	24,00	99,92	0,03	375,30 \pm 152,99	146,01 – 736,70
2009/10	CI	100	0	99,80	0	278,68 \pm 132,63	115,52 – 660,87
	G	100	0	99,91	0	294,72 \pm 118,79	106,99 – 569,00
2010/11	CI	100	7,14	99,82	0,08	226,01 \pm 72,07	135,44 – 384,36
	G	100	8,33	99,83	0,11	244,97 \pm 74,99	104,80 – 390,69
2011/12	CI	100	0	99,99	0	302,05 \pm 80,53	184,30 – 480,72
	G	100	4,00	99,98	$< 0,01$	326,33 \pm 80,56	169,80 – 471,23

PR: período reproductivo. G: guardería. CI: cuidados intensivos.

Los peces sólo fueron registrados durante los años 2008, 2010 y en la etapa de guardería del 2011. En estas temporadas, el rango de frecuencia de ocurrencia varió entre 4 y 24% y, en todos los casos, el porcentaje en peso registrado fue insignificante ($< 0,2\%$). Si bien no se registraron diferencias estacionales (entre CI y G) en la proporción de peces consumidos (CI vs G. *Test exacto de Fisher* 2008, 2009, 2010, 2011: $P > 0,05$ en todas las comparaciones realizadas), sí se evidenciaron diferencias interanuales en la cantidad de pescado que formó parte de la dieta del

adulto, aunque sólo se registraron fluctuaciones durante la etapa de guardería. Durante la temporada 2008 se evidenció una mayor proporción de peces en comparación con los años 2007, 2009 y 2011 (*Test exacto de Fisher*; $P = 0,006$; $P = 0,02$ y $P = 0,049$ respectivamente). De las 184 muestras analizadas en todo el período de estudio, en ninguna de ellas se recuperaron otolitos que permitieran la identificación de las especies de peces consumidas.

Otros ítems (i.e. otros crustáceos eufausiáceos, anfípodos, algas, restos de valvas de moluscos, material no identificado) representaron en todos los casos un porcentaje en peso < 1% y fueron considerados como ingesta accidental (Anexo 3).

Pesos de los contenidos estomacales

Los pesos de los contenidos estomacales obtenidos durante las temporadas 2008 a 2011 (Tabla 5.3) no variaron ni estacionalmente (CI vs G. $F_{1,146} = 0,01$; $P = 0,91$) ni por la interacción entre el año y el período reproductivo ($F_{3,146} = 1,32$; $P = 0,27$). Sin embargo, se evidenció una marcada fluctuación interanual ($F_{3,146} = 14,22$; $P < 0,001$). Durante la etapa de cuidados intensivos de las temporadas 2009 y 2010 se registraron pesos inferiores en comparación con el año 2008 (*test post hoc de Tukey*; $P = 0,005$ y $P < 0,001$ respectivamente. Fig. 5.4). Por su parte, durante la etapa de guardería de la estación reproductiva 2010 los pesos de los contenidos estomacales fueron menores que aquellos observados en el año 2008 (*test post hoc de Tukey*; $P = 0,003$). Si bien en la estación reproductiva 2011 se registró un aumento de los pesos de los contenidos estomacales, tanto en CI como en G (Fig. 5.4), no se evidenciaron diferencias significativas en los mismos en comparación con las temporadas precedentes.

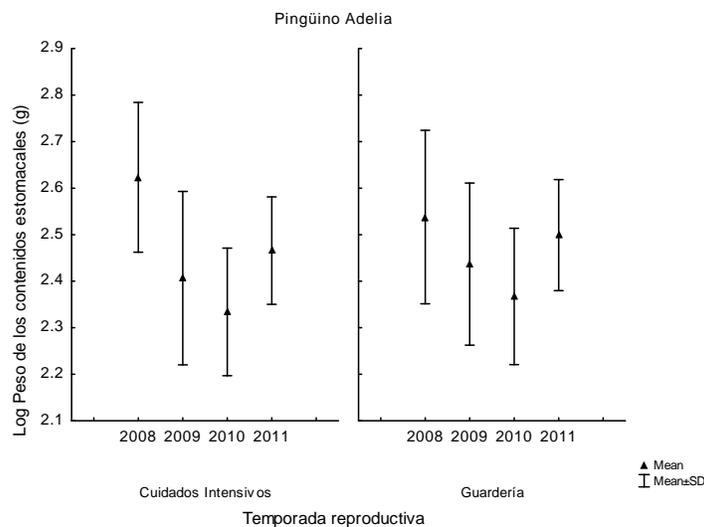


Figura 5.4: Media y desvío estándar (g) de los pesos de los contenidos estomacales obtenidos en individuos adultos de Pinguino Adelia durante la crianza de pichones (cuidados intensivos y guardería) en Punta Stranger durante las temporadas 2008/09 a 2011/12.

A partir de la comparación entre la etapa de guardería de los años 2007 a 2011 se evidenció una fluctuación interanual significativa ($F_{4,121} = 4,88$; $P = 0,001$). Los pesos de los contenidos fueron disminuyendo gradualmente hasta el año 2010, registrándose un aumento de los mismos en la siguiente temporada reproductiva (Fig. 5.5). Los pesos de los contenidos estomacales fueron significativamente inferiores en el año 2010 respecto a los pesos registrados durante las temporadas 2007, 2008 y 2011 (*test post hoc de Tukey*; $P = 0,002$; $P = 0,003$ y $P = 0,04$ respectivamente).

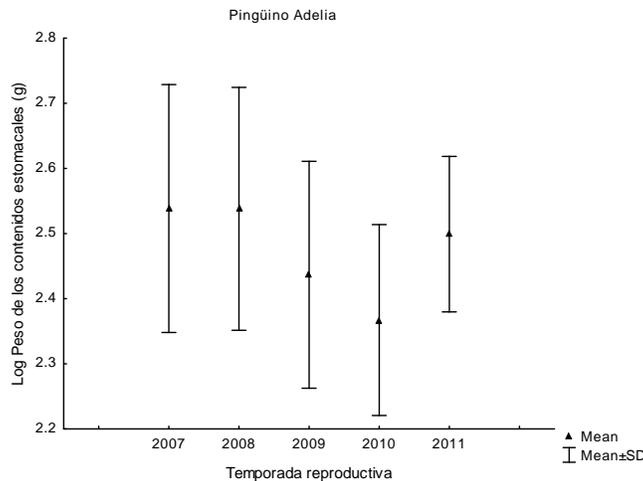


Figura 5.5: Media y desvío estándar (g) de los pesos de los contenidos estomacales obtenidos en adultos de Pingüino Adelia durante el período de guardería en Punta Stranger, temporadas 2007/08 a 2011/12.

Distribución de tallas de krill antártico

Los estadísticos descriptivos de la longitud total de individuos de krill antártico entero presentes en los contenidos estomacales se detallan en la Tabla 5.4.

Excepto para la temporada 2008 (*Prueba U de Mann-Whitney*; $U = 122911,5$; $Z = -0,55$; $P = 0,58$), en el resto de las estaciones reproductivas se registró una variación estacional (CI vs G) en las tallas de krill antártico consumido (*Prueba U de Mann-Whitney*; 2009: $U = 5916,00$; $Z = -5,80$; $P < 0,001$. 2010: $U = 182633,00$; $Z = -8,76$; $P < 0,001$. 2011: $U = 186162,00$; $Z = 19,56$; $P < 0,001$). Durante los años 2009 y 2010 se registraron medidas superiores en la etapa de guardería, mientras que en la temporada 2011 se observó lo opuesto, los individuos más grandes se presentaron durante cuidados intensivos. Además, también se evidenció una fluctuación interanual en las tallas de krill tanto durante el período de cuidados intensivos (*test de Kruskal-Wallis*; $H_{3,2006} = 128,15$; $P < 0,001$) como en guardería (*test de Kruskal-Wallis*; $H_{4,3859} = 661,59$; $P < 0,001$), siendo la temporada 2009 la que presentó tallas superiores.

Tabla 5.4: Número de individuos (n) de krill antártico (*E. superba*) encontrados enteros en los contenidos estomacales de Pingüino Adelia en Punta Stranger. Se detalla la longitud total media (mm) \pm desvío estándar (DS) y el rango de tallas en cada temporada y período reproductivo analizado.

Temporada	PR	n	Longitud total krill (media \pm DS, mm)	Rango de tallas de krill (mm)
2007/08	G	1054	39,32 \pm 7,16	13,53 – 58,70
2008/09	CI	745	40,01 \pm 4,88	27,91 – 57,55
	G	337	40,09 \pm 5,62	16,33 – 54,10
2009/10	CI	99	43,34 \pm 4,07	33,85 – 56,23
	G	203	46,52 \pm 5,11	28,67 – 66,59
2010/11	CI	452	35,88 \pm 10,12	18,03 – 54,59
	G	1125	40,75 \pm 7,81	14,85 – 57,70
2011/12	CI	710	41,96 \pm 5,65	22,80 – 59,12
	G	1140	33,43 \pm 8,97	13,94 – 53,10

PR: período reproductivo. G: guardería. CI: cuidados intensivos.

Las tallas de krill comprendidas en la categoría de 41 a 45 mm fueron registradas con mayor frecuencia en los adultos de Pingüino Adelia reproduciendo en Punta Stranger en todos los años y períodos reproductivos analizados (Fig. 5.6). Sin embargo, se evidenció un cambio en la distribución de tallas a lo largo de cada temporada. Durante las estaciones reproductivas 2007 (G) y 2008 (CI y G), se registró una distribución de tallas de krill de tipo unimodal, con las mayores frecuencias ubicadas entre los 36 y 45 mm de longitud total (categoría 36 a 40 y 41 a 45 mm). Si bien durante el año 2009 la distribución de tallas también fue unimodal, las longitudes mayormente registradas ocurrieron entre los 41 a 50 mm (categorías 41 a 45 y 46 a 50 mm), con un cambio en la categoría más frecuente entre las etapas de cuidados intensivos y guardería. En la etapa de guardería del año 2009 se evidenciaron las mayores tallas de individuos de krill (Tabla 5.4), en comparación con las restantes temporadas y períodos reproductivos. Por el contrario, durante el año 2010, la distribución de tallas fue fuertemente bimodal durante CI, con una moda entre los 21 y 25 mm y otra entre los 41 y 45 mm. Se observó un cambio de distribución de tallas al pasar a la etapa de G, en la cual se registró la presencia de individuos de las tallas más pequeñas (0,27% de individuos de entre 11 y 15 mm de longitud), en comparación con las restantes temporadas y períodos reproductivos analizados. Un cambio similar se evidenció durante el año 2011. En CI las tallas predominantes se distribuyeron entre los 36 y 50 mm de longitud total (categorías 36 a 40, 41 a 45 y 46 a 50 mm), mientras que en G la distribución fue bimodal, con una moda entre los 21 y 25 mm y otra entre los 36 y 40 mm.

Se evidenció una variación interanual en la presencia de krill juvenil, es decir, con tallas menores o iguales a 35 mm (Fig. 5.7). Durante la temporada 2009, tanto en CI como en G, el

krill juvenil estuvo poco representado en las muestras, registrándose una frecuencia de ocurrencia menor al 4%. En las siguientes temporadas las etapas juveniles de krill antártico fueron más frecuentemente registradas, principalmente durante CI del año 2010 y G del 2011.

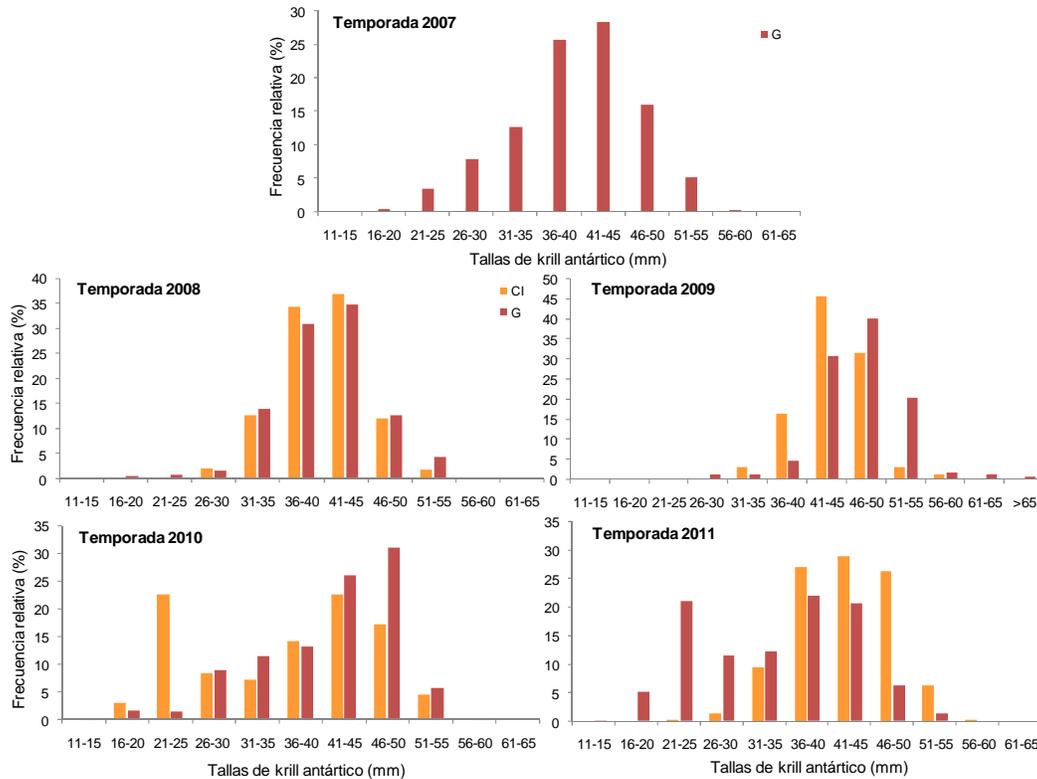


Figura 5.6: Histograma de las frecuencias relativas porcentuales de las distintas categorías de tallas de krill antártico (*Euphausia superba*) registradas en los contenidos estomacales de Pingüino Adelia durante la etapa de crianza de pichones en las temporadas reproductivas 2007/08 a 2011/12.

CI: cuidados intensivos. G: guardería. Únicamente se contó con información de la etapa de guardería durante la temporada 2007/08.

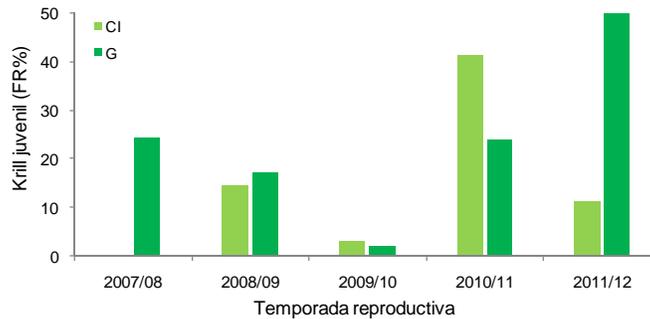


Figura 5.7: Frecuencia relativa porcentual (FR%) de individuos juveniles de krill antártico (longitud total ≥ 35 mm) presentes en los contenidos estomacales de adultos de Pingüino Adelia reproduciendo en Punta Stranger durante las temporadas 2007/08 a 2011/12.

CI: cuidados intensivos. G: guardería. Únicamente se contó con información de la etapa de guardería durante la temporada 2007/08.

Duración de los viajes de alimentación y Patrones de buceo

La media de la duración de todos los viajes de forrajeo registrados en el Pingüino Adelia durante la etapa de cuidados intensivos fue mayor durante el año 2010, en comparación con las restantes temporadas de estudio (Tabla 5.5). Resultados similares se observaron al analizar por separado la media registrada para machos y hembras (Tabla 5.5). Sin embargo, en las hembras también se evidenció una media elevada durante la estación reproductiva 2011, hecho que no se registró en los machos durante el mismo año.

Tabla 5.5: Media \pm desvío estándar (DS) de la duración de los viajes de alimentación de machos y hembras de Pingüino Adelia durante la etapa de cuidados intensivos de cuatro temporadas consecutivas (2008/09 a 2011/12) en Punta Stranger. El promedio fue calculado a partir de la media de la duración de los viajes realizados por cada individuo monitoreado, es decir, con el ave como unidad de muestreo. También se detalla la media para todas las aves y todos los viajes. Asimismo, se especifica la tasa de aprovisionamiento de los pichones (g/h) calculada a partir del promedio de los contenidos estomacales y la media de la duración de todos los viajes de alimentación independientemente del sexo de los individuos.

Año	Machos		Hembras		Todas las aves	Todos los viajes	TA (g/h)
	Media \pm DS (min)	n aves (viajes)	Media \pm DS (min)	n aves (viajes)	Media \pm DS (min)	Media \pm DS (min)	
2008/09	791,76 \pm 356,15	1 (4)	878,74 \pm 267,73	1 (4)	835,25 \pm 61,51	835,25 \pm 295,37	31,96
2009/10	1149,75 \pm 509,92	2 (8)	1037,07 \pm 187,19	2 (12)	1093,41 \pm 79,67	983,55 \pm 280,79	17,00
2010/11	1273,60 \pm 248,90	1 (2)	1382,76 \pm 173,08	2 (5)	1328,18 \pm 77,19	1369,06 \pm 174,37	9,91
2011/12	502,06 \pm 424,12	3 (12)	1231,82 \pm 424,52	1 (4)	866,94 \pm 516,02	838,35 \pm 575,23	21,62

n aves (viajes): número de aves monitoreadas (número de viajes totales).

TA: tasa de aprovisionamiento.

No obstante, al analizar la media individual de la duración de los viajes de alimentación realizados por los machos y las hembras en cada temporada no se evidenciaron diferencias entre años ($F_{3,5} = 0,45$; $P = 0,73$), entre sexos ($F_{1,5} = 0,55$; $P = 0,49$) ni por la interacción de ambos factores ($F_{3,5} = 0,43$; $P = 0,74$. Fig. 5.8).

A partir de los histogramas de frecuencias de la duración de los viajes realizados por machos y hembras, se evidenció una variación entre años para ambos sexos (Fig. 5.9). Si bien dentro de cada temporada se observó cierta variabilidad, durante la estación reproductiva 2010 los viajes se concentraron en un rango de entre 1080 y 1679 minutos, es decir, las aves llevaron a cabo viajes de 18 a 28 horas. Por otro lado, durante la temporada 2011 se registraron los viajes más largos de los cuatro años de estudio, un viaje de 31,5 horas realizado por una hembra y uno

de 30,5 horas llevado a cabo por un macho. Sin embargo, dicha temporada presentó un amplio rango de duración de viajes de alimentación tanto en machos como en hembras.

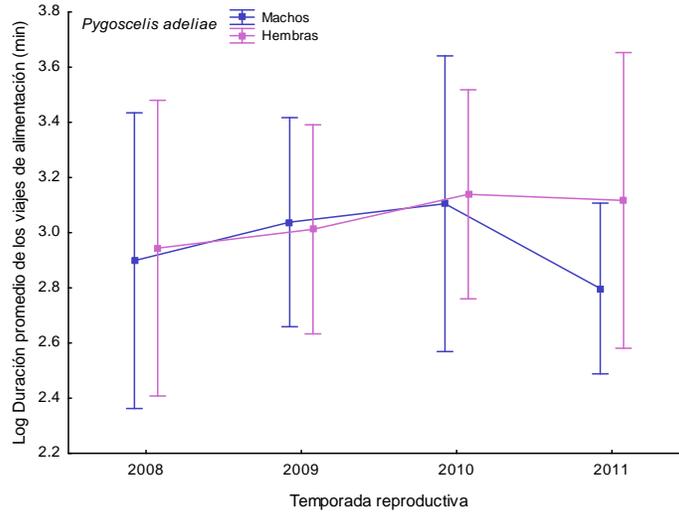


Figura 5.8: Media e intervalo de confianza de la duración promedio individual de los viajes de alimentación de machos y hembras de Pingüino Adelia en Punta Stranger, durante el período de crianza de pichones de las temporadas reproductivas 2008/09 a 2011/12.

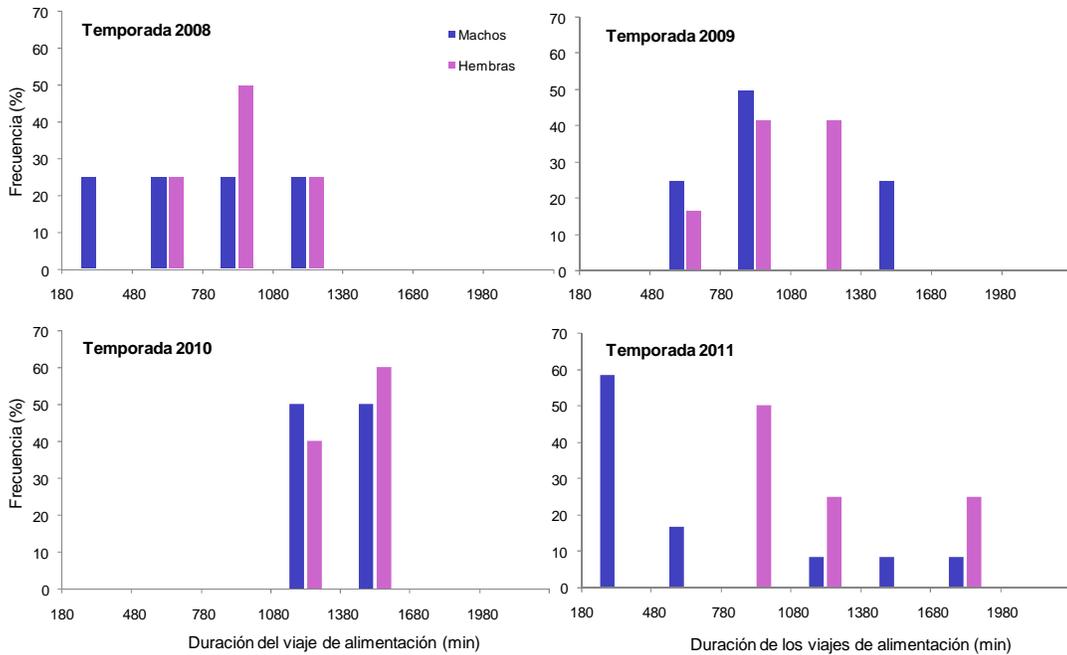


Figura 5.9: Distribución de frecuencias de la duración de los viajes de alimentación de machos y hembras reproductores de Pingüino Adelia en Punta Stranger durante la etapa de cuidados intensivos de sus pichones de las temporadas 2008/09 a 2011/12.

Para ninguna temporada de estudio se registraron viajes de forrajeo exclusivamente nocturnos (Fig. 5.10). El porcentaje de ocurrencia de viajes que incluyeron el día y la noche (categoría ambos) mostró una clara relación con el aumento progresivo de la duración de los viajes de alimentación desde la temporada 2008 a la 2010, con la subsiguiente disminución en el año 2011.

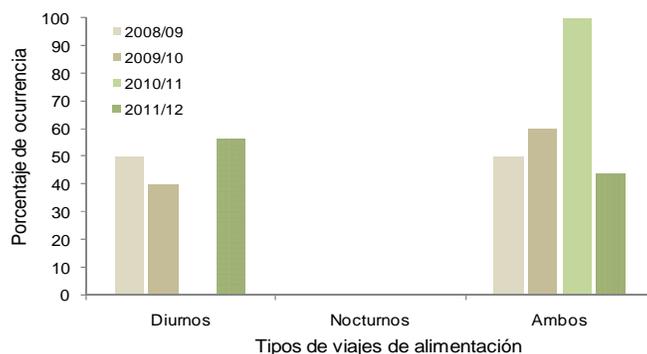


Figura 5.10: Porcentaje de ocurrencia de los viajes de alimentación de Pingüino Adelia que incluyeron sólo horas de día, sólo horas de noche o ambas durante las temporadas 2008/09 a 2011/12 en Punta Stranger.

Para la totalidad de los buceos registrados cada año, la máxima duración de inmersión fue de 192 segundos y la máxima profundidad alcanzada fue de 118 metros (Tabla 5.6).

Tabla 5.6: Parámetros de los buceos registrados en machos y hembras reproductores de Pingüino Adelia durante el período de cuidados intensivos, durante las temporadas reproductivas 2008/09 a 2011/12 en Punta Stranger. Cada resultado se presenta como el valor medio \pm desvío estándar.

	2008/09	2009/10	2010/11	2011/12
En machos				
N° de buceos	1044	3058	1673	2548
Duración (s)	85,68 \pm 34,19	64,52 \pm 30,53	67,91 \pm 29,22	71,32 \pm 33,74
Rango de duración (s)	10 – 176	3 – 174	6 – 177	6 – 183
Profundidad máxima (m)	30,64 \pm 23,64	20,74 \pm 16,46	22,44 \pm 15,80	24,03 \pm 17,09
Rango de profundidad (m)	4,62 – 100,33	4,08 – 95,78	4,02 – 78,96	4,04 – 75,95
En hembras				
N° de buceos	1226	4294	2309	3197
Duración (s)	90,17 \pm 37,74	69,14 \pm 27,82	71,59 \pm 30,83	60,77 \pm 24,20
Rango de duración (s)	10 – 192	3 – 171	6 – 153	6 – 144
Profundidad máxima (m)	35,32 \pm 26,87	21,50 \pm 14,88	24,62 \pm 17,35	18,38 \pm 12,33
Rango de profundidad (m)	4,00 – 118,15	4,00 – 91,09	4,04 – 84,56	4,08 – 68,85

Durante la temporada 2008 se registró una profundidad media superior (Tabla 5.6) que se correspondió con una distribución de frecuencias de profundidades del tipo bimodal (Fig. 5.11), con una elevada frecuencia de inmersiones a una profundidad máxima de 4 a 14 m y otra de 54 a 64 m en machos y de 34 a 44 m en hembras. Las restantes temporadas de estudio presentaron una distribución de frecuencias similares entre sí, con ambos sexos buceando usualmente a menores profundidades y sin alcanzar en ningún caso los 100 metros de profundidad máxima. En todas las temporadas y en ambos sexos, entre un 33% y un 48% de las inmersiones se realizaron a menos de 14 metros de profundidad máxima.

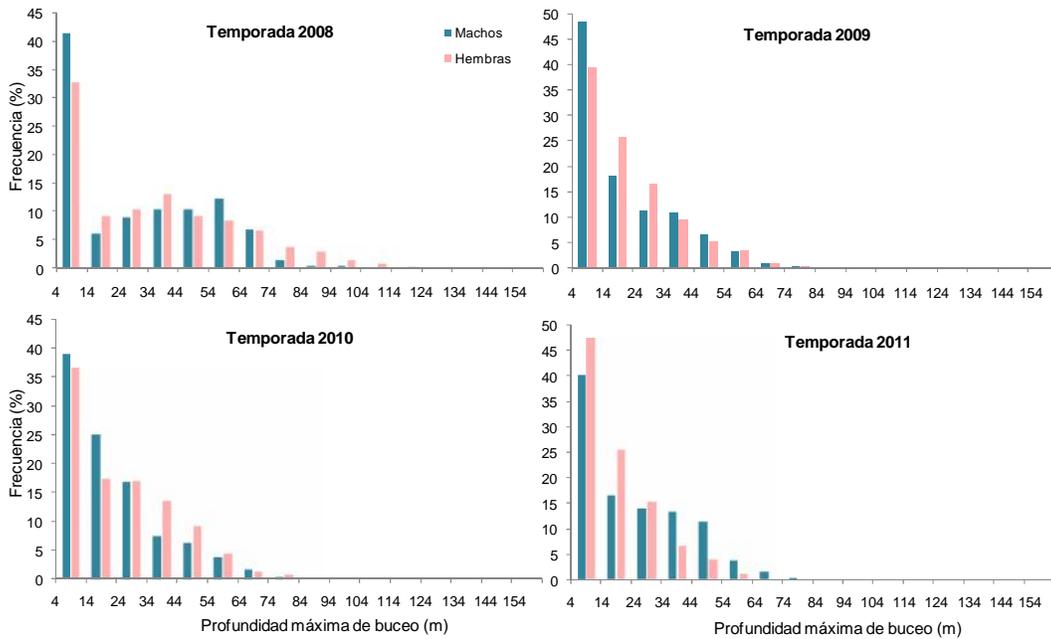


Figura 5.11: Distribución de frecuencias de profundidades máximas de buceo registradas en machos y hembras de Pingüino Adelia durante el período de cuidados intensivos de las temporadas 2008/09 a 2011/12, en la colonia de Punta Stranger.

Considerando ambos sexos, el Pingüino Adelia reproduciendo en Punta Stranger llevó a cabo principalmente buceos irregulares, de alimentación pelágica (Fig. 5.12). Se registró una menor proporción de buceos bentónicos (buceos de fondo plano), los cuales estuvieron mejor representados en la temporada 2008 (38%). Las inmersiones en V y en W (de exploración y alimentación pelágica) fueron menos frecuentes. La presencia de buceos de búsqueda se incrementó en el período 2008 a 2010. Durante esta última temporada dichas inmersiones representaron un 13,5% del total de buceos clasificados, registrándose luego una reducción en la siguiente temporada reproductiva.

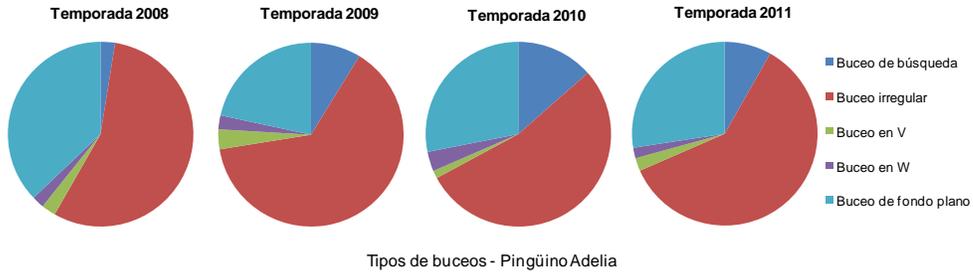


Figura 5.12: Tipos de perfiles de buceo registrados en el Pingüino Adelia en Punta Stranger durante la etapa de cuidados intensivos de las temporadas 2008/09 a 2011/12. Proporción basada en el total de buceos clasificados, independientemente del sexo del individuo.

Al comparar para una misma estación reproductiva la proporción de cada tipo de buceo registrada en ambos sexos (Fig. 5.13), se evidenció únicamente para el año 2009 una mayor cantidad de buceos de búsqueda y en forma de V en los machos ($\chi^2 = 8,31$; $gl = 1$; $P = 0,004$ y $\chi^2 = 7,77$; $gl = 1$; $P = 0,005$ respectivamente), pero un porcentaje superior de buceos irregulares en las hembras ($\chi^2 = 6,23$; $gl = 1$; $P = 0,013$). En los machos se registró un 11,5% de buceos de búsqueda, un 5,2% en forma de V y un 59,6% de buceos irregulares, mientras que en las hembras se observó un 6,9%, 2,3% y 66,4% de dichos buceos respectivamente.

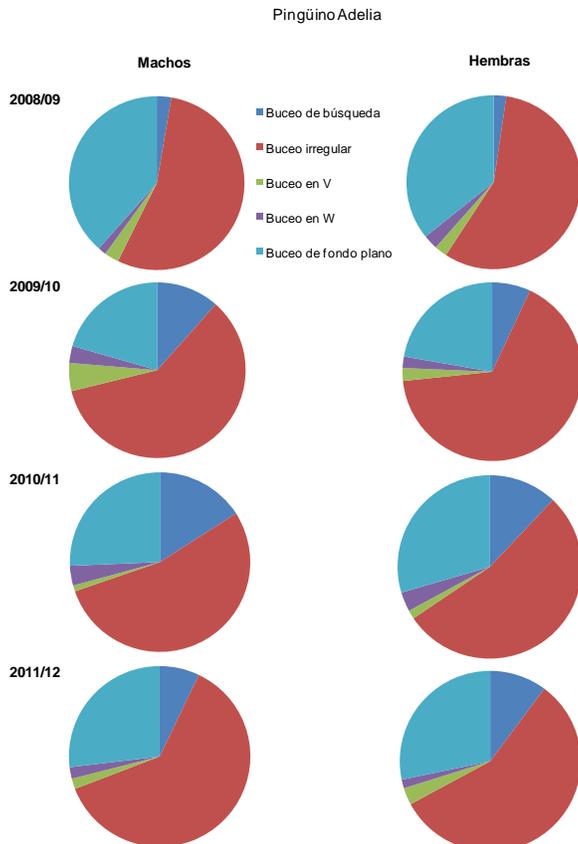


Figura 5.13: Tipos de perfiles de buceo registrados en machos y hembras reproductores de Pingüino Adelia en Punta Stranger durante la etapa de cuidados intensivos de las temporadas 2008/09 a 2011/12.

Para el resto de los tipos de buceos del año 2009 y para restantes temporadas de estudio no se evidenciaron diferencias intra-específicas ($P > 0,05$ para cada comparación realizada).

La comparación entre años reveló que, en ambos sexos, se registraron menores proporciones de buceos de búsqueda en el año 2008 respecto a las restantes temporadas de estudio (*Chi-cuadrado* 2008 vs 2009; 2008 vs 2010; 2008 vs 2011; $gl = 1$; $P < 0,05$ para machos y hembras). Específicamente en los machos, durante las temporadas 2009 y 2010 la proporción de buceos de búsqueda fue superior a las registradas también en el año 2011 (2009 vs 2011: $\chi^2 = 6,47$; $gl = 1$; $P = 0,012$. 2010 vs 2011: $\chi^2 = 13,39$; $gl = 1$; $P < 0,001$). Si bien en la temporada 2010 se registró una mayor proporción de buceos de búsqueda en relación con la temporada precedente (15,9% vs 11,5% respectivamente), dicha diferencia no fue estadísticamente significativa. Por el contrario, en las hembras se evidenció un porcentaje significativamente superior de inmersiones de búsqueda en el 2010 respecto al 2009 ($\chi^2 = 7,67$; $gl = 1$; $P = 0,006$, pero no al 2011 ($\chi^2 = 3,30$; $gl = 1$; $P = 0,07$).

Del total de buceos pelágicos, ambos sexos registraron una mayor proporción durante la temporada 2009. En los machos, dicha proporción fue superior a la observada en los años 2008 y 2010 (2009 vs 2008: $\chi^2 = 6,21$; $gl = 1$; $P = 0,013$. 2009 vs 2010: $\chi^2 = 5,59$; $gl = 1$; $P = 0,018$). En las hembras, las diferencias incluyeron también a la temporada 2011 (2009 vs 2008: $\chi^2 = 7,08$; $gl = 1$; $P < 0,001$. 2009 vs 2010: $\chi^2 = 15,75$; $gl = 1$; $P < 0,001$. 2009 vs 2011: $\chi^2 = 8,99$; $gl = 1$; $P = 0,003$).

En ambos sexos, se registró la mayor proporción de buceos bentónicos en la temporada 2008 y la menor proporción de dichos buceos durante el año 2009, sin embargo, las variaciones interanuales difirieron significativamente según el sexo. En los machos, en la estación reproductiva 2008 la cantidad de buceos bentónicos fue superior a la registrada en las siguientes tres temporadas de estudio (*Chi-cuadrado* 2008 vs 2009; 2008 vs 2010; 2008 vs 2011; $gl = 1$; $P < 0,05$), mientras que la menor cantidad registrada durante el 2009 difirió con el 2008 y el 2011 (2009 vs 2011: $\chi^2 = 6,16$; $gl = 1$; $P = 0,01$), pero no con el 2010 ($\chi^2 = 0,13$; $gl = 1$; $P = 0,72$). Por su parte, en las hembras las diferencias estadísticas sólo se expresaron en la menor proporción de buceos bentónicos registrados durante el 2009, respecto a las restantes tres temporadas de estudio (*Chi-cuadrado* 2009 vs 2008; 2009 vs 2010; 2009 vs 2011; $gl = 1$; $P < 0,05$).

Correlaciones con medidas de performance reproductiva

De todas la relaciones evaluadas, se evidenció una asociación negativa significativa entre la duración de los viajes de alimentación de los machos y el éxito reproductivo general (ERG) reportado para la misma temporada ($r = 0,998$; $t_2 = -17,18$; $P = 0,04$), es decir, a mayor cantidad de horas de forrajeo invertidas por los machos de Pingüino Adelia menor fue el ERG. Además,

se observó una fuerte asociación entre ERG y varios parámetros aquí analizados, aunque las correlaciones fueron no significativas. Dicha medida de éxito reproductivo aumentó con el incremento del peso de los contenidos estomacales recolectados durante la etapa de cuidados intensivos ($r = 0,86$) y guardería ($r = 0,90$) y con la tasa de aprovisionamiento de los pichones calculada para cuidados intensivos ($r = 0,91$). Además, y en concordancia con los viajes de alimentación realizados por los machos, el ERG evidenció una relación negativa no significativa con la proporción de buceos de búsqueda realizado por los machos ($r = 0,95$).

Por otro lado, el peso de los pichones al emplume declinó con el incremento de la duración de los viajes de alimentación de machos y hembras ($r = 0,83$ y $r = 0,74$ respectivamente), pero sólo se evidenció una relación significativa al analizar la duración media de los viajes de forrajeo de todas las aves juntas y de todos los viajes juntos ($r = 0,99$; $t_3 = -11,43$; $P = 0,01$ y $r = 0,99$; $t_3 = -8,91$; $P = 0,01$ respectivamente). También se observó una relación negativa significativa con la cantidad de perfiles de búsqueda realizados por los machos ($r = 0,95$; $t_3 = -4,46$; $P = 0,047$). Además, el peso de los pichones se redujo cuando declinó el peso de los contenidos estomacales durante el período de guardería de las temporadas 2008 a 2011 ($r = 0,95$; $t_3 = 4,46$; $P = 0,047$).

5.3.2 ECOLOGÍA TRÓFICA DEL PINGÜINO PAPÚA

Composición de la dieta

El krill antártico representó la presa dominante en la dieta del Pingüino Papúa, tanto en término de frecuencia de ocurrencia (100%) como porcentaje en peso ($> 92\%$) para cada temporada y período reproductivo analizado (Tabla 5.7). El rango de frecuencia de ocurrencia de peces encontrados en las muestras varió entre el 13,33 y 50%, representando en casi todos los casos una fracción insignificante en peso ($< 1,6\%$). La excepción surgió durante la etapa de guardería de la temporada 2011, en la cual se registró un 7% de peces (en términos de peso).

De las 167 muestras totales analizadas (abarcando 5 temporadas reproductivas consecutivas) únicamente dos de ellas, correspondientes a la guardería del año 2011, evidenciaron un porcentaje en peso de peces superior al 50% del peso total de la muestra. La primera de ellas presentó un 57,38% de peces y un 41,02% de krill, mientras que en la segunda muestra el 67,60% del peso de la misma correspondió a peces y sólo el 31,46% a krill. En las restantes muestras analizadas, el porcentaje en peso de pescado fue siempre marcadamente inferior al porcentaje de krill.

Tabla 5.7: Composición de la dieta de Pingüino Papúa durante el período de crianza de pichones en la colonia de Punta Stranger durante cinco temporadas reproductivas (2007 a 2011). Se detalla la frecuencia de ocurrencia porcentual y el porcentaje en peso de los dos ítems presa principales (krill antártico y peces) junto a la media (g) \pm desvío estándar (DS) del peso de los contenidos estomacales.

Temporada	PR	Frecuencia de ocurrencia (%)		Porcentaje en peso		Peso de los contenidos estomacales (g)	Rango de los pesos de los contenidos (g)
		Krill	Peces	Krill	Peces		
2007/08	G	100	28,00	99,87	0,09	572,82 \pm 170,67	317,11 – 927,25
2008/09	CI	100	13,33	99,95	0,02	392,00 \pm 180,16	232,12 – 908,49
	G	100	41,67	99,20	0,77	442,32 \pm 190,74	140,21 – 908,80
2009/10	CI	100	26,67	99,83	0,11	310,71 \pm 171,74	110,48 – 699,46
	G	100	50,00	98,37	1,56	307,79 \pm 110,67	152,43 – 457,67
2010/11	CI	100	26,67	99,42	0,54	301,18 \pm 99,54	176,78 – 534,80
	G	100	25,00	98,38	1,49	248,31 \pm 81,66	134,97 – 458,46
2011/12	CI	100	21,05	99,48	0,51	294,78 \pm 84,27	156,04 – 449,31
	G	100	24,00	92,75	7,02	393,69 \pm 108,06	127,88 – 563,36

PR: período reproductivo. G: guardería. CI: cuidados intensivos.

Independientemente del porcentaje en peso, al comparar la proporción de peces consumidos no se observó una variabilidad significativa entre períodos reproductivos de la misma temporada (CI vs G. *Test exacto de Fisher* 2008: $P = 0,06$. 2009: $P = 0,22$. 2010: $P = 0,60$. 2011: $P = 0,39$) ni se registró una fluctuación interanual en la cantidad de peces presentes en las muestras (*Test exacto de Fisher*; $P > 0,05$ para CI: 2008 a 2011 y para G: 2007 a 2011).

Todos los otolitos recuperados pertenecieron a peces de estadios juveniles y adultos del suborden Notothenioidei, en ninguna temporada se registraron estadios larvales. En total, se identificaron 40 individuos de 9 especies diferentes y se observó cierta variación entre años en el tipo de peces consumidos por los adultos de Pingüino Papúa (Tabla 5.8). En términos generales, los peces de hábitat pelágico de la familia Myctophidae estuvieron mejor representados durante las temporadas 2007 a 2009. Por su parte, los peces de hábitat bento-pelágico y demersal (bentónico), principalmente de la familia Nototheniidae, fueron más frecuentes durante las temporadas 2010 y 2011, fundamentalmente durante la etapa de guardería de los pichones.

Otros ítems (i.e. otros eufausiáceos, anfípodos, calamares, algas, restos de valvas de moluscos, material no identificado) fueron considerados ingesta accidental por representar un porcentaje en peso $< 1\%$ en todas las muestras analizadas (Anexo 4).

Tabla 5.8: Identificación taxonómica de las especies, cantidad de individuos presentes (n) y hábitat ecológico de los peces hallados en los contenidos estomacales de Pingüino Papúa durante las etapas de cuidados intensivos (CI) y guardería (G) de las temporadas reproductivas 2007/08 a 2011/12.

Temporada	PR	Especie	Familia	n	Hábitat
2007/08	G	<i>Electrona antarctica</i>	Myctophidae	1	Pelágico
2008/09	CI y G	<i>Electrona antarctica</i>	Myctophidae	4	Pelágico
	G	<i>Chionodraco rastrispinosus</i>	Channichthyidae	4	Bento-pelágico
	NN (erosionado)		--	--	--
2009/10	CI y G	<i>Electrona antarctica</i>	Myctophidae	7	Pelágico
	CI	<i>Pleuragramma antarcticum</i>	Nototheniidae	1	Pelágico
	CI y G	<i>Notothenia coriiceps</i>	Nototheniidae	2	Demersal
	G	<i>Trematomus newnesi</i>	Nototheniidae	1	Demersal
	G	<i>Champsocephalus gunnari</i>	Channichthyidae	1	Demersal
2010/11	CI	<i>Notothenia larseni</i>	Nototheniidae	3	Demersal
	G	<i>Notothenia rossi</i>	Nototheniidae	1	Bento-pelágico
	G	<i>Chionodraco rastrispinosus</i>	Channichthyidae	2	Bento-pelágico
2011/12	G	<i>Notothenia rossi</i>	Nototheniidae	8	Bento-pelágico
	G	<i>Pleuragramma antarcticum</i>	Nototheniidae	2	Pelágico
	G	<i>Lepidonotothen nudifrons</i>	Nototheniidae	1	Demersal
	G	<i>Trematomus newnesi</i>	Nototheniidae	1	Demersal
	NN (erosionado)		--	1	--
Total de individuos de peces identificados				40	

PR: período reproductivo.

NN: no identificado.

Pesos de los contenidos estomacales

Analizando el período 2008 a 2011 (Tabla 5.7) se evidenció que el peso de los contenidos estomacales no difirió entre períodos reproductivos (CI vs G: $F_{1,134} = 0,85$; $P = 0,36$) ni tampoco por la interacción entre el año y el período reproductivo (CI vs G: $F_{3,134} = 2,35$; $P = 0,07$), pero si fluctuó interanualmente ($F_{3,134} = 6,85$; $P < 0,001$). Si bien no existieron diferencias entre años durante el período de CI (*test post hoc de Tukey*; $P > 0,05$ para cada temporada. Fig. 5.14), se registró una variabilidad interanual en el peso de los contenidos estomacales durante G. Los mismos fueron disminuyendo gradualmente hasta la temporada 2010, luego de la cual se observó un incremento en los pesos de los contenidos estomacales (Fig. 5.14). Estadísticamente, los pesos de los contenidos fueron significativamente inferiores en el año 2010 respecto al 2008 y 2011 (*test post hoc de Tukey*; $P < 0,001$ para ambas comparaciones).

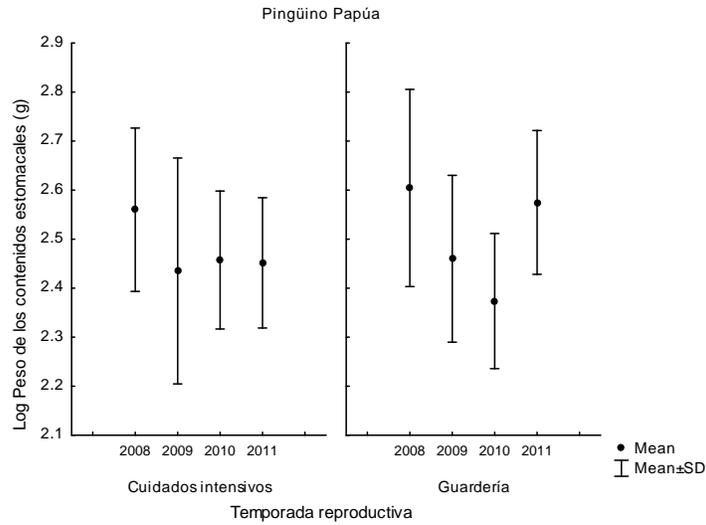


Figura 5.14: Media (g) y desvío estándar de los pesos de los contenidos estomacales obtenidos en adultos reproductores de Pingüino Papúa durante la etapa de crianza de pichones (cuidados intensivos y guardería) en Punta Stranger durante las temporadas 2008/09 a 2011/12.

La declinación en los pesos de los contenidos estomacales durante la guardería de los pichones fue aún más evidente cuando se incluyó la temporada 2007 en el análisis ($F_{4,103} = 17,98; P < 0,001$). Los pesos registrados durante la estación reproductiva 2007 fueron significativamente superiores que aquellos observados en las restantes temporadas de estudio (*Test post hoc de Tukey*; 2007 vs 2008: $P = 0,028$. 2007 vs 2009: $P < 0,001$. 2007 vs 2010: $P < 0,001$. 2007 vs 2011: $P = 0,003$. Fig. 5.15).

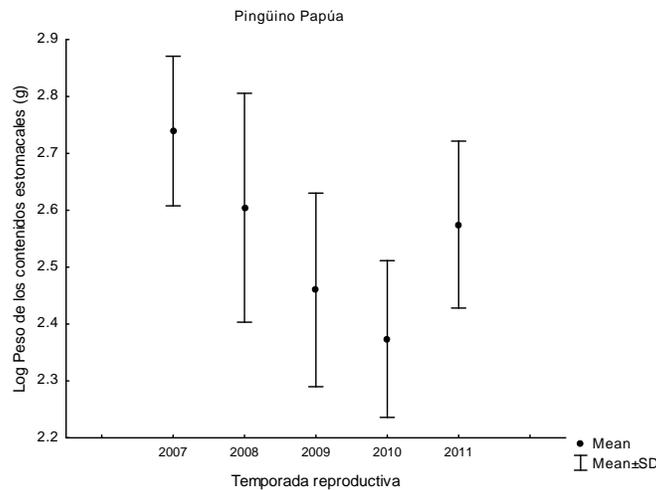


Figura 5.15: Media (g) y desvío estándar de los pesos de los contenidos estomacales obtenidos en adultos de Pingüino Papúa durante el período de guardería de los pichones en Punta Stranger durante las temporadas 2007/08 a 2010/11.

Distribución de tallas de krill antártico

En la Tabla 5.9 se detallan los estadísticos descriptivos de la longitud total de krill antártico presente en los contenidos estomacales recolectados durante las temporadas 2007 a 2011.

Tabla 5.9: Número de individuos (n) de krill antártico (*E. superba*) encontrados enteros en los contenidos estomacales de Pingüino Papúa en Punta Stranger. Longitud total media (mm) \pm desvío estándar (DS) y rango de tallas en cada temporada y período reproductivo analizado.

Temporada	PR	n	Longitud total krill (media \pm DS)	Rango de tallas de krill
2007/08	G	1020	44,02 \pm 5,37	27,06 – 58,85
2008/09	CI	636	42,03 \pm 6,19	25,58 – 61,77
	G	555	44,81 \pm 4,61	31,88 – 57,26
2009/10	CI	71	45,40 \pm 4,56	22,62 – 53,68
	G	122	48,99 \pm 3,57	38,92 – 57,53
2010/11	CI	688	44,73 \pm 5,89	22,51 – 57,84
	G	950	44,74 \pm 5,41	24,46 – 56,49
2011/12	CI	419	42,85 \pm 5,19	30,01 – 60,57
	G	636	43,73 \pm 5,88	22,17 – 60,50

PR: período reproductivo. G: guardería. CI: cuidados intensivos.

A excepción de la temporada reproductiva 2010 (*Prueba U de Mann-Whitney*; $U = 321222,0$; $Z = -0,59$; $P = 0,55$), en los restantes años de estudio se registró una variación estacional (CI vs G) en las tallas de krill antártico (*Prueba U de Mann-Whitney*; 2008: $U = 121449,0$; $Z = -9,29$; $P < 0,001$. 2009: $U = 2213,5$; $Z = -5,67$; $P < 0,001$. 2011: $U = 118625,5$; $Z = -3,02$; $P = 0,003$), siendo superior la longitud media de krill presente en las muestras colectadas durante guardería. Además, también se evidenció una fluctuación entre años en las tallas presentes durante CI (*test de Kruskal-Wallis*; $H_{3,1814} = 104,49$; $P < 0,001$) y G de los pichones (*test de Kruskal-Wallis*; $H_{4,3283} = 131,04$; $P < 0,001$), registrándose mayores longitudes durante la temporada 2009.

Los individuos de krill antártico de tallas comprendidas entre 41 y 50 mm (categorías 41 a 45 y 46 a 50) fueron frecuentemente registrados en los contenidos estomacales de adultos reproductores de Pingüino Papúa, en todas las temporadas y en cualquier momento del período de crianza de pichones (Fig. 5.16). Además, no se registraron tallas inferiores a los 20 mm en ningún año analizado y la distribución de tallas fue siempre unimodal.

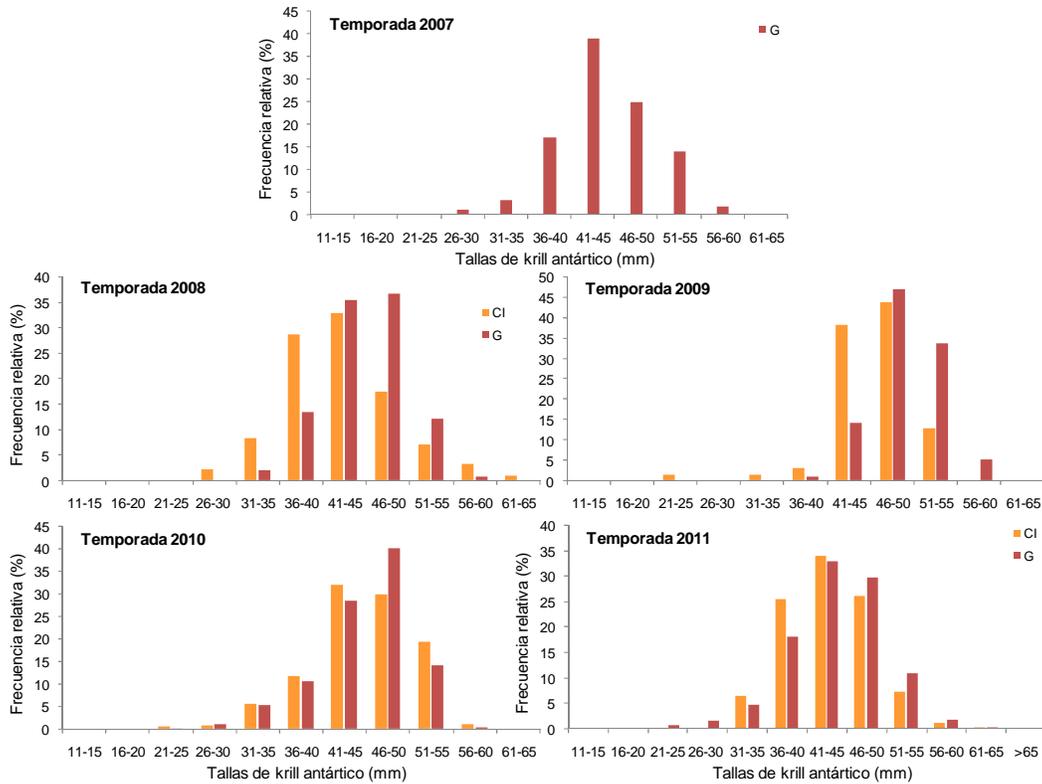


Figura 5.16: Histograma de las frecuencias relativas porcentuales de las distintas categorías de tallas de krill antártico (*Euphausia superba*) registradas en los contenidos estomacales de Pingüino Papúa durante la etapa de crianza de pichones en las temporadas reproductivas 2007/08 a 2011/12. CI: cuidados intensivos. G: guardería. Únicamente se contó con información de la etapa de guardería durante la temporada 2007/08.

En términos generales, los individuos juveniles de krill antártico (tallas ≤ 35 mm) fueron poco frecuentes en la dieta del Pingüino Papúa ($< 12\%$), incluso estuvieron ausentes durante el período de guardería del año 2009 (Fig. 5.17).

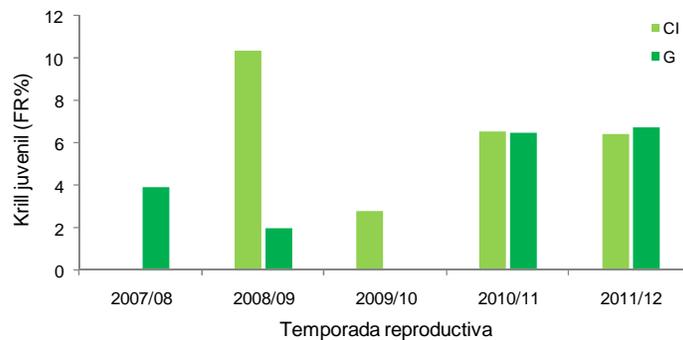


Figura 5.17: Frecuencia relativa porcentual (FR%) de individuos juveniles de krill antártico (longitud total ≤ 35 mm) presentes en contenidos estomacales de adultos de Pingüino Papúa reproduciendo en Punta Stranger durante las temporadas 2007/08 a 2011/12. CI: cuidados intensivos. G: guardería. Únicamente se contó con información de la etapa de guardería durante la temporada 2007/08.

Duración de los viajes de alimentación y Patrones de buceo

La media de la duración de todos los viajes de forrajeo registrados en el Pingüino Papúa durante la etapa de cuidados intensivos fue superior durante la estación reproductiva 2010 respecto a las restantes temporadas de estudio (Tabla 5.10). Resultados similares se observaron al analizar la media registrada para las hembras, pero no para los machos (Tabla 5.10).

Tabla 5.10: Media \pm desvío estándar (DS) de la duración de los viajes de alimentación de machos y hembras de Pingüino Papúa durante la etapa de cuidados intensivos de cuatro temporadas consecutivas (2008/09 a 2011/12) en Punta Stranger. El promedio fue calculado a partir de la media de la duración de los viajes realizados por cada individuo monitoreado, es decir, con el ave como unidad de muestreo. También se detalla la media para todas las aves y todos los viajes. Asimismo, se especifica la tasa de aprovisionamiento de los pichones (g/h) calculada a partir del promedio de los contenidos estomacales y la media de la duración de todos los viajes de alimentación independientemente del sexo de los individuos.

	Machos		Hembras		Todas las aves		Todos los viajes	
	Media \pm DS (min)	n aves (viajes)	Media \pm DS (min)	n aves (viajes)	Media \pm DS (min)	Media \pm DS (min)	TA (g/h)	
2008/09	430,22 \pm 257,11	1 (19)	--	--	430,22 \pm 257,11	430,22 \pm 257,11	54,67	
2009/10	554,01 \pm 89,21	4 (24)	540,56 \pm 57,29	2 (16)	547,29 \pm 9,52	555,17 \pm 209,38	33,58	
2010/11	511,87 \pm 89,10	2 (14)	840,99 \pm 39,41	2 (17)	676,43 \pm 232,72	714,90 \pm 374,71	25,28	
2011/12	531,34 \pm 292,94	2 (8)	446,77 \pm 36,94	2 (30)	489,06 \pm 59,80	489,13 \pm 224,15	36,16	

n aves (viajes): número de aves monitoreadas (número de viajes totales).

TA: tasa de aprovisionamiento.

No se contó con información disponible para las hembras en la temporada de crianza 2008/09.

Sin embargo, al analizar la media individual de la duración de los viajes realizados por los machos y las hembras durante las temporadas 2009 a 2011 (excluyendo el año 2008, dado que no se contó con información para las hembras) no se evidenciaron diferencias entre años ($F_{2,8} = 1,97$; $P = 0,20$), entre sexos ($F_{1,8} = 0,98$; $P = 0,35$) ni por la interacción de ambos factores ($F_{2,8} = 1,90$; $P = 0,21$. Fig. 5.18).

A partir de los histogramas de frecuencias de la longitud total de los viajes de alimentación, se observó un marcado cambio en las horas de forrajeo invertidas por las hembras durante el año 2010, el cual no se evidenció en los machos (Fig. 5.19). Durante dicha temporada, las hembras realizaron viajes de hasta 26 horas mientras que en los machos no superaron las 16,2 horas. En las restantes temporadas de estudio, ambos sexos destinaron menos de 18 horas diarias al forrajeo, a excepción de un único viaje de 21,4 horas registrado en el año 2008.

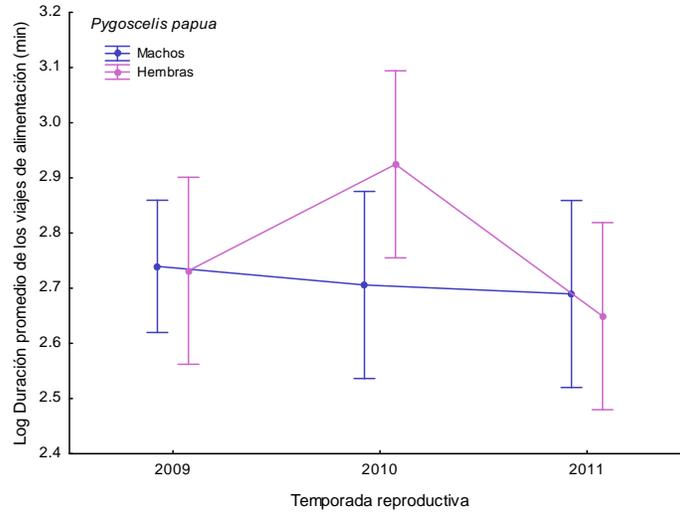


Figura 5.18: Media e intervalo de confianza de la duración promedio individual de los viajes de alimentación de machos y hembras de Pingüino Papúa en Punta Stranger, durante el período de crianza de pichones de las temporadas reproductivas 2009/10 a 2011/12.

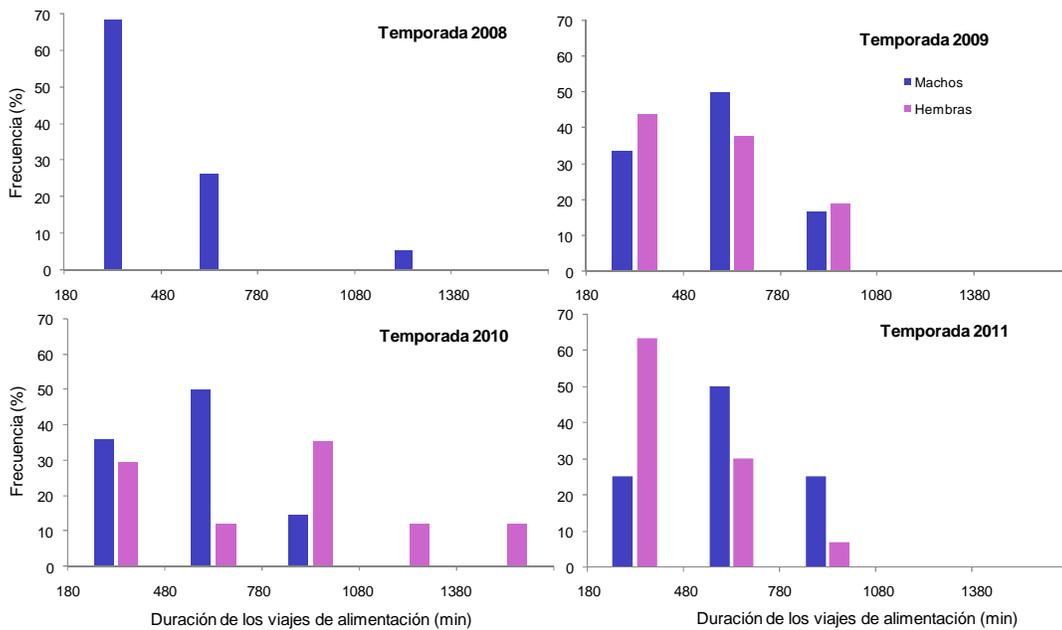


Figura 5.19: Distribución de frecuencias de la duración de los viajes de alimentación de machos y hembras reproductores de Pingüino Papúa en Punta Stranger durante la etapa de cuidados intensivos de sus pichones de las temporadas 2008/09 a 2011/12. No se contó con información disponible para las hembras durante el año 2008/09.

Sólo durante la temporada 2008 se registró un viaje de forrajeo exclusivamente nocturno (Fig. 5.20). El mayor porcentaje de ocurrencia de viajes fue diurno, excepto para la temporada 2010.

En dicha estación reproductiva se registró un mayor porcentaje de viajes que incluyeron tanto horas del día como de la noche (categoría ambos: 58%), sin embargo, el 76,5% del total de los viajes analizados fue llevado a cabo por las hembras, coincidiendo con el aumento de la duración de sus viajes de alimentación.

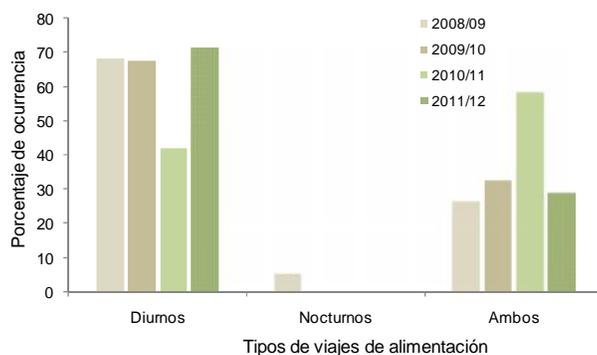


Figura 5.20: Porcentaje de ocurrencia de los viajes de alimentación de Pingüino Papúa que incluyeron sólo horas de día, sólo horas de noche o ambas durante las temporadas 2008/09 a 2011/12 en Punta Stranger.

Considerando la totalidad de los buceos registrados cada año, la duración máxima de inmersión registrada en el Pingüino Papúa fue de 249 segundos y la máxima profundidad alcanzada fue de 146 metros (Tabla 5.11).

Tabla 5.11: Parámetros de los buceos registrados en machos y hembras reproductoras de Pingüino Papúa durante el período de cuidados intensivos de sus pichones, durante las temporadas reproductivas 2008/09 a 2011/12 en Punta Stranger. Cada resultado se presenta como el valor medio \pm desvío estándar.

	2008/09	2009/10	2010/11	2011/12
En machos				
N° de buceos	2495	4206	2694	1490
Duración (s)	107,67 \pm 45,96	80,06 \pm 45,11	81,50 \pm 42,39	96,54 \pm 39,25
Rango de duración (s)	16 - 226	3 - 228	3 - 222	3 - 210
Profundidad máxima (m)	44,14 \pm 33,59	34,17 \pm 30,07	38,93 \pm 30,59	38,23 \pm 25,29
Rango de profundidad (m)	4,61 - 139,64	4,08 - 130,15	4,02 - 146,21	4,08 - 109,65
En hembras				
N° de buceos	--	2034	3770	5435
Duración (s)		104,29 \pm 41,86	91,76 \pm 44,96	72,09 \pm 34,67
Rango de duración (s)		3 - 249	3 - 234	3 - 192
Profundidad máxima (m)		52,03 \pm 28,51	39,80 \pm 29,69	26,47 \pm 19,22
Rango de profundidad (m)		4,07 - 124,44	4,04 - 132,10	4,02 - 108,09

--: no se contó con información disponible.

La distribución de frecuencias de profundidades máximas fue del tipo bimodal en las hembras y bimodal o multimodal en los machos (Fig. 5.21). En todas las temporadas de estudio, existió una moda marcada a una profundidad máxima entre 4 y 14 metros, representando entre un 17,1% y un 39,9% del total de inmersiones registradas. El rango de 24 a 33 m de profundidad marcó otro valor frecuente tanto en machos como en hembras, al igual que las profundidades registradas en el intervalo de 54 a 73 m. Durante la temporada 2011 se registraron las menores profundidades máximas, las cuales no superaron los 110 m.

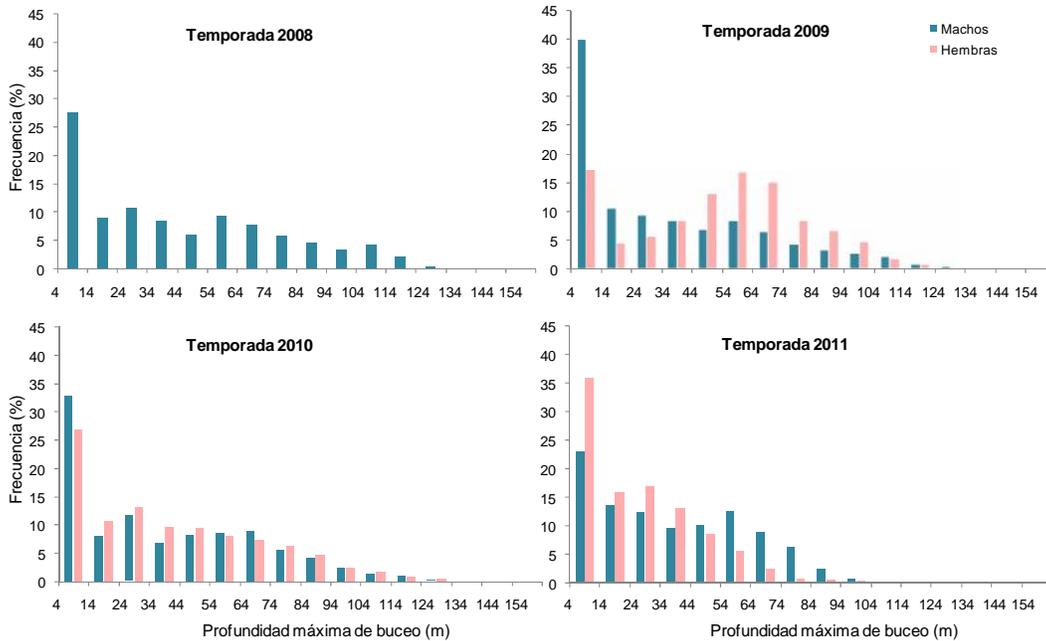


Figura 5.21: Distribución de frecuencias de profundidades máximas de buceo registradas en machos y hembras de Pingüino Papúa durante el período de cuidados intensivos de las temporadas 2008/09 a 2011/12, en la colonia de Punta Stranger. No se contó con información disponible para las hembras durante la temporada de crianza 2008/09.

Considerando ambos sexos, en Punta Stranger el Pingüino Papúa realizó principalmente buceos de fondo plano, de alimentación bentónica (Fig. 5.22). Se registró una menor proporción de buceos irregulares (pelágicos), los cuales estuvieron mejor representados durante el año 2008 (35%). Los buceos en forma de V y de W (de exploración y alimentación pelágica) fueron menos habituales. La proporción de los buceos de búsqueda se incrementó en el período 2008 a 2010, manteniéndose elevadas en la siguiente estación reproductiva.

Al comparar la proporción de cada tipo de buceo por sexos se evidenció una gran variación intra-específica, particularmente durante la temporada 2009 (Fig. 5.23). Sin embargo, las diferencias registradas entre sexos no fueron consistentes entre años. Los buceos de búsqueda estuvieron mejor representados en los machos que en las hembras durante las

temporadas 2009 y 2010 ($\chi^2 = 13,07$; $gl = 1$; $P < 0,001$ y $\chi^2 = 13,88$; $gl = 1$; $P < 0,001$ respectivamente), pero lo opuesto fue observado durante el año 2011, en el cual las hembras llevaron a cabo mayor cantidad de inmersiones de búsqueda que los machos ($\chi^2 = 9,79$; $gl = 1$; $P = 0,002$). Durante la estación reproductiva 2009, los machos realizaron una mayor proporción de buceos irregulares en comparación con las hembras ($\chi^2 = 67,26$; $gl = 1$; $P = 0$), en las cuales se registró mayor cantidad de buceos en forma de V y de buceos de fondo ($\chi^2 = 15,02$; $gl = 1$; $P < 0,001$ y $\chi^2 = 68,98$; $gl = 1$; $P = 0$ respectivamente). En el 2011, son los machos los que llevan a cabo un porcentaje superior de buceos de fondo ($\chi^2 = 7,57$; $gl = 1$; $P = 0,006$)

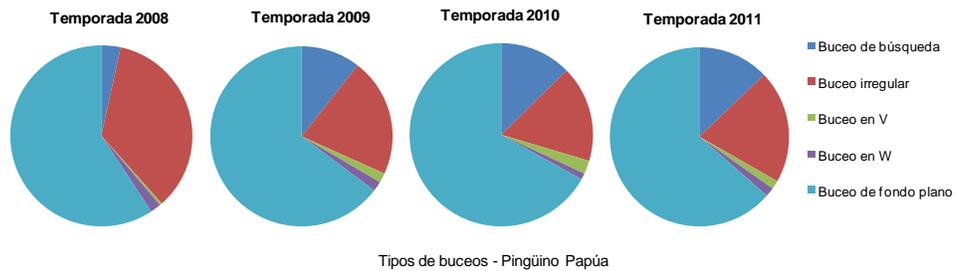


Figura 5.22: Tipos de perfiles de buceo registrados en el Pingüino Papúa en Punta Stranger durante la etapa de cuidados intensivos de las temporadas 2008/09 a 2011/12. Proporción basada en el total de buceos clasificados, independientemente del sexo del individuo.

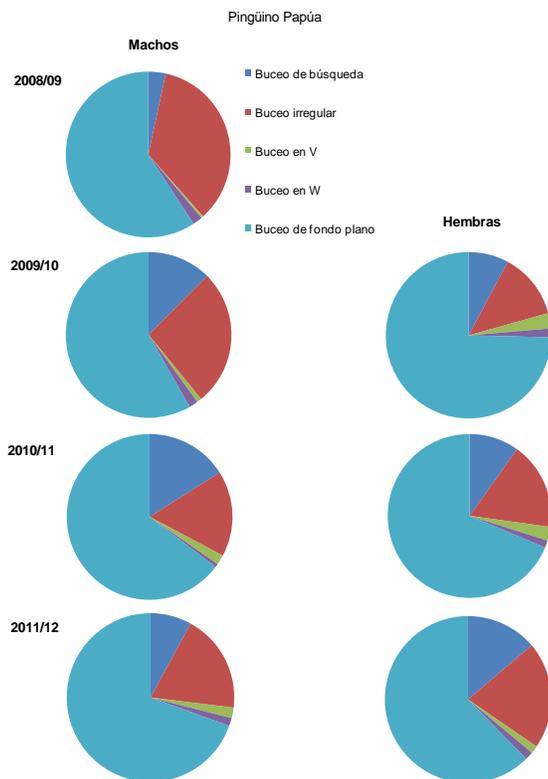


Figura 5.23: Tipos de perfiles de buceo registrados en machos y hembras reproductores de Pingüino Papúa en Punta Stranger durante la etapa de cuidados intensivos de las temporadas 2008/09 a 2011/12.

No se contó con información disponible para las hembras durante la temporada 2008.

La comparación entre años reveló una marcada variación interanual en la cantidad de buceos de búsqueda, pelágicos y bentónicos registrados en machos y hembras de Pingüino Papúa. La proporción de buceos de búsqueda realizados por los machos difirió entre todas las temporadas analizadas (*Chi-cuadrado* 2008 vs 2009; 2008 vs 2010; 2008 vs 2011; 2009 vs 2010; 2009 vs 2011; 2010 vs 2011; $gl = 1$; $P < 0,05$ para cada comparación). El mayor porcentaje se registró durante el año 2010, luego el 2009 y el 2011, mientras que durante el 2008 se observó la menor cantidad de buceos de búsqueda. Por su parte, en las hembras se evidenció una proporción mayor de dichos buceos durante el año 2011 respecto al 2009 y 2010 ($\chi^2 = 21,67$; $gl = 1$; $P < 0,001$ y $\chi^2 = 9,78$; $gl = 1$; $P < 0,001$ respectivamente).

Durante la temporada 2008, los machos llevaron a cabo una cantidad superior de buceos pelágicos que aquellos registrados en las siguientes tres temporadas (2008 vs 2009: $\chi^2 = 19,13$; $gl = 1$; $P < 0,001$. 2008 vs 2010: $\chi^2 = 78,56$; $gl = 1$; $P = 0$. 2008 vs 2011: $\chi^2 = 28,71$; $gl = 1$; $P < 0,001$). Además, en el año 2009 hubo una mayor proporción de dichos buceos en comparación con las temporadas 2010 y 2011 ($\chi^2 = 28,93$; $gl = 1$; $P < 0,001$ y $\chi^2 = 6,99$; $gl = 1$; $P = 0,008$ respectivamente), las cuales no difirieron entre sí. En las hembras, se evidenció una menor proporción de buceos pelágicos en la temporada 2009 respecto a las dos temporadas siguientes (2009 vs 2010: $\chi^2 = 5,00$; $gl = 1$; $P < 0,03$. 2009 vs 2011: $\chi^2 = 14,89$; $gl = 1$; $P < 0,001$).

En cuanto a los buceos de tipo bentónico, se registró una mayor proporción en los machos durante las temporadas 2010 y 2011 en comparación con aquellos registrados durante los años 2008 y 2009 (*Chi-cuadrado* 2008 vs 2010; 2008 vs 2011; 2009 vs 2010; 2009 vs 2011; $gl = 1$; $P < 0,05$ para cada comparación). En las hembras, las tres temporadas que contaron con información difirieron entre sí, siendo la temporada 2009 la que evidenció mayor proporción de buceos bentónicos (2009 vs 2010: $\chi^2 = 8,88$; $gl = 1$; $P < 0,003$. 2009 vs 2011: $\chi^2 = 45,01$; $gl = 1$; $P = 0$), seguido por la temporada 2010 (2010 vs 2011: $\chi^2 = 13,16$; $gl = 1$; $P < 0,001$).

Correlaciones con medidas de performance reproductiva

Del total de asociaciones evaluadas, únicamente se evidenció una relación negativa significativa entre la talla de los individuos de krill durante la guardería y el éxito reproductivo general ($r = 0,94$; $t_4 = -4,79$; $P = 0,02$), es decir, a mayor tamaño de krill menor fue el éxito reproductivo general registrado en la misma temporada.

Por otro lado, se observó una relación positiva significativa entre la cantidad de buceos bentónicos realizados por los machos y el peso de los pichones al momento del emplume ($r = 0,94$; $t_3 = 4,79$; $P = 0,04$), es decir, a mayor porcentaje de buceos bentónicos mayor fue el peso de los pichones al emplume. La relación entre dicho parámetro y la proporción de buceos registrados en las hembras fue más confusa, dado que se evidenció una relación positiva

significativa con los buceos de tipo pelágico ($r = 0,998$; $t_2 = 15,40$; $P = 0,04$) y una asociación positiva pero no significativa con los buceos bentónicos ($r = 0,97$; $t_2 = -4,15$; $P = 0,15$).

5.3.3 COMPARACIÓN INTER-ESPECÍFICA

Durante el período reproductivo ambas especies dependieron del krill antártico como principal fuente de alimento. Si bien la presencia de peces fue siempre superior en el Pingüino Papúa que en su congénere, sólo se registraron diferencias inter-específicas estadísticamente significativas durante el período de guardería de las temporadas 2007 y 2009 (Adelia vs Papúa: *Test exacto de Fisher*; $P = 0,002$ y $P = 0,001$ respectivamente), temporadas en las cuales no se registró la presencia de peces en las muestras de Pingüino Adelia. Sin embargo, dado que no existieron diferencias estacionales, se consideró el total de muestras recolectadas cada temporada (CI + G, excepto el año 2007) y se evidenció un mayor consumo de peces en el Pingüino Papúa durante los años 2009, 2010 y 2011 (Adelia vs Papúa: *Test exacto de Fisher*; $P < 0,05$ para cada una de las tres comparaciones).

En ambas especies, los pesos de los contenidos estomacales fueron declinando hasta la temporada 2010 y luego evidenciaron un incremento durante el año 2011, excepto durante CI en el Pingüino Papúa.

En cada temporada y período reproductivo analizado, el Pingüino Papúa se alimentó de krill antártico con una longitud promedio superior a la registrada en su congénere (Adelia vs Papúa: *Prueba U de Mann-Whitney*; $P < 0,00$ para cada período reproductivo y temporada. Fig. 5.24).

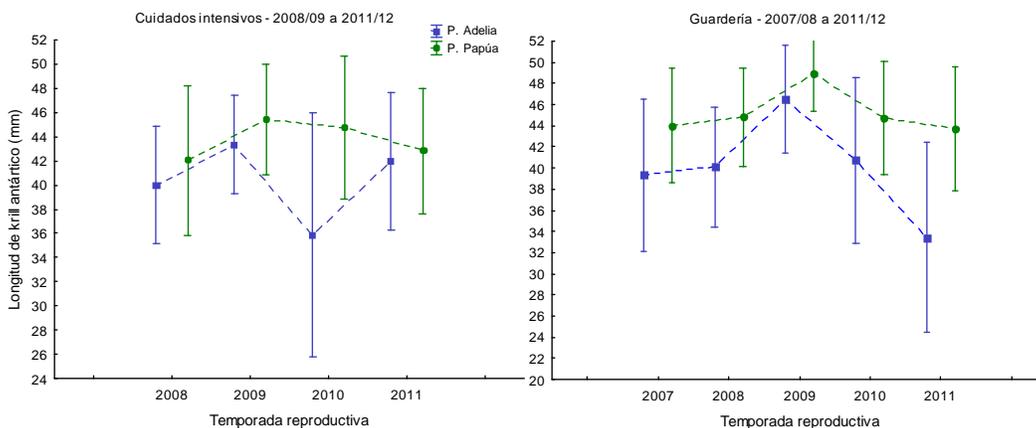


Figura 5.24: Media y desvío estándar (mm) de la longitud total de krill antártico presente en los contenidos estomacales de pingüinos Adelia y Papúa durante el período de crianza de pichones (cuidados intensivos y guardería) de las temporadas 2007/08 a 2011/12. No se contó con información de cuidados intensivos del año 2007/08.

Inesperadamente, a pesar de haberse registrado una media de la duración total de los viajes de forrajeo mayor en el Pingüino Adelia que en el Papúa (excepto para los machos de la temporada 2011), este hecho no se manifestó estadísticamente. Al comparar especies y temporadas, las diferencias inter-específicas observadas ($F_{1,20} = 18,53$; $P < 0,001$) fueron entre distintas temporadas (*Test post hoc de Tukey*; 2009 Adelia vs 2011 Papúa; 2010 Adelia vs 2009 y 2011 Papúa: $P < 0,05$ en los tres casos. Fig. 5.25A), pero no se evidenciaron diferencias entre especies para una misma temporada ($F_{3,20} = 2,58$; $P = 0,08$), ni por la interacción entre ambos factores ($F_{3,20} = 0,18$; $P = 0,91$). Asimismo, al considerar también el género de los individuos (Fig. 5.25B), tampoco se evidenciaron diferencias inter-específicas estadísticamente significativas según el sexo ($F_{1,13} = 1,61$; $P = 0,23$) o las distintas interacciones entre los tres factores (especie, temporada y sexo. $P > 0,05$ para cualquiera de las 4 combinaciones posibles).

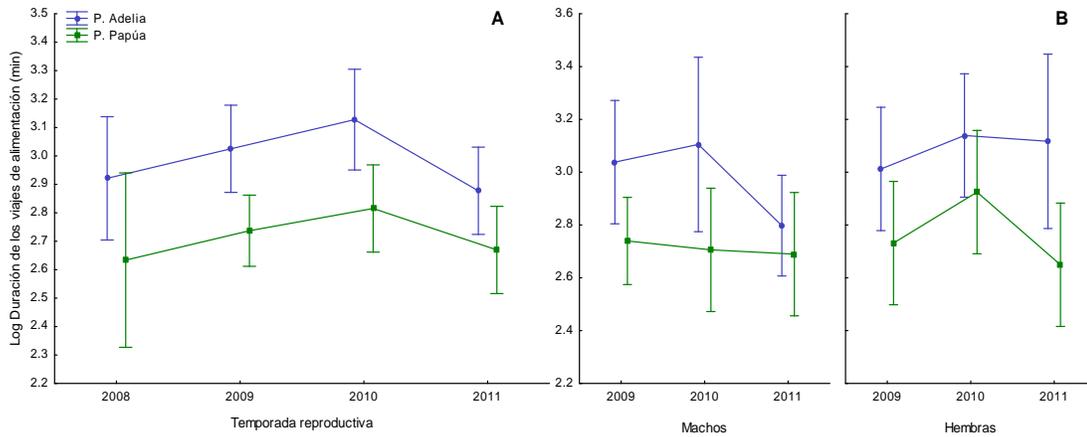


Figura 5.25: A) Resultados del Modelo Lineal Generalizado (MLG) de dos factores para comparar la duración promedio individual de los viajes de alimentación de los pingüinos Adelia y Papúa en Punta Stranger por especie y temporada reproductiva. B) Resultado del MLG de tres factores, considerando la especie, la temporada reproductiva y el sexo de los individuos monitoreados.

La tasa de aprovisionamiento de los pichones durante el período de cuidados intensivos fue siempre superior en el Pingüino Papúa que en su congénere. Sin embargo, este parámetro fluctuó en el tiempo de manera similar en ambas especies ($r = 0,98$; $t_3 = 7,72$; $P = 0,02$), exhibiendo el valor más bajo durante la temporada 2010.

En todos los años, tanto las máximas profundidades de buceo alcanzadas como el promedio de las mayores profundidades registradas en machos y hembras de Pingüino Papúa (Tabla 5.11) fueron superiores a aquellos valores observados en su congénere (Tabla 5.6).

Para cada temporada, tanto machos como hembras de Pingüino Adelia llevaron a cabo un porcentaje significativamente superior de buceos de tipo pelágicos (*Chi-cuadrado* Adelia vs

Papúa: 2008; 2009; 2010; 2011; $gl = 1$; $P < 0,05$ para machos. *Chi-cuadrado* Adelia vs Papúa: 2009; 2010; 2011; $gl = 1$; $P < 0,05$ para hembras). En cambio, en el Pingüino Papúa se registró una mayor proporción de buceos de tipo bentónicos en ambos sexos (*Chi-cuadrado* Adelia vs Papúa: 2008; 2009; 2010; 2011; $gl = 1$; $P < 0,05$ para machos. *Chi-cuadrado* Adelia vs Papúa: 2009; 2010; 2011; $gl = 1$; $P < 0,05$ para hembras). Sin embargo, en ninguna temporada se registraron diferencias entre la cantidad de buceos de búsqueda llevados a cabo en cada especie (Adelia vs Papúa. 2008: $\chi^2 = 0,34$; $gl = 1$; $P = 0,56$. 2009: $\chi^2 = 0,30$; $gl = 1$; $P = 0,59$. 2010: $\chi^2 = 0,002$; $gl = 1$; $P = 0,96$ y 2011: $\chi^2 = 0,24$; $gl = 1$; $P = 0,63$ para machos. 2009: $\chi^2 = 0,55$; $gl = 1$; $P = 0,46$. 2010: $\chi^2 = 1,24$; $gl = 1$; $P = 0,27$ y 2011: $\chi^2 = 3,14$; $gl = 1$; $P = 0,08$ para hembras).

5.4. DISCUSIÓN

En términos generales, los resultados aquí obtenidos sobre la composición de la dieta de los pingüinos Adelia y Papúa durante el período de crianza de pichones fueron congruentes con los previamente reportados para colonias cercanas al área de estudio (e.g. Volkman et al. 1980, Hinke et al. 2007, Miller et al. 2009, Kokubun et al. 2010, Miller et al. 2010).

Durante las 5 temporadas, el krill antártico representó el ítem presa primordial, registrándose un porcentaje en peso de peces insignificante. En el Pingüino Papúa la presencia de peces fue superior a la registrada en su congénere y, a partir de la identificación de las especies consumidas, se evidenció un amplio rango de opciones disponibles para este predador.

Respecto al krill antártico, el Pingüino Papúa consumió individuos en promedio más grandes que aquellos encontrados en los contenidos estomacales del Pingüino Adelia. Esto pudo reflejar un aspecto puramente anatómico, debido al mayor tamaño del pico del Pingüino Papúa, tal como fuera planteado por Volkman et al. (1980). Por otra parte, pero seguramente de manera complementaria, dado que un individuo de krill grande presenta un mayor contenido energético respecto a uno más pequeño (Miller et al. 2009), la presencia de krill de mayor tamaño podría reflejar las mayores demandas energéticas de esta especie durante el período de crianza de pichones, similar a lo reportado por Miller y Trivelpiece (2007) al comparar las estrategias de alimentación de los pingüinos Papúa y Barbijo. Además, las diferencias en el tamaño de krill consumido por ambos pingüinos podrían evidenciar una segregación en las áreas y hábitat de alimentación en el mar, debido a las diferencias en el comportamiento de forrajeo, como fuera sugerido por Volkman et al. (1980). De esta manera, las diferencias observadas en el tamaño de sus presas podrían reflejar diferencias espacio-temporales en la disponibilidad del recurso alimenticio, por ejemplo por forrajear en distintas áreas y/o profundidades.

En cuanto al comportamiento de forrajeo, si bien el Pingüino Adelia realizó viajes de alimentación más prolongados que su congénere, tal como fuera descrito por Trivelpiece et al. (1987) y Williams (1995), entre otros, sorprendentemente dichas diferencias no fueron estadísticamente significativas para una misma temporada. No obstante, la diferencia inter-específica en la duración de los viajes de alimentación registrada en Punta Stranger podría contribuir en la segregación de las áreas de forrajeo. Dado que la duración de los viajes de alimentación suele ser un buen indicador de la distancia de forrajeo (Clarke et al. 2006), es factible que en el área de estudio el Pingüino Adelia se alimente en zonas ubicadas más alejadas de la colonia en comparación con su congénere.

Los pingüinos son predadores visuales (Williams 1995) que capturan sus presas individualmente (Croxall et al. 1988), por ello, la cantidad de luz disponible puede ser un factor limitante al momento de alimentarse, tal como fue propuesto por varios autores (e.g. Williams 1995, Schiavini y Raya Rey 2004). En Punta Stranger, la mayoría de los viajes incluyeron tanto horas del día como de la noche en el Pingüino Adelia, mientras que en el Pingüino Papúa los viajes fueron principalmente diurnos. En ambas especies se evidenció un incremento gradual en las horas de forrajeo invertidas desde la temporada 2008 a la 2010. En el Pingüino Adelia, en relación directa con dicho incremento, se registraron viajes de alimentación que incluyeron horas de la noche, lo cual podría significar en sí mismo un mayor esfuerzo de búsqueda.

El Pingüino Papúa realizó buceos más prolongados y profundos que su congénere. Esto podría vincularse con el mayor tamaño corporal del Pingüino Papúa, lo cual indicaría una habilidad de buceo superior que, como reportaron Trivelpiece et al. (1987), le permite aprovechar un nicho no disponible para su congénere. Esta diferencia en la utilización del recurso, en este caso la columna de agua, también pudo haberse reflejado en una diferente distribución de profundidades máximas registradas en ambas especies, lo cual permitiría reducir la competencia inter-específica por la fuente de alimento contribuyendo a la segregación del nicho trófico. Además, mientras que en el Pingüino Adelia los perfiles de buceo fueron principalmente pelágicos, en el Pingüino Papúa las inmersiones fueron fundamentalmente bentónicas. A diferencia de lo reportado por Miller et al. (2009), en Punta Stranger el Pingüino Papúa realizó fundamentalmente buceos de fondo plano. Aunque dichos autores comentaron que los buceos bentónicos ocurrieron a profundidades mayores a 90 m, en el área de estudio se registraron en ambas especies claras inmersiones de fondo plano a profundidades inferiores a 90 m. Sin embargo, las diferencias en el tipo de buceo exhibido podría deberse a diferencias en las condiciones oceánicas y topográficas presentes en las cercanías del área de nidificación, similar a lo previamente reportado por Lescroël y Bost (2005). Por otra parte, la proporción de cada tipo de buceo fue marcadamente más variable entre sexos y entre años en el Pingüino Papúa en comparación con la menor variabilidad registrada en su congénere.

Los resultados aquí obtenidos parecen soportar la idea que el krill puede ser capturado tanto con buceos pelágicos como bentónicos, dado que ambas especies dependieron fundamentalmente de krill antártico pero realizaron significativamente diferentes tipos de buceo. Esto fue similar a lo previamente reportado por Takahashi et al. (2008) quien obtuvieron imágenes del patrón de búsqueda y alimentación del Pingüino Papúa a partir de la utilización de un sistema de cámaras, pero diferente a lo sugerido por Croxall et al. (1988), Lescroël y Bost (2005) y Miller et al. (2009), quienes consideran que el krill es capturado a partir de buceos superficiales y los peces a partir de buceos de fondo. En Punta Stranger, las diferencias inter-específicas en los patrones de buceo podrían ayudar a explicar las diferencias observadas en las tallas de krill consumido por cada especie, en lugar de reflejar el consumo de diferentes ítems presa. En resumen, las diferencias entre especies observadas tanto en la duración de los viajes de forrajeo como en la distribución de profundidades y los patrones de buceo contribuirían a explicar, al menos en parte, las diferencias entre las presas consumidas debido a una diferenciación del nicho trófico.

Independientemente de las características generales de cada especie, durante el período de estudio hubo evidencias de posibles cambios locales en la dinámica poblacional de su presa primordial. En ambas especies de pingüinos, se registró una reducción en los pesos de los contenidos estomacales y un incremento en la duración de los viajes de alimentación hacia la temporada 2010. Esto puede reflejar una declinación progresiva en la disponibilidad y/o calidad de alimento en el área de nidificación (Croxall et al. 1999, Fraser y Hofmann 2003, Miller et al. 2009, Salihoglu et al. 2001) desde los años 2007-2008 hasta el año 2010, con un incremento aparente en la temporada 2011. Otra evidencia de tal declinación sería el incremento en la proporción de buceos de búsqueda registrado en ambos sexos en el Pingüino Adelia y en los machos en el Pingüino Papúa. Además, durante la estación reproductiva 2009 se evidenció una menor presencia de krill juvenil, el cual se incrementó en las siguientes temporadas reproductivas. En base a las descripciones desarrolladas por Fraser y Hofmann (2003) y por Miller y Trivelpiece (2007), esto puede reflejar un nuevo reclutamiento de krill, es decir, el inicio de una nueva cohorte principalmente evidenciada en la distribución de tallas de krill de la dieta del Pingüino Adelia. Sin embargo, dado que las muestras de dieta pueden no detectar el primer año de reclutamiento, pero sí a partir del segundo (Miller et al. 2007), esta información debería reforzarse, incrementando años de muestreo, y contrastarse con resultados de biomasa de krill cercana al área de estudio, los cuales no se encuentran disponible para los años analizados.

Los predadores marinos pueden modificar la composición de su dieta y/o su comportamiento de forrajeo a fin de amortiguar las variaciones en la disponibilidad de su presa principal (e.g. Croxall et al. 1999, Miller et al. 2009). Cambios en el porcentaje de ocurrencia de los peces o en los tipos de peces consumidos pueden reflejar variaciones en las condiciones

ambientales (Karnovsky 1997). Si bien la frecuencia de ocurrencia es un índice que presenta ciertas limitaciones, a partir de él se evidenció una variabilidad interanual en el consumo de peces en el Pingüino Adelia. Dado que los peces se digieren más rápidamente que el krill (Jansen et al. 1998), se podría estar subestimando la verdadera importancia que dicha presa puede tener sobre los requerimientos propios del adulto. Aunque un cambio en la proporción de peces consumidos podría ser un medio utilizado por el Pingüino Adelia para compensar la declinación de krill, los resultados no fueron contundentes. Un mayor consumo de peces se registró en la temporada 2008 respecto al año previo y al posterior, pero no se registró un mayor consumo de este ítem en el período en que las evidencias sugirieron una menor disponibilidad de alimento local, 2009-2010. Por su parte, en el Pingüino Papúa no se observó una variabilidad interanual en la cantidad de peces consumidos ni un mayor porcentaje en masa durante la temporada 2010, aunque se registró un incremento durante la temporada 2011. Es decir, la variación en la disponibilidad de alimento no evidenció una relación previsible con la composición de la dieta.

Por otra parte, ante una declinación en la disponibilidad de alimento o un incremento de las demandas energéticas algunas especies pueden modificar las horas invertidas en el forrajeo más que la composición de su dieta (ver Schiavini y Raya Rey 2004). Algo similar pudo haber ocurrido en Punta Stranger. Si bien las medias individuales de la duración de los viajes de alimentación no evidenciaron diferencias significativas entre años, en ambas especies existió un incremento en la tiempo de forrajeo desde la temporada 2008 a la 2010, el cual fue consistente con la aparente declinación de presas registrada en las mismas temporadas.

Durante la temporada 2010, en el Pingüino Adelia se registró una declinación en los pesos de los contenidos estomacales (CI y G) y un incremento en la duración de los viajes de alimentación (CI). En concordancia, la menor tasa de aprovisionamiento de los pichones durante cuidados intensivos pudo depender tanto de una declinación de la cantidad de alimento llevada a los pichones como de la reducción en la frecuencia de alimentación. Aunque se registró una elevada mortalidad de los pichones, los parámetros de crecimiento de los mismos se mantuvieron constantes y el éxito reproductivo elevado (ver discusión Capítulo 3), seguramente a expensas de una alteración del consumo propio del adulto. Si bien se evidenciaron relaciones significativas entre diferentes medidas de éxito reproductivo y los principales indicadores de disponibilidad de alimento (i.e. peso de los contenidos estomacales y duración de los viajes de alimentación), los cambios en la dinámica de la presa parecen haber afectado otros aspectos de la dinámica del predador, además de los puramente reproductivos. Durante el año 2010, se evidenció la menor tasa de supervivencia y retorno de los individuos adultos reproductores (Capítulo 4). La aparente reducción gradual en la abundancia, distribución y/o accesibilidad de presas que tuvo que enfrentar el Pingüino Adelia durante el período precedente (del 2009 al

2010) podría haber afectado la dinámica poblacional a través de una declinación en la supervivencia y/o un incremento de individuos no reproductores producto de un estrés adicional. Esta última opción suele ser una respuesta común entre las especies longevas ante pobres condiciones de alimentación al comienzo de la estación reproductiva (Jenouvrier et al. 2005).

En cambio, en el Pingüino Papúa no se redujo el peso promedio de los contenidos estomacales durante la etapa de cuidados intensivos y sólo se evidenció un incremento en la duración de los viajes de forrajeo de las hembras, pero no de los machos. En esta especie, la menor tasa de aprovisionamiento registrada durante el año 2010 pudo depender principalmente del esfuerzo de forrajeo de las hembras. De todas maneras, durante dicha temporada no se registró una elevada mortalidad de los pichones, los parámetros de crecimiento permanecieron constantes y el éxito reproductivo elevado (ver Capítulo 3). Incluso, y a pesar de la declinación en el peso de los contenidos estomacales durante guardería (etapa importante en la determinación del peso del pichón emancipado – ver Capítulo 3), ninguna medida de éxito reproductivo evaluada aquí mostró una relación significativa con los principales indicadores de disponibilidad de presas. Esto podría sugerir que la disponibilidad del recurso alimenticio durante el verano no sería la causa fundamental de la tendencia poblacional observada en esta especie en el área de estudio. Sin embargo, estos resultados también destacan la importancia de conocer el sexo de los individuos de los cuales se obtienen los contenidos estomacales, es decir, de registrar diferencias entre sexos en la composición de la dieta.

En resumen, en Punta Stranger las dos especies de pingüinos Pygoscelídeos evidenciaron una segregación del nicho trófico y un cierto grado de flexibilidad en el comportamiento de alimentación. Por un lado, si bien ambas especies dependieron del krill antártico se alimentaron de individuos de diferente tamaño. Además, presentaron estrategias de forrajeo diferente en cuanto al tipo de buceo y a las profundidades máximas mayormente empleadas. Por el otro, ambas especies evidenciaron cierta capacidad de respuesta frente a cambios locales aparentes en la disponibilidad de su principal presa, el krill antártico. El Pingüino Adelia modificó su comportamiento de forrajeo fundamentalmente a partir de cambios en la duración de los viajes de alimentación y, en menor medida, por cambios en los patrones de buceo. De todas maneras, y aunque no se reflejó por completo en el éxito reproductivo, se registró una declinación de los pesos de los contenidos estomacales durante CI, etapa en la cual se estudió el comportamiento de alimentación. El Pingüino Papúa también modificó la duración de los viajes de alimentación y los patrones de buceo observados en ambos sexos. A diferencia de su congénere, en el Pingüino Papúa no se registró una variación interanual en el peso de los contenidos estomacales obtenidos durante CI, es decir, la plasticidad registrada en su ecología trófica posiblemente amortiguó por completo la variabilidad espacio-temporal del recurso alimenticio local.

CAPÍTULO 6

Integración



PINGÜINO ADELIA – *Pygoscelis adeliae*

En Punta Stranger, durante las 5 temporadas de estudio, el Pingüino Adelia no evidenció una capacidad de modificar su cronología reproductiva según las condiciones locales presentes en la colonia (i.e. presencia y persistencia de nieve). Además, exhibió una elevada afinidad por el sitio de nidificación. Al igual que lo reportado por Ainley (2002), existieron evidencias que sugirieron que la reproducción implicó un costo energético elevado para las hembras de Pingüino Adelia. Las tasas de supervivencia y retorno fluctuaron temporalmente más en las hembras que en los machos y, durante el año 2010, una proporción significativamente menor de hembras retornaron y reprodujeron. Asimismo, se evidenció una relación significativa entre la supervivencia de las hembras y el índice de éxito reproductivo de la temporada precedente. Distintas medidas de éxito reproductivo (índice de éxito reproductivo y éxito reproductivo – Método B) fluctuaron en concordancia con las condiciones climáticas presentes en la colonia al comienzo de la estación reproductiva, tanto al considerar la colonia entera como por zona de nidificación (Pre y Postcatedral). Independientemente del éxito, los parámetros de crecimiento de los pichones durante la etapa de cuidados intensivos permanecieron constantes y destacaron la importancia de este período en el desarrollo de los pichones hasta la emancipación. El peso de los pichones al emplume fue inferior durante la temporada 2010 en comparación con las restantes, sin embargo, esto pudo haber sido producto de un error metodológico. Por otro lado, a partir del análisis de la composición de la dieta y la estrategia de alimentación, se evidenció una menor capacidad de variar los ítem presa y/o modificar su comportamiento de forrajeo frente a cambios locales en la disponibilidad de alimento.

A largo plazo, se evidenció una marcada declinación de la población reproductiva y una disminución significativa en la cantidad de pichones que lograron la emancipación. La tendencia de la población mostró una clara asociación con la extensión del hielo marino en el Mar de Weddell, el cual sería el hábitat de invierno de la especie.

Entonces, el Pingüino Adelia debe enfrentarse a una reducción tanto en su hábitat invernal (capa de hielo marino) como en su principal ítem presa (krill antártico), en relación directa o indirecta con la reducción del hielo marino de invierno producto del calentamiento atmosférico y de la superficie del mar experimentado en la región OPA. Asimismo, el incremento en la acumulación de nieve durante el período reproductivo, consecuencia del aumento de las precipitaciones producto del cambio ambiental, reduce la disponibilidad de sitios aptos para la nidificación y/o afecta negativamente el éxito reproductivo debido a la deserción e inundación de nidos o a la muerte de los pichones por hipotermia. Frente a este escenario, la especie presentó una dieta poco generalista y una menor plasticidad tanto en su comportamiento

de alimentación, como en su fenología reproductiva y en la elección de los sitios de nidificación.

La variabilidad tanto en el medio marino como en el terrestre afectaría la dinámica poblacional marcadamente, dada la poca capacidad de la especie de amortiguar las fluctuaciones ambientales modificando algunos aspectos de su ecología. Si bien se registró cierta variabilidad en el comportamiento de alimentación que seguramente le permitió enfrentar, al menos en parte, la variabilidad en la disponibilidad de presas, la declinación local del recurso alimenticio parecería afectar a la especie también en otros aspectos. La reducción en las condiciones de alimentación registrada en el período 2009-2010, junto con el esfuerzo reproductivo del año precedente, podría afectar la dinámica población reduciendo la supervivencia y el retorno de los adultos reproductores, principalmente de las hembras.

En cuanto a la fenología reproductiva, su limitada flexibilidad se relaciona con aspectos comportamentales y fisiológicos, tal como fuera sugerido por Hinke et al. (2012). El Pingüino Adelia llega al área de nidificación desde un lugar lejano donde pasó el período invernal. Una vez allí, debe enfrentar un período de ayuno pero extender dicho ayuno podría resultar tan desfavorable como las condiciones que intenta evitar, es decir, la presencia de un período de ayuno sería una limitante energética. Así, frente a la variabilidad en el medio terrestre (i.e. aumento de las precipitaciones nivales) la falta de plasticidad en el comienzo de la reproducción, o incluso en la elección del sitio de nidificación, no le permitió evitar los efectos negativos de la nieve sobre el éxito reproductivo.

Todos estos factores negativos (i.e. reducción del hielo marino, declinación de la biomasa de krill antártico, incremento en la acumulación de nieve, carencia de plasticidad ecológica) generarían en conjunto un efecto fuertemente negativo, evidenciado en una marcada declinación de la población reproductiva. Es decir, la tendencia de la población parecería estar determinada por factores que operan tanto durante el período invernal como durante el período reproductivo.

En resumen, la reducción del hábitat crítico, la disminución en la abundancia de krill, la baja performance reproductiva registrada en ciertas temporadas, lo cual afectaría el reclutamiento de nuevos reproductores, además de una elevada tasa de predación del Escúa Pardo, sumado al relativamente pequeño tamaño de los grupos reproductivos que conforman la colonia, determinarían la reducción en el número de parejas reproductivas de *P. adeliae* en Punta Stranger a largo plazo.

PINGÜINO PAPÚA – *Pygoscelis papua*

Durante el período de estudio, el Pingüino Papúa reproduciendo en Punta Stranger evidenció tanto una variabilidad interanual como un asincronismo estacional en la fenología reproductiva, además de una menor fidelidad por el sitio de nidificación. Todo esto en relación con las condiciones climáticas locales presentes en la colonia al comienzo de la estación reproductiva (i.e. temperatura promedio del mes de octubre, acumulación de nieve). La menor tasa de supervivencia y retorno se registró en ambos sexos durante la temporada 2009, año en el que se observó una elevada presencia y persistencia de nieve y pie de hielo en el terreno. Las aves que nidificaron en Precatedral durante el año 2009 evidenciaron un menor éxito reproductivo respecto al resto de las temporadas y en comparación con aquellas aves que reprodujeron en Postcatedral durante la misma temporada. Sin embargo, al considerar la colonia entera, el éxito reproductivo se mantuvo relativamente constante y elevado. Los pesos de los pichones durante la etapa de cuidados intensivos se mantuvieron constantes y sólo se evidenciaron diferencias en la tasa de crecimiento durante el año 2011. No obstante, el peso de los pichones emancipados no difirió interanualmente. Por otro lado, si bien la composición de la dieta permaneció constante, las estrategias de forrajeo fluctuaron entre años y entre sexos.

A largo plazo, se evidenció un incremento significativo en el número de parejas reproductivas registrado en los últimos 17 años. Si bien no se observó un aumento significativo en la cantidad de pichones que llegaron a la emancipación durante cada temporada, siempre se registró una mayor cantidad respecto a aquellos reportados durante el año 1996 (excepto en el año 2009). La tendencia poblacional evidenció una marcada relación negativa con la extensión del hielo marino registrado en la región oeste de la Península Antártica.

El Pingüino Papúa es una especie que no depende del hielo marino durante el invierno, inclusive se ve favorecido frente a la reducción del hielo marino dado que se ve incrementado su hábitat de alimentación disponible. Si bien también debe enfrentarse a la declinación de la disponibilidad de su presa primordial (el krill antártico) y/o a la reducción de los sitios disponibles para nidificación, presentó una cierta variabilidad en el comportamiento de alimentación que seguramente le permitió amortiguar los cambios locales registrados en la abundancia y/o distribución del krill, y una elevada flexibilidad en su fenología reproductiva y en la elección del sitio de nidificación que le ayudaron a minimizar los efectos negativos de la acumulación de nieve en el terreno durante la reproducción. Los valores constantes y elevados de éxito reproductivo y, con ello, el reclutamiento de nuevos reproductores a la población ayudarían a explicar las tendencias observadas. Si bien existen efectos que influyen negativamente, cuya magnitud podrá variar tanto temporal como espacialmente, es una especie que presentó una capacidad de respuesta positiva frente a un ambiente altamente cambiante

como el presente hoy en la región oeste de la Península Antártica. Esta plasticidad ecológica le permitiría amortiguar la variabilidad registrada tanto en el medio marino como terrestre, logrando que el resultado de todas las posibles interacciones sea positivo o, al menos, no negativo y debido a ello las poblaciones incrementarían el número de parejas reproductivas o bien se mantendrían estables.

El Pingüino Papúa, a diferencia de su congénere el Adelia, presenta características tales como el comportamiento no migratorio y la ausencia de un período de ayuno previo a la puesta de huevos que probablemente incrementen la flexibilidad en la fenología de la especie bajo condiciones menos predecibles (Forcada y Trathan 2009). Es decir, que sea no migratorio le permitiría tener un amplio panorama de las condiciones locales en la zona de nidificación previo al comienzo del período reproductivo. Que no ayune, le permitiría superar una limitación energética, dado que con el ayuno se consumen reservas de energía destinadas a la reproducción y extender este período podría resultar desventajoso.

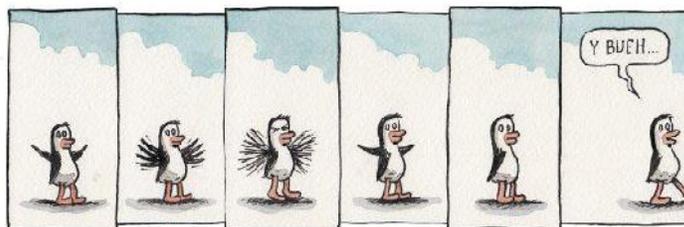
En un ambiente donde las condiciones óptimas para reproducir son acotadas en tiempo (e.g. Murphy et al. 2007a), es natural interpretar de manera negativa un retraso en la cronología reproductiva. En general, los cambios en la fenología reproductiva pueden traer aparejados desencuentros entre el predador y la presa (por ejemplo, Durant et al. 2007, Boersma 2008). En el presente estudio las evidencias apoyarían la idea de que la reproducción tardía no necesariamente tendría un efecto negativo sobre la nidada, sino que, por el contrario, podría resultar ventajoso frente a una elevada acumulación de nieve. Por otra parte, en las Islas Shetland del Sur existen varias colonias reproductivas de Pingüino Barbijo que suelen reproducir incluso un mes más tarde que el Pingüino Adelia (Trivelpiece et al. 1987) y cuya principal fuente de alimento también es el krill antártico (Volkman et al. 1980). Con este ejemplo se puede interpretar que la disponibilidad de presas, en caso de retrasar el ciclo reproductivo, no parece ser un factor limitante (Hinke et al. 2012). Independientemente del alimento, con una reproducción tardía, podría ocurrir que los pichones no lleguen a completar el ciclo de crecimiento y la muda antes de la llegada de las condiciones climáticas adversas típicas del Continente Antártico. Sin embargo, en Punta Stranger la variabilidad en la cronología disminuyó con cada etapa reproductiva y los pichones completaron la muda a tiempo y sin diferencias en el peso de emancipación, en relación con aquellos años en los cuales la reproducción no se retrasó.

En resumen, en el Pingüino Papúa la variabilidad en el comportamiento de alimentación ayuda a compensar los efectos del cambio climático sobre su principal presa, el krill antártico (Miller et al. 2009). De manera similar, la flexibilidad en su fenología reproductiva y la menor fidelidad al sitio de nidificación, serían características claves que contribuirían a sostener el

éxito reproductivo, amortiguando los cambios observados en las condiciones locales, producto de la mayor acumulación de nieve registrada en los últimos años. Estas características, actuando separadas o en conjunto, permitirían afrontar la gran variabilidad ambiental, tanto en el medio marino como terrestre, producto del cambio climático, influyendo sobre las tendencias poblacionales registradas para la especie en la región oeste de la Península Antártica e islas asociadas.

Como se comentó previamente, frente a un ambiente tan impredecible, como el registrado actualmente en el sector oeste de la Península Antártica, solo aquellas especies plásticas en uno o varios aspectos de su biología serán capaces de enfrentarse a tal variabilidad.

Concluyendo, la importancia del presente trabajo no sólo se centró en los nuevos aportes obtenidos para el área de estudio (i.e. el asincronismo reproductivo y la movilización de los sitios de nidificación del Pingüino Papúa o los patrones de forrajeo de ambas especies) sino también en el planteo de nuevas preguntas, las cuales generaron o generarán nuevos caminos de investigación. A partir de los resultados aquí obtenidos, se identificó la necesidad de: 1) desarrollar un estudio metapoblacional; 2) conocer la estructura de edad de la población; 3) determinar las áreas de forrajeo de ambas especies durante el período de crianza de pichones; 4) ampliar el conocimiento de la ecología de ambas especies durante el período no reproductivo; 5) evaluar el verdadero aporte de los peces en la dieta de los adultos reproductores y 6) determinar cuán representativa de la dieta del pichón es la dieta del adulto reproductor. Los puntos 4 a 6 forman parte del plan de investigación postdoctoral titulado “Variación estacional, interanual, geográfica e inter-específica en la composición de la dieta de los pingüinos Adelia y Papúa en Punta Stranger, Antártida”, en el cual se aplicará la metodología de isótopos estables.



Bibliografía

- AINLEY D.G., LERESCHE R.E., SLADEN W.J.L. 1983. Breeding ecology of the Adélie penguin. University of California Press, Berkeley.
- AINLEY D., BOEKELHEIDE R.J. 1990. Seabirds of the Farallon islands: ecology, structure and dynamics of an upwelling-system community. Stanford, CA: Stanford University Press, 349-380.
- AINLEY D.G., NUR N., WOEHLER R.J. 1995. Factors affecting the distribution and size of Pygoscelid penguin colonies in the Antarctic. *The Auk* 112(1): 171-182.
- AINLEY D.G. 2002. The Adélie penguin: bellwether of climate change. Columbia University Press, Columbia, NY.
- AINLEY D.G., RIBIC C.A., BALLARD G., HEATH S., GAFFNEY I., KARL B.J., BARTON K.J., WILSON P.R., WEBB S. 2004. Geographic structure of Adélie Penguin populations: Overlap in colony-specific foraging areas. *Ecological Monographs* 74: 159-178.
- 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., WEIMERSKIRCH H. 2006. Antarctic birds breed later in response to climate change. *Proceedings of the National Academy of Science* 103(16): 6248-6251.
- BOERSMA P.D. 2008. Penguins as marine sentinels. *BioScience* 58: 597-607.
- BOERSMA P.D., REBSTOCK G.A. 2009. Flipper bands do not affect foraging-trip duration of Magallanic Penguins. *Journal of Field Ornithology* 80(4): 408-418.
- BOST C.A., JOUVENTIN P. 1990. Evolutionary ecology of the Gentoo penguin *Pygoscelis papua*. In: Davis L., Darby J. (Eds.). *Penguin biology*. Academic, San Diego, pp. 85-112.
- BOST C.A., JOUVENTIN P. 1991. The breeding performance of the Gentoo penguin *Pygoscelis papua* at the northern edge of its range. *Ibis* 133: 14-25.
- BOTH C., VAN TURNHOUT C.A.M., BIJLSMA R.G., SIEPEL H., VAN STRIEN A.J., FOPPEN R.P.B. 2010. Avian population consequence of climate change are most severe for long-distance migrants in seasonal habitats. *Proceedings of the Royal Society B* 277: 1259-1266.
- CARLINI A.R., CORIA R.N., SANTOS M.M., LIBERTELLI M.M., DONINI G. 2007. Breeding success and population trends in Adélie penguins in areas with low and high levels of human disturbance. *Polar Biology* 30: 917-924.
- CARLINI A.R., CORIA N.R., SANTOS M.M., NEGRETE J., JUÁRES M.A., DANERI G.A. 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.

- CCRVMA, P MEC. 2004. Standard methods for monitoring parameters of predator species. CCAMLR Ecosystem Monitoring Program. Hobart, Australia.
- CLARKE J., KERRY K. 1998. Implanted transponders in penguins: implantation, reliability, and long-term effects. *Journal of Field Ornithology* 69(2): 149-352.
- CLARKE J., KERRY K., IRVINE L., PHILLIPS B. 2002. Chick provisioning and breeding success of Adélie penguins at Bechervaise Island over eight successive seasons. *Polar Biology* 25: 21-30.
- CLARKE J., EMMERSON L.M., TOWNSEND A., KERRY K.R. 2003. Demographic characteristics of the Adélie penguin population on Béchervaise Island after 12 years of study. *CCAMLR Science* 10: 53-74.
- CLARKE J. EMMERSON L.M., OTHAL P. 2006. Environmental conditions and life history constraints determine foraging range in breeding Adélie penguins. *Marine Ecology Progress Series* 310: 247-261.
- CLARKE A., MURPHY E.J., MEREDITH M.P., KING J.C., PECK L.S., BARNES D.K.A., SMITH R.C. 2007. Climate change and the marine ecosystem of the western Antarctic Peninsula. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362: 149-166.
- COBLEY N.D., SHEARS J.R. 1999. Breeding performance of Gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) at a colony exposed to high levels of human disturbance. *Polar Biology* 21: 355-360.
- COOK A.J., FOX A.J., VAUGHAN D.G., FERRIGNO J.G. 2005. Retreating glacier fronts on the Antarctic Peninsula over the past half-century. *Science* 308: 541-544.
- CORIA N.R., FAVERO M., SILVA P., CASAUX R.J. 1995. Breeding birds at Duthoit Point, Nelson Island, South Shetland Islands, Antarctica. *Marine Ornithology* 23: 61-64.
- CRAWFORD R.J.M., COOPER J., DU TOIT M., GREYLING M.D., HANISE B., HOLNESS C.L., KEITH D.G., NEL J.L., PETERSEN S.L., SPENCER K., TSHINGANA D., WOLFAARDT A.C. 2003. Population and breeding of the Gentoo penguin *Pygoscelis papua* at Marion Island, 1994/95– 2002/03. *African Journal of Marine Science* 25: 463-474.
- CRAWFORD R.J.M., WHITTINGTON P.A., UPFOLD L., RYAN P.G., PETERSEN S.L., DYER B.M., COOPER J. 2009. Recent trends in numbers of four species of penguins at the Prince Edward Islands. *African Journal of Marine Science* 31: 419-426.
- CROXALL J.P., DAVIS R.W., O'CONNELL M.J. 1988. Diving patterns in relation to diet of Gentoo and Macaroni penguins at South Georgia. *Condor* 90: 157-167.
- CROXALL J.P. 1992. Southern Ocean environmental changes: effects on seabird, seal and whale populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 338: 319-328.
- CROXALL J.P., ROTHERY P. 1995. Population change in Gentoo penguins *Pygoscelis papua* at Bird Island, South Georgia: potential roles of adult survival, recruitment and deferred

- breeding. In: Dann P., Norman I., Reilly P. (Eds.). *The Penguins: Ecology and management*. Chipping Norton, Australia: Surrey Beatty, pp. 26-38.
- CROXALL J.P., DAVIS L.S. 1999. Penguins: paradoxes and patterns. *Marine Ornithology* 27: 1-12.
- CROXALL J.P., REID K., PRINCE P.A. 1999. Diet, provisioning and productivity responses of marine predators to differences in availability of Antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series* 177: 115-131.
- CROXALL J.P., TRATHAN P.N., MURPHY E.J. 2002. Environmental change and Antarctic seabird populations. *Science* 297: 1510-1514.
- CROXALL J.P. 2006. Monitoring predator-prey interactions using multiple predator species: the South Georgia experience. In: Boyd I.L., Wanless S., Camphuysen C.J. (Eds.). *Top Predators in Marine Ecosystems*. Cambridge University Press, New York, USA, pp. 157-176.
- DUCKLOW H.W., FRASER W., KARL D.M., QUETIN L.B., ROSS R.M., SMITH R.C., STAMMERJOHN S.E., VERNET M., DANIELS R.M. 2006. Water-column processes in the West Antarctic Peninsula and the Ross Sea: Interannual variations and foodweb structure. *Deep Sea Research Part II* 53: 834-852.
- DUCKLOW H.W., BAKER K., MARTINSON D.G., QUETIN L.B., ROSS R.M., SMITH R.C., STAMMERJOHN S.E., VERNET M., FRASER W. 2007. Marine pelagic ecosystems: the West Antarctic Peninsula. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 362: 67-94.
- DUGGER K.M., BALLARD G., AINLEY D.G., BARTON K.J. 2006. Effects of flipper bands of foraging behavior and survival of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *The Auk* 123(3): 858-869.
- DUGGER K.M., AINLEY D.G., LYVER P.O'B., BARTON K., BALLARD G. 2010. Survival differences and the effect of environmental instability on breeding dispersal in an Adélie penguin meta-population. *PNAS* 107: 12375-12380.
- DUNN M.J., SILK J.R.D., TRATHAN P.N. 2011. Post-breeding dispersal of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) nesting at Signy Island, South Orkney Islands. *Polar Biology* 34: 205-214.
- DURANT J.M., HJERMANN D.Ø., OTTERSEN G., STENSETH N.C. 2007. Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Climate Research* 33: 271-283.
- ELLIOTT K.H., WOO K., GASTON A.J., BENVENUTI S., DALL'ANTONIA L., DAVOREN G.K. 2008. Seabird foraging behaviour indicates prey type. *Marine Ecology Progress Series* 354: 289-303.

- EMMERSON L.M., CLARKE J., KERRY K.R., SOUTHWELL C. 2003. Temporal variability and the interrelationships between CEMP parameters collected on Adélie penguins at Béchervaise Island. *CCAMLR Science* 10: 75-90.
- EMMERSON L., SOUTHWELL C. 2011. Adélie penguin survival: age structure, temporal variability and environmental influences. *CCAMLR WG-EMM-11/P4*.
- EMMERSON L., SOUTHWELL C. 2012. Temporal variability in Adélie penguin CEMP parameters and their response to changes in prey availability. *CCAMLR WG-EMM-12/22*.
- EVERSON I. 1977. The southern ocean: the living resources of the southern ocean. Food and Agriculture Organization Report GLO/SO/77/1. Southern Ocean Fisheries survey Programme, Rome Italy.
- FICHAS FAO de identificación de especies para los fines de la pesca del Océano Austral (áreas de pesca 48, 58 y 88, área de la Convención CCAMLR). 1988. FISCHER W., HUREAU J.C. (Eds.). Organización de las Naciones Unidas para la alimentación y la agricultura, Roma.
- FORCADA J., TRATHAN P.N., REID K., MURPHY E.J. 2005. The effects of global climate variability in pup production of Antarctic fur seals. *Ecology* 86: 2408-2417.
- FORCADA J., TRATHAN P.N., REID K., MURPHY E.J., CROXALL J.P. 2006. Contrasting population changes in sympatric penguin species in association with climate warming. *Global Change Biology* 12: 411-423.
- FORCADA J. 2007. El cambio climático y sus repercusiones para la megafauna antártica. In: Duarte C.M. (Ed.). *Impactos del calentamiento global sobre los ecosistemas polares*. Consejo Nacional de Investigaciones Medioambientales, Cambridge, Reino Unido, pp. 85-112.
- FORCADA J., TRATHAN P.N., MURPHY E.J. 2008. Life history buffering in Antarctic mammals and birds against changing patterns of climate and environmental variation. *Global Change Biology* 14: 2473-2488.
- FORCADA J., TRATHAN P.N. 2009. Penguin responses to climate change in the Southern Ocean. *Global Change Biology* 15: 1618-1630.
- FRASER W.R., TRIVELPIECE W.Z., AINLEY D., TRIVELPIECE S.G. 1992. Increases in Antarctic penguin populations: reduced competition with whales or a loss of ice due to environmental warming? *Polar Biology* 11: 525-531.
- FRASER W.R., TRIVELPIECE W.Z. 1996. Factors controlling the distribution of seabirds: winter-summer heterogeneity in the distribution of Adélie penguin populations. *Foundations for ecological research west of the Antarctic Peninsula*. Antarctic Research Series 70: 257-272.
- FRASER W., HOFMANN E. 2003. A predator's perspective on causal links between climate change, physical forcing and ecosystem response. *Marine Ecology Progress Series* 265: 1-15.

- FRAZER T.K., QUETIN L.B., ROSS R.M. 2002. Abundance, sizes and developmental stages of larval krill, *Euphausia superba*, during winter in ice-covered seas west of the Antarctic Peninsula. *Journal of Plankton Research* 24: 1067-1077.
- GALES R.P. 1987. Validation of the stomach flushing technique for obtaining stomach contents of penguins. *Ibis* 129: 225-343.
- GONZÁLEZ-ZEVALLOS D., SANTOS M., ROMBOLÁ E., JUÁRES M., CORIA N. 2013. Abundance and reproductive distribution of marine birds in the northern area of Danco Coast, Antarctic Peninsula. *Polar Research* 32, <http://dx.doi.org/10.3402/polar.v32i0.11133>
- HECHT T. 1987. A guide of the otoliths of Southern Ocean fishes. *South African Journal Antarctic Research* 17: 1-87.
- HINKE J.T., SALWICKA K., TRIVELPIECE S.G., WATTERS G.M., TRIVELPIECE W.Z. 2007. Divergent responses in *Pygoscelis* penguins reveal a common environmental driver. *Oecologia* 153(4): 845-855.
- HINKE J.T., POLITO M.J., REISS C.S., TRIVELPIECE S.G., TRIVELPIECE W.Z. 2012. Flexible reproductive timing can buffer reproductive success of *Pygoscelis* spp. Penguins in the Antarctic Peninsula region. *Marine Ecology Progress Series* 454: 91-104.
- IRVINE L.G., CLARKE J.R., KERRY K.R. 2000. Low breeding success of the Adélie penguin at Béchervaise Island in the 1998/99 season. *CCAMLR Science* 7: 151-167.
- JACKSON S., WILSON R.P. 2002. The potential costs of flipper-bands to penguins. *Functional Ecology* 16: 141-148.
- JANSEN J.K., BOVENG P.L., BENGTSON J.L. 1998. Foraging modes of chinstrap penguins: contrasts between day and night. *Marine Ecology Progress Series* 165: 161-172.
- JENOUVRIER S., WEIMERSKIRCH H., BARBRAUD C., PARK Y-H., CAZELLES B. 2005. Evidence of a shift in the cyclicity of Antarctic seabird dynamics linked to climate. *Proceedings of the Royal Society B* 272: 887-895.
- JENOUVRIER S., BARBRAUD C., WEIMERSKIRCH H. 2006. Sea-ice affects the population dynamics of Adélie penguins in Terre Adélie. *Polar Biology* 29: 413-423.
- JUÁRES M.A., SANTOS M.M., NEGRETE J., LIBERTELLI M.M., GRAY M., MOREIRA M.E., CARLINI A., CORIA N.R. 2009. Tendencias poblacionales de pingüinos Pygoscelidos en tres localidades de las Islas Shetland del Sur, Antártida. In: *Proceedings of the V Simposio Latinoamericano sobre Investigaciones Antárticas y II Simposio Ecuatoriano de Ciencias Polares*. La Libertad, Santa Elena, Ecuador, pp. 28.
- JUÁRES M.A., LIBERTELLI M.M., SANTOS M.M., CORIA N.R., NEGRETE J., DONINI G., MUT COLL S., MATUS F., CARLINI A.R. 2010. Annual variation in survival and return rates in breeding Adélie Penguins at Laurie Island, South Orkney Islands, Antarctica. In: *XXXI SCAR & Open Science Conference*. Buenos Aires, Argentina. Open Science Conference CD-ROM, n° 384, 1p.

- JUÁRES M.A., SANTOS M.M., LIBERTELLI M., MENNUCCI J.A., MOREIRA M.E., BLANCO G., MATUS F., GRAY M., CORIA N.R. 2011. Análisis de la dieta de dos especies simpátricas de Pingüinos Pygoscelídeos durante tres temporadas consecutivas en Punta Stranger, Isla 25 de Mayo (Shetland del Sur). In: Proceedings of the XIV Reunión Argentina de Ornitología. Ciudad de Formosa, Formosa, Argentina, pp. 90.
- KARNOVSKY N.J. 1997. The fish component of *Pygoscelis* penguin diets. Tesis doctoral. Universidad Estatal de Montana-Bozeman, Montana, USA.
- KATO A., ROPERT-COUDERT Y., NAITO Y. 2002. Changes in Adélie penguin breeding populations in Lützow-Holm Bay, Antarctica, in relation to sea-ice conditions. *Polar Biology* 25: 934-938.
- KERRY K., CLARKE J., ELSE G. 1993. The use of an automated weighing and recording system for the study of the biology of Adélie Penguins (*Pygoscelis adeliae*). Proceedings of the NIPR Symposium on Polar Biology 6: 62-75.
- KING J.C. 1994. Recent climate variability in the vicinity of the Antarctic Peninsula. *International Journal of Climatology* 14: 357-369.
- KIRKWOOD J. 1982. A guide to the Euphasiacea of the South Ocean. Anare research notes 1.
- KOKUBUM N., TAKAHASHI A., MORI Y., WATANABE S., SHIN H-C. 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.
- LESCROËL A., BOST C.A. 2005. Foraging under constrasting oceanographic conditions: the gentoo penguin at Kerguelen Archipelago. *Marine Ecology Progress Series* 302: 245-261.
- LESCROËL A., BOST C.A. 2006. Recent decrease in Gentoo penguin populations at Iles Kerguelen. *Antarct Sci* 18(2): 171-174.
- LESCROËL A., BAJZAK C., BOST C.A. 2009a. Breeding ecology of the Gentoo penguin *Pygoscelis papua* at Kerguelen Archipelago. *Polar Biology* 32: 1495-1505.
- LESCROËL A., DUGGER K.M., BALLARD G., AINLEY D.G. 2009b. Effects of individual quality, reproductive success and environmental variability on survival of a long-lived seabird. *Journal of Animal Ecology* 78: 798-806.
- LESCROËL A., BALLARD G., TONIOLO V., BARTON K.J., WILSON P.R., LYVER P.O'B., AINLEY D.G. 2010. Working less to gain more: when breeding quality relates to foraging efficiency. *Ecology* 91(7): 2044-2055.
- LOEB V., SIEGEL V., HOLM-HANSEN O., HEWITT R., FRASER W., TRIVELPIECE W., TRIVELPIECE S. 1997. Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature* 387: 897-900.
- LOEB V.J., HOFMANN E.E., KLINCK J.M., HOLM-HANSEN O., WHITE W.B. 2009. ENSO and variability of the Antarctic Peninsula pelagic marine ecosystem. *Antarctic Science* 21(2): 135-148.

- LEWIS S., NUSSEY D.H., WOOD A.G., CROXALL J.P., PHILLIPS R.A. 2012. Intrinsic determinants of a population trend in timing of breeding in the wandering albatross. *Oikos* 000: 001-011.
- LUMPE P., WEIDINGER K. 2000. Distribution, numbers and breeding of birds at the northern ice-free areas of Nelson Island, South Shetland Islands, Antarctica, 1990–1992. *Marine Ornithology* 28: 41-46.
- LYNCH H.J., NAVEEN R., FAGAN W.F. 2008. Censuses of penguin, blue-eyed shag *Phalacrocorax atriceps* and southern giant petrel *Macronectes giganteus* populations on the Antarctic Peninsula, 2001–2007. *Marine Ornithology* 36: 83-97.
- LYNCH H.J., FAGAN W.F., NAVEEN R., TRIVELPIECE S.G., TRICELPIECE W.Z. 2009. Timing of clutch initiation in *Pygoscelis* penguins on the Antarctic Peninsula: towards an improved understanding of off-peak census correction factors. *CCAMLR Science* 16: 149-165.
- LYNCH H.J., FAGAN W.F., NAVEEN R. 2010. Population trends and reproductive success at a frequently visited penguin colony on the western Antarctic Peninsula. *Polar Biology* 33: 493-503.
- LYNNES, A.S., REID K., CROXALL J.P., TRATHAN P.N. 2002. Conflict or co-existence? Foraging distribution and competition for prey between Adélie and Chinstrap penguins. *Marine Biology* 141: 1165-1174.
- LYNNES A.S., REID K., CROXALL J.P. 2004. Diet and reproductive success of Adélie and Chinstrap penguins: linking response of predators to prey population dynamics. *Polar Biology* 27: 544-554.
- MCCLINTOCK J., DUCKLOW H., FRASER W. 2008. Ecological responses to climate change on the Antarctic Peninsula. *American Scientist* 96: 302-310.
- MCCLINTOCK J.B., SILVA-RODRIGUEZ P., FRASER W.R. 2010. Southerly breeding in Gentoo penguins for the eastern Antarctic Peninsula: further evidence for unprecedented climate-change. *Antarctic Science* 22(3): 285-286.
- MEREDITH M.P., KING J.C. 2005. Rapid climate change in the ocean west of the Antarctic Peninsula during the second half of the 20th century. *Geophysical Research Letters* 32: L19604, doi:10.1029/2005GL024042.
- MILLER A.K., TRIVELPIECE W.Z. 2007. Cycles of *Euphausia superba* recruitment evident in the diet of Pygoscelid penguins and net trawls in the South Shetland Islands, Antarctica. *Polar Biology* 30: 1615-1623.
- MILLER A.K., TRIVELPIECE W.Z. 2008. Chinstrap penguins alter foraging and diving behavior in response to the size of their principle prey, Antarctic krill. *Marine Biology* 154: 201-208.
- MILLER A.K., KARNOVSKY N.J., TRIVELPIECE W.Z. 2009. Flexible foraging strategies of Gentoo penguins *Pygoscelis papua* over 5 years in the South Shetland Island, Antarctica. *Marine Biology* 156: 2527-2537.

- MILLER A.K., KAPPES M.A., TRIVELPIECE S.G., TRIVELPIECE W.Z. 2010. Foraging-niche separation of breeding Gentoo and Chinstrap penguins, South Shetland Island, Antarctica. *The Condor* 112(4): 683-695.
- MOCZYDLOWSKI E. 1989. Protection of eggs and chicks against flooding as a part of nesting strategy of pygoscelid penguins at King George Island, South Shetlands. *Polish Polar Research* 10(2): 163-181.
- MOLINE M.A., CLAUSTRE H., FRAZER T.K., SCHOFIELD O., VERNET M. 2004. Alteration of the food web along the Antarctic Peninsula in response to a regional warming trend. *Global Change Biology* 10: 1973-1980.
- MOLINE M.A., KARNOVSKY N.J., BROWN Z., DIVOKY G.J., FRAZER T.K., JACOBY C.A., TORRES J.J., FRASER W.R. 2008. High latitude changes in ice dynamics and their impact on polar marine ecosystems. *Year in Ecology and Conservation Biology* 2008 1134: 267-319.
- MONTES HUGO M., DONEY S.C., DUCKLOW H.W., FRASER W., MARTINSON D., STAMMERJOHN S.E., SCHOFIELD O. 2009. Recent changes in phytoplankton communities associated with rapid regional climate change along the Western Antarctic Peninsula. *Science* 323: 1470-1473.
- MURPHY E.J., CLARKE A., SYMON C., PRIDDLE J. 1995. Temporal variation in Antarctic sea-ice: analysis of a long term fast-ice record from the South Orkney Islands. *Deep Sea Research* 42: 1045-1062.
- MURPHY E.J., WATKINS J.L., TRATHAN P.N., REID K., MEREDITH M.P., THORPE S.E., JOHNSTON N.M., CLARKE A., TARLING G.A., COLLINS M.A., FORCADA J., SHREEVE R.S., ATKINSON A., KORB R., WHITEHOUSE M.J., WARD P., RODHOUSE P.G., ENDERLEIN P., HIRST A.G., MARTIN A.R., HILL S.L., STANILAND I.J., POND D.W., BRIGGS D.R., CUNNINGHAM N.J., FLEMING A.H. 2007a. Spatial and temporal operation of the Scotia Sea ecosystem: a review of large-scale links in a krill centre food web. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 362: 113-148.
- MURPHY E.J., TRATHAN P.N., WATKINS J.L., REID K., MEREDITH M.P., FORCADA J., THORPE S.E., JOHNSTON N.M., ROTHERY P. 2007b. Climatically driven fluctuations in Southern Ocean ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 3057-3067.
- NICOL S., PAULY T., BINDOFF N.L., WRIGHT S., THIELE D., HOSIE G.W., STRUTTON P.G., WOEHLE E. 2000. Ocean circulation off east Antarctica affects ecosystem structure and sea-ice extent. *Nature* 406: 504-507.
- PETERSEN S.L., BRANCH G.M., AINLEY D.G., BOERSMA P.D., COOPER J., WOEHLE E.J. 2005. Is flipper banding of penguins a problem? *Marine Ornithology* 33: 75-79.
- Plan de gestión revisado de la Zona Antártica Especialmente Protegida N° 150 Isla Ardley, Bahía Maxwell, Isla Rey Jorge (Isla 25 de Mayo). Medida 9. 2009. Anexo. http://www.ats.aq/documents/recatt/Att427_s.pdf

- POLITO M.J., TRIVELPIECE W.Z. 2008. Transition to independence and evidence of extended parental care in the Gentoo penguin (*Pygoscelis papua*). *Marine Biology* 154: 231-240.
- POLITO M.J., MILLER A.K., TRIVELPIECE S.G., TRIVELPIECE W.Z. 2009. Maturation increases early reproductive investment in Adélie Penguins *Pygoscelis adeliae*. *Ibis* 152: 38-47.
- POLITO M.J., LYNCH H.J., NAVEEN R., EMSLIE S.D. 2011. 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.
- PÜTZ K., INGHAM R.J., SMITH J.G., CROXALL J.P. 2001. Population trends, breeding success, and diet composition of Gentoo *Pygoscelis papua*, Magellanic *Spheniscus magellanicus* and Rockhopper *Eudyptes chrysocome* penguins in the Falkland Islands. *Polar Biology* 24: 793-807.
- QUETIN L.B., ROSS R.M., FRAZER T.K., HABERMAN K.L. 1996. Factors affecting distribution and abundance of zooplankton, with an emphasis on Antarctic krill, *Euphausia superba*. *Antarctic Research Series* 70: 357-371.
- QUETIN L.B., ROSS R.M., FRITSEN C.H., VERNET M. 2007. Ecological responses of Antarctic krill to environmental variability: can we predict the future? *Antarctic Science* 19: 253-266.
- REISS C.S., COSSIO A.M., LOEB V., DEMER D.A. 2008. Variations in the biomass of Antarctic krill (*Euphausia superba*) around the South Shetland Islands, 1996–2006. *ICES Journal of Marine Science* 65: 497-508.
- RHODES O.E., ODUM E.P. 1996. Spatio temporal approaches in ecology and genetics: the road less traveled. In: Population dynamics in ecological space and time. In: Rhodes O.E., Chesser R.K., Smith M.H. (Eds.). Chicago, IL: University of Chicago Press, pp. 1-8.
- RICKLEFS R. 1968. Patterns of growth in birds. *Ibis* 110: 419-451.
- ROMBOLÁ E., MARSCHOFF E., CORIA N. 2003. Comparative study of the effects of the late Pack-ice break-off on Chinstrap and Adélie penguins' diet and reproductive success at Laurie Island, South Orkney Islands, Antarctica. *Polar Biology* 26: 41-48.
- ROMBOLÁ E. 2009. Biología reproductiva y ecología trófica del Pingüino Barbijo (*Pygoscelis antártica*) en áreas insulares del Arco de Scotia. Tesis doctoral. Universidad de Buenos Aires, Argentina.
- ROSS R.M., QUETIN L.B. 1991. Ecological physiology of larval euphausiids, *Euphausia superba* (Euphausiacea). *Memoirs of the Queensland Museum* 31: 321-333.
- ROPERT-COUDERT Y., KATO A., BOST C.A., RODARY D., SATO K., MAHO Y.L., NAITO Y. 2002. Do Adélie penguins modify their foraging behaviour in pursuit of different prey? *Marine Biology* 140: 647-652.
- SALIHOGU B., FRASER W.R., HOFMANN E.E. 2001. Factors affecting fledging weight of Adélie penguin (*Pygoscelis adeliae*) chicks: a modeling study. *Polar Biology* 24: 328-337.

- SANDER M., BALBAO T.C., COSTA E.S., DOS SANTOS C.R., PETRA M.V. 2007a. Decline of the breeding population of *Pygoscelis antarctica* and *Pygoscelis adeliae* on Penguin Island, South Shetlands, Antarctica. *Polar Biology* 30: 651-654.
- SANTOS M.M., JUÁRES M.A., GOULD I.T., NEGRETE J., MONTALTI D., CORIA N.R. 2007. Predación del Skua Pardo (*Catharacta antarctica lonnbergi*) sobre un grupo reproductivo de Pingüinos Adelia (*Pygoscelis adeliae*). In: Proceedings of the VI° Simposio Argentino y III° Latinoamericano sobre Investigaciones Antárticas. Buenos Aires, Argentina. Resumen CD-ROM, comunicación n° CVCO 314, 1p.
- SANTOS M.M., JUÁRES M.A., MOREIRA M.E., CORIA N.R., CARLINI A.R. 2008. Éxito reproductivo en el pingüino Adelia: es la predación del skua pardo un factor importante? In: Proceedings of the XII Reunión Argentina de Ornitología. Neuquén, Argentina, pp. 169.
- SANTOS M.M., CORIA N.R., CARLINI A.R., JUÁRES M.A., LIBERTELLI M.M, NEGRETE J., MENNUCCI J.A. 2010. Analysis of the breeding biology of Adelie Penguin at two Antarctic localities. In: Proceedings of the XXXI SCAR & Open Science Conference. Open Science Conference CD-ROM, n° 684, 1p.
- SANTOS M.M., JUÁRES M.A., ROMBOLÁ E.F., GARCÍA M.L., CORIA N.R., DONCASTER C.P. 2012. Over-representation of bird prey in pellets of South Polar Skuas. *Journal of Ornithology* 153(3): 979-983.
- SARAUX C., LE BOHEC C., DURANT J.M., VIBLANC V.A., GAUTHIER-CLERC M., BEAUNE D., PARK Y-H., YOCCOZ N.G., STENSETH N.C., LE MAHO Y. 2011. Reliability of flipper-banded penguins as indicators of climate change. *Nature* 469: 203-206.
- SCHIAVINI A., RAYA REY A. 2004. Long days, long trips: foraging ecology of female Rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* at Tierra del Fuego. *Marine Ecology Progress Series* 275: 251-262.
- SCHREIBER E.A., BURGER J. 2001. *Biology of marine birds*. CRC Press, Boca Raton, United Stated.
- SIEGEL V., BERGSTRÖM B., MÜHLENHARDT-SIEGEL U., THOMASSON M. 2002. Demography of krill in the Elephant Island area during summer 2001 and its significance for stock recruitment. *Antarctic Science* 14(2): 162-170.
- SILVA M.P., FAVERO M., CASAUX R., BARONI A. 1998. The status of breeding birds at Harmony Point, Nelson Island, Antarctica in summer 1995/96. *Marine Ornithology* 26: 75-78.
- SKVARCA P., RACK W., ROTT H., DONANGELO T.L. 1999. Climatic trends and the retreat and disintegration of ice shelves on the Antarctic Peninsula: an overview. *Polar Research* 18: 151-157.
- SLADEN W.J.L. 1958. The Pygoscelid Penguins. I. Methods of Study. II. The Adélie Penguin *Pygoscelis Adeliae* (Hombron y Jacquinot). Falkland Islands Dependencies Survey, Sci. Repts., n° 17.

- SMITH R.C., STAMMERJOHN S.E., BAKER K.S. 1996. Surface air temperature variations in the western Antarctic Peninsula Region. In: Ross R.M., Hofmann E.E., Quetin L.B. (Eds.). Foundations for ecological research west of Antarctic Peninsula. Antarctic Research Series 70: 105-121.
- SMITH R.C., 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(5): 393-404.
- SMITH R.C., STAMMERJOHN S.E. 2001. Variations of surface air temperature and sea-ice extent in the western Antarctic Peninsula region. *Annals of Glaciology* 33: 492-500.
- SMITH R.C., FRASER W.R., STAMMERJOHN S.E. 2003a. Climate variability and ecological response of the marine ecosystem in the western Antarctic Peninsula region. In: Greenland D., Goodin D., Smith R.C. (Ed.s). Climate variability and ecosystem response at Long-Term Ecological Research (LTER) Sites. Oxford University Press.
- SMITH R.C., FRASER W.R. STAMMERJOHN S.E., VERNET M. 2003b. Palmer long-term ecological research on the Antarctic marine ecosystem. Antarctic Peninsula Climate Variability, Antarctic Research Series 79: 1-14.
- SPURR E.B. 1973. Breeding of the Adélie Penguin *Pygoscelis adeliae* at Cape Bird. *Ibis* 117: 324-338.
- STAMMERJOHN S.E., MARTINSON D.G., SMITH R.C., YUAN X., RIND D. 2008a. Trends in Antarctic annual sea ice retreat and advance and their relation to El Niño–Southern Oscillation and Southern Annular Mode variability. *Journal of Geophysical Research* 113: C03S90, 1-20.
- STAMMERJOHN S.E., MARTINSON D.G., SMITH R.C., IANNUZZI R.A. 2008b. Sea ice in the western Antarctic Peninsula region: Spatio-temporal variability from ecological and climate change perspective. *Deep-Sea Research II* 55: 2041-2058.
- STAMMERJOHN S.E., DRINKWATER M.R., SMITH R.C., LIU X. 2008c. Ice-atmosphere interactions during sea-ice advance and retreat in the western Antarctic Peninsula region. *Journal of Geophysical Research* 108: NO. C10: 3329.
- TANTON J.L., REID K., CROXALL J.P., TRATHAN P.N. 2004. Winter distribution and behaviour of Gentoo penguins *Pygoscelis papua* at South Georgia. *Polar Biology* 27: 299-303.
- TAKAHASHI A., KOKUBUN N., MORI Y., SHIN H.C. 2008. Krill-feeding behavior of Gentoo penguins as shown by animal-borne camera loggers. *Polar Biology* 31: 1291-1294.
- TENAZA R. 1971. Behavior and nesting success relative to nest location in Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*). *The Condor* 73: 81-92.
- THOMAS E.R., MARSHALL G.J., MCCONNELL J.R. 2008. A doubling in snow accumulation in the western Antarctic Peninsula since 1850. *Geophysical Research Letters* 35: L01706. doi:10.1029/2007GL032529.

- THORPE S.E., HEYWOOD K.J., STEVENS D.P., BRANDON M.A. 2004. Tracking passive drifters in a high resolution ocean model: implications for interannual variability of larval krill transport to South Georgia. *Deep-Sea Research I* 51: 909-920.
- TRATHAN P.N., CROXALL J.P., MURPHY E.J. 1996. Dynamics of Antarctic penguin populations in relation to inter-annual variability in sea-ice distribution. *Polar Biology* 16: 321-330.
- TRATHAN P.N., MURPHY E.J., FORCADA J., CROXALL J.P., REID K., THORPE S.E. 2006. Physical forcing in the southwest Atlantic: ecosystem control. In: Boyd I.L., Wanless S., Camphuysen C.J. (Eds.). *Top Predators in Marine Ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 28-45.
- TRATHAN P.N., FORCADA J., MURPHY E.J. 2007. Environmental forcing and Southern Ocean marine predator populations: effects of climate change and variability. *Philosophical Transactions of the Royal Society B-Biological Sciences* 362: 2351-2365.
- TRATHAN P.N., FORCADA J., ATKINSON R., DOWNIE R.H., SHEARS J.R. 2008. Population assessments of Gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) breeding at an important Antarctic tourist site, Goudier Island, Port Lockroy, Palmer Archipelago, Antarctica. *Biological Conservation* 141: 3019-3028.
- TRIVELPIECE W.Z., TRIVELPIECE S.G., VOLKMAN N.J., WARE S.H. 1983. Breeding and feeding ecologies of Pygoscelid penguins. *Antarctic Journal of the United States* 18: 209-210.
- TRIVELPIECE W.Z., TRIVELPIECE S.G., VOLMAN N.J. 1987. Ecological segregation of Adélie, Gentoo, and Chinstrap penguins at King George Island, Antarctica. *Ecology* 68: 351-361.
- TRIVELPIECE S.G., TRIVELPIECE W.Z. 1994. Banding and implant studies of *Pygoscelis* Penguins. In: Fraser W.R., Trivelpiece W.Z. (Eds.). *Report: Workshop on Researcher-Seabird Interactions*. USA, Washington DC, Office of Polar Programs, p. 19.
- TRIVELPIECE W.Z., FRASER W.R. 1996. The breeding biology and distribution of Adélie penguins: adaptations to environmental variability. *Foundation for ecological research west of the Antarctic Peninsula*. *Antarctic Research Series* 70: 273-285.
- TRIVELPIECE W.Z., HINKE J.T., MILLER A.K., REISS C.S., TRIVELPIECE S.G., WATTERS G.M. 2011. Variability in krill biomass links harvesting and climate warming to penguin population changes in Antarctica. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108(8): 7625-7628.
- TURNER J., LACHLAN-COPE T., COLWELL S., MARSHALL G. 2005. A positive trend in western Antarctic Peninsula precipitation over the last 50 years reflecting regional and Antarctic-wide atmospheric circulation changes. *Annals of Glaciology* 41: 85-91.
- VAUGHAN D.G., MARSHALL G.J., CONNOLLEY W.M., PARKINSON C., MULVANEY R., HODGSON D.A., KING J.C., PUDSEY C.J., TURNER J. 2003. Recent rapid regional climate warming on the Antarctic Peninsula. *Climate Change* 60: 247-274.
- VLECK C.M., VLECK D. 2002. Physiological condition and reproductive consequences in Adélie Penguins. *Integrative and Comparative Biology* 42: 76-83.

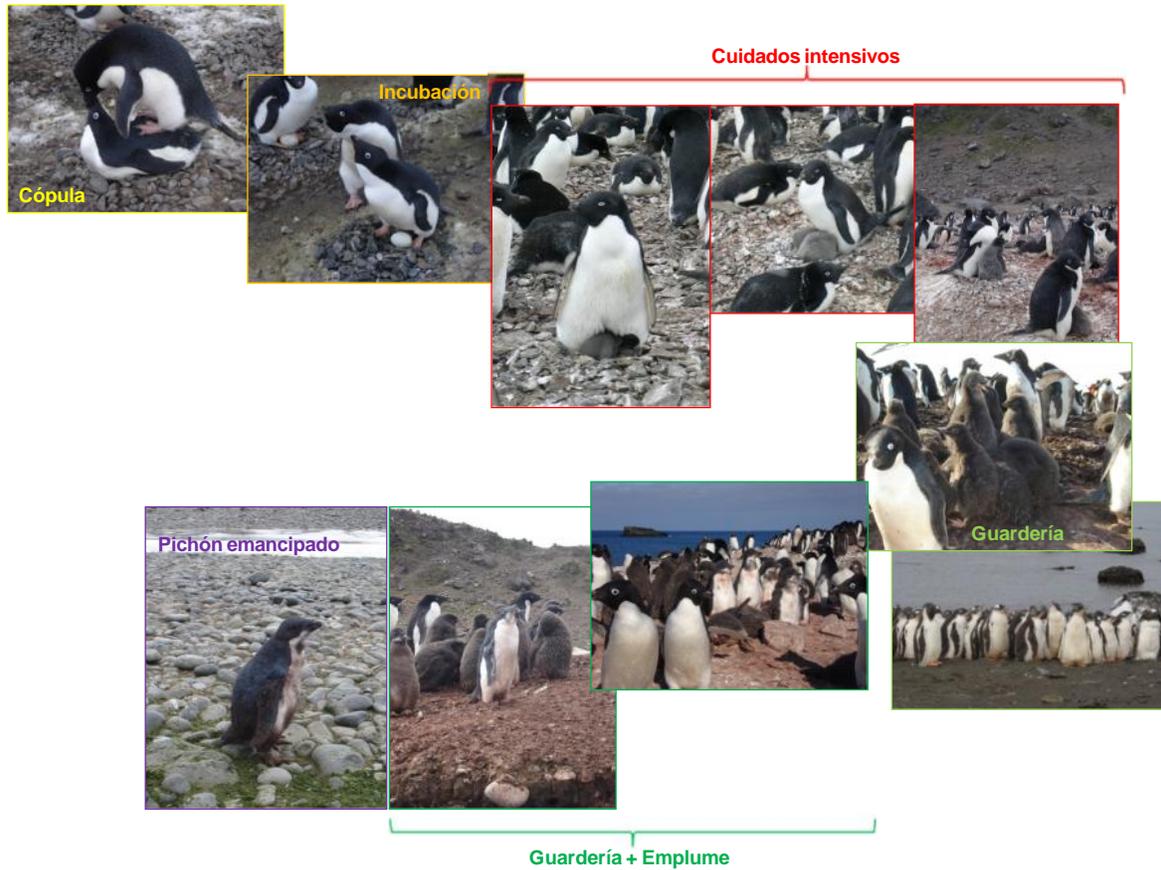
- VOLKMAN N.J., PRESLER P., TRIVELPIECE W.Z. 1980. Diets of pygoscelid penguins at King-Georger Island Antarctica. *The Condor* 82: 373-378.
- WATANUKI Y., KATO A., MORI Y., NAITO Y. 1993. Diving performance of Adélie penguins in relation to food availability in fast sea ice areas – comparison between years. *Journal of Animal Ecology* 62: 634-646.
- WOEHLER E.J. 1993. The distribution and abundance of Antarctic and Subantarctic penguins. Scientific Committee on Antarctic Research, Cambridge.
- WOEHLER E.J. 2006. Status and conservation of the seabirds of Heard Island and the McDonald Islands. In: Green K., Woehler E.J. (Eds.). *Heard Island: Southern Ocean Sentinel*. Surrey Beatty & Sons, Chipping Norton, pp. 128-165.
- WILLIAMS T.D. 1990. Annual variation in breeding biology of Gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) at Bird Island, South Georgia. *Journal of Zoology* 222: 247-258.
- WILLIAMS T.D., RODWELL S. 1992. Annual variation in return rate, mate and nest-site fidelity in breeding Gentoo and Macaroni penguins. *The Condor* 94: 636-645.
- WILLIAMS T.D. 1995. *The penguins*. Oxford University Press, Oxford, New York, United States.
- WILSON R.P. 1984. An improved stomach pump for penguins and other seabirds. *Journal of Field Ornithology* 55: 109-112.
- WILSON R.P., ALVARREZ 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.R., AINLEY D.G., NUR N., JACOBS S.S., BARTON K.J., BALLARD G., COMISO J.C. 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.
- YOUNG E.C. 1994. *Skua and penguin, predator and prey*. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom.

Anexos

ANEXO 1: Listado de especies de pingüinos (Fam. Spheniscidae), detalle del tamaño corporal y del rango reproductivo de cada una (Modificado de Williams 1995). En negro se remarcan aquellas especies que nidifican en el sector antártico (definido según el Tratado Antártico como todas aquellas tierras y barreras de hielo que se encuentran por debajo de los 60°S).

Género	Especie	Nombre común	Tamaño	Rango reproductivo
<i>Aptenodytes</i> (Forster 1777)	<i>A. forsteri</i> (Gray 1844)	Emperador	100 – 130 cm	Circumpolar, Antártico. Entre los 66° y 78°S.
	<i>A. patagonicus</i> (Miller 1778)	Rey	85 – 95 cm	Is. subantárticas entre los 45° y 55°S, Is. Malvinas.
<i>Pygoscelis</i> (Wagler 1832)	<i>P. papua</i> (Forster 1781)	Papúa/Pico rojo	75 – 90 cm	Circumpolar subantártico, en Península Antártica e is. antárticas y subantárticas, entre los 46° y 65°S.
	<i>P. antarctica</i> (Forster 1781)	Barbijo	71 – 76 cm	Circumpolar, principalmente en Península Antártica e is. del Arco de Escocia.
	<i>P. adeliae</i> (Hombro y Jacquinet 1841)	Adelia	70 cm	Circumpolar, Península Antártica e is. del Arco de Escocia (54-77°S).
<i>Eudyptes</i> (Vieillot 1816)	<i>E. chrysolophus</i> (Brandt 1837)	Macaroni	71 cm	Circumpolar, is. subantárticas en los océanos Atlántico Sur e Índico(46-65°S). Una colonia en Península Antártica.
	<i>E. schlegeli</i> (Finsch 1876)	Real	65 – 75 cm	Is. Macquarie e islotos cercanos (subantártica).
	<i>E. sclateri</i> (Buller 1888)	Crestado	67 cm	Nueva Zelanda, restringido a Is. Antípodas, Is. Bounty e Is. Auckland.
	<i>E. pachyrhynchus</i> (Gray 1845)	de Nueva Zelanda	55 cm	Nueva Zelanda, en Is. del Sur, Is. Stewart e Is. Solander.
	<i>E. robustus</i> (Oliver 1953)	de Snares	51 – 61 cm	Nueva Zelanda, únicamente en Is. Snares.
	<i>E. chrysocome</i> (Forster 1781)	Penacho amarillo	45 – 58 cm	Circumpolar, is. subantárticas e is. templadas del Océano Índico y Atlántico Sur (37-53°S).
<i>Megadyptes</i> (Milne-Edwards 1880)	<i>M. antipodes</i> (Milne-Edwards 1880)	de Ojo amarillo	56 – 78 cm	Nueva Zelanda, en Is. del Sur, Stewart, Auckland y Campbell.
<i>Eudyptula</i> (Bonaparte 1856)	<i>E. minor</i> (Forster 1781)	Pequeño/Enano	40 – 45 cm	Nueva Zelanda y Australia, entre los 32°S y 47°S.
<i>Spheniscus</i>	<i>S. demersus</i> (Linnaeus 1758)	de Anteojos/de El Cabo	70 cm	Sur de África.
	<i>S. magallanicus</i> (Forster 1781)	Patagónico/Magallánico	70 cm	Costa sudamericana de los océanos Pacífico y Atlántico e Is. Malvinas.
	<i>S. humboldti</i> (Meyen 1834)	de Humboldt	65 cm	Costas e islas de Perú y Chile.
	<i>S. mendiculus</i> (Sundevall 1871)	de Galápagos	53 cm	Is. Galápagos.

ANEXO 2: Etapas generales del ciclo reproductivo de los pingüinos pygoscélicos. La fase pre-reproductiva incluye el cortejo, la formación de la pareja y la construcción del nido. Luego de la cópula, con la puesta de huevos comienza la etapa de incubación. Cuando nacen los pichones, inicia la etapa de cuidados intensivos de los mismos, la cual se extiende hasta que los pichones crecen, se congregan con pichones pertenecientes a otros nidos y forman guarderías. Luego, mudan el plumón por la pluma y se emancipan de sus padres partiendo por primera vez al mar.



Como ejemplo, se ilustra el ciclo general de *Pygoscelis adeliae* durante la etapa reproductiva. Únicamente en la etapa de guardería de los pichones, se muestra simultáneamente una fotografía de una guardería de *P. papua* en Punta Stranger. Mientras que las guarderías de los pichones de Pingüino Adelia permanecen dentro de los límites del grupo reproductivo en el cual nacieron los pichones, los pichones de Pingüino Papúa presentan una gran dispersión durante la etapa de guardería, agrupándose varios pichones de diferentes grupos reproductivos normalmente en la zona de playa, de esta manera los sitios de nidificación van perdiendo su conformación.

ANEXO 3: Frecuencia de ocurrencia porcentual y porcentaje en peso de los distintos ítems encontrados en los contenidos estomacales de adultos de Pingüino Adelia (*Pygoscelis adeliae*) reproduciendo en Punta Stranger, durante el período de crianza de pichones (cuidados intensivos y guardería) de las temporadas 2007/08 a 2011/12. No se cuenta con información disponible del período de cuidados intensivos de la temporada 2007/08.

Año	PR	K		Oeuf		Pz		Anf		OCr		C		OM		Al		Pd		Pl		O	
		FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P
2007/08	G	100	99,99	0	--	0	--	0	--	3,33	<0,00	0	--	20,00	0,01	3,33	<0,00	0	--	0	--	0	--
2008/09	CI	100	99,82	0	--	6,67	0,09	40,00	<0,00	0	--	0	--	0	--	6,67	<0,00	13,30	0,09	0	--	0	--
	G	100	99,92	0	--	24,00	0,03	32,00	0,01	0	--	0	--	4,00	0,01	0	--	28,00	<0,00	8,00	0,02	0	--
2009/10	CI	100	99,80	0	--	0	--	7,14	0,01	0	--	0	--	14,30	0,01	64,30	0,04	50,00	0,14	0	--	0,29	<0,00
	G	100	99,91	4,55	<0,00	0	--	31,80	0,02	0	--	0	--	22,70	<0,00	36,40	<0,00	18,20	0,07	0	--	0,41	<0,00
2010/11	CI	100	99,82	0	--	7,14	0,08	0	--	0	--	0	--	4,14	0,01	14,30	<0,00	42,90	0,09	0	--	0	--
	G	100	99,83	0	--	8,33	0,11	16,70	0,01	0	--	0	--	0	--	16,70	<0,00	29,20	0,05	0	--	0	--
2011/12	CI	100	99,99	0	--	0	--	0	--	0	--	0	--	0	--	20,00	<0,00	6,67	0,01	0	--	0	--
	G	100	99,98	0	--	4,00	<0,00	8,00	<0,00	0	--	0	--	12,00	<0,00	12,00	<0,00	20,00	0,02	0	--	0	--

PR: período reproductivo. CI: cuidados intensivos. G: guardería.

FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual.

%P: porcentaje en peso.

K: krill antártico (*E. superba*). Oeuf: otros eufausiáceos. Pz: peces. Anf: Anfípodos. OCr: otros crustáceos (no identificados). C: calamares. OM: otros moluscos (valvas de gasterópodos). Al: algas. Pd: piedras. Pl: plumas de pingüino. O: otros (mayormente material no identificado).

ANEXO 4: Frecuencia de ocurrencia porcentual y porcentaje en peso de los distintos ítems encontrados en los contenidos estomacales de adultos de Pingüino Papúa (*Pygoscelis papua*) reproduciendo en Punta Stranger, durante el período de crianza de pichones (cuidados intensivos y guardería) de las temporadas 2007/08 a 2011/12. No se cuenta con información disponible del período de cuidados intensivos de la temporada 2007/08.

Año	PR	K		Oeuf		Pz		Anf		OCr		C		OM		Al		Pd		Pl		O	
		FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P	FO%	%P
2007/08	G	100	99,87	0	--	28,00	0,09	8,00	<0,00	0	--	0	--	0	--	24,00	0,04	0	--	0	--	0	--
2008/09	CI	100	99,95	0	--	13,33	0,02	13,33	<0,00	0	--	13,33	<0,00	0	--	26,67	<0,00	53,33	0,03	6,67	<0,00	0	--
	G	100	99,20	0	--	41,67	0,77	4,17	<0,00	0	--	0	--	0	--	4,17	<0,00	37,50	0,03	0	--	0	--
2009/10	CI	100	99,83	0	--	26,67	0,11	0	--	0	--	0	--	20,00	<0,00	60,00	0,01	40,00	0,05	0	--	0	--
	G	100	98,37	0	--	50,00	1,56	10,00	<0,00	0	--	0	--	0	--	10,00	0,01	10,00	0,06	10,00	<0,00	0	--
2010/11	CI	100	99,42	0	--	26,67	0,54	6,67	0,01	0	--	0	--	0	--	40,00	<0,00	26,67	0,03	26,67	<0,00	0	--
	G	100	98,38	0	--	25,00	1,49	4,17	0,01	0	--	0	--	0	--	20,83	<0,00	37,50	0,12	0	--	0	--
2011/12	CI	100	99,48	0	--	14,29	0,51	7,14	0,01	0	--	0	--	0	--	7,14	<0,00	0	--	0	--	0	--
	G	100	92,75	0	--	24,00	7,02	4,00	0,005	0	--	0	--	4,00	0,001	64,00	0,13	36,00	0,08	4,00	<0,00	0	--

PR: período reproductivo. CI: cuidados intensivos. G: guardería.

FO%: frecuencia de ocurrencia porcentual.

%P: porcentaje en peso.

K: krill antártico (*E. superba*). Oeuf: otros eufausiáceos. Pz: peces. Anf: Anfípodos. OCr: otros crustáceos (no identificados). C: calamares. OM: otros moluscos (valvas de gasterópodos). Al: algas. Pd: piedras. Pl: plumas de pingüino. O: otros (mayormente material no identificado).