

DIFERENCIAS ESTACIONALES EN LA DIETA DE INDIVIDUOS JUVENILES DEL PINGÜINO PATAGÓNICO (*SPHENISCUS MAGELLANICUS*) REVELADAS EN BASE AL ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES EN UÑAS

LAURA A. SILVA^{1,5}, LAURA SILES², LUIS CARDONA², MAURICIO TAVARES³,
ENRIQUE CRESPO¹ Y PATRICIA GANDINI⁴

¹ Laboratorio de Mamíferos Marinos, Centro Nacional Patagónico (CONICET).
Boulevard Brown 2915, U9120ACF Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

² IRBIO y Departamento de Biología Evolutiva, Ecología y Ciencias Ambientales, Facultad de Biología,
Universidad de Barcelona. Av. Diagonal 643, 08028 Barcelona, España.

³ Centro de Estudos Costeiros, Limnológicos e Marinhos, Instituto de Biociências,
Universidade Federal do Rio Grande do Sul (CECLIMAR/IB/UFRGS) y Grupo de Estudos
de Mamíferos Aquáticos do Rio Grande do Sul (GEMARS). Av. Tramandaí 976, 95625000 Imbé, Brasil.

⁴ Centro de Investigaciones de Puerto Deseado, Universidad Nacional de la Patagonia Austral.
Av. Prefectura Naval s/n, 9050 Puerto Deseado, Santa Cruz, Argentina.

⁵ laura.silva.poly@gmail.com

RESUMEN.— Se realizó un análisis de isótopos estables en uñas para evaluar la composición de la dieta y el uso estacional de los recursos tróficos en individuos juveniles de Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) provenientes de las costas de Brasil. El análisis se llevó a cabo sobre las porciones basal y distal de las uñas, correspondientes a la temporada invernal y a la reproductiva, respectivamente, en función del tiempo de integración de la señal isotópica determinado por la tasa de crecimiento de la uña y la fecha de colecta. Se observaron diferencias significativas en las señales isotópicas de las dietas correspondientes a las temporadas reproductiva e invernal, sugiriendo diferencias en las contribuciones relativas de las presas. Durante la temporada invernal en Brasil hubo una alta contribución del calamar *Loligo sanpaulensis* y de la anchoíta, mientras que durante la temporada reproductiva la contribución de presas fue más diversa, con una alta proporción de peces. Esto se reflejó en una mayor amplitud de nicho isotópico en la dieta reproductiva que en la invernal, indicando un uso más amplio de los recursos tróficos en áreas reproductivas. El consumo de anchoíta es mayor al previamente reportado para individuos juveniles en áreas invernales.

PALABRAS CLAVE: *dieta invernal, isótopos, juveniles, SIAR, SIBER, Spheniscus magellanicus, uñas.*

ABSTRACT. SEASONAL DIET OF MAGELLANIC PENGUIN (*SPHENISCUS MAGELLANICUS*) JUVENILES REVEALED WITH A STABLE ISOTOPES ANALYSIS OF CLAWS.— We carried out a stable isotopes analysis on claws to evaluate the diet and the use of trophic resources of Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*) juveniles off Brazil coasts. The analysis was performed on the basal and distal portions of the claws which correspond to wintering and reproductive seasons, respectively, according to the integration time of the isotopic signature based on the growth rate of claws and sample collection date. We found differences in the isotopic signals between winter and reproductive diets, suggesting differences in the relative contribution of different prey. During the wintering season in Brazil there was a high contribution of *Loligo sanpaulensis* and anchoita, whereas during the breeding season there was a more diverse contribution of prey items, with an important presence of fishes. Consequently, the isotopic niche breadth was higher in reproductive birds which indicates a broader use of trophic resources in breeding areas. We report a higher consumption of anchoita for juvenile individuals in wintering areas compared to previous studies.

KEY WORDS: *claws, isotopes, juveniles, SIAR, SIBER, Spheniscus magellanicus, winter diet.*

Recibido 2 marzo 2015, aceptado 5 noviembre 2015

El Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) se reproduce en Argentina a lo largo de la costa atlántica desde los 54°54'S, 67°23'O

hasta los 48°07'S, 65°56'O (Schiavini et al. 2005). Una vez finalizada la temporada reproductiva, los individuos inician la temporada migratoria

dirigiéndose a sus sitios de alimentación invernal (Pütz et al. 2000, 2007), llegando hasta el sudeste de Brasil (Pinto et al. 2007, Fonseca et al. 2010, Mäder et al. 2010). Existe una gran cantidad de estudios referidos a la dieta y comportamientos de alimentación de esta especie a lo largo de su distribución reproductiva (Frere et al. 1996, Sclaro et al. 1999, Forero et al. 2002, Wilson et al. 2005, Boersma et al. 2009, Raya Rey et al. 2012). En cambio, son considerablemente menos los estudios referidos a la dieta durante la temporada invernal (Mäder et al. 2010) o relacionados al comportamiento de alimentación o al uso de los recursos tróficos durante esta temporada (Wilson et al. 1999, Pütz et al. 2000, 2007, Silva et al. 2014).

El paso de la temporada reproductiva a la invernal implica cambiar un ambiente relativamente estable en cuanto a condiciones ambientales y de disponibilidad de alimento, para afrontar condiciones ambientales variables, representando, por lo tanto, un período crítico dentro del ciclo anual. Esto se ve usualmente reflejado en eventos de mortalidad masiva de individuos en las áreas de invernada. Éstos son particularmente frecuentes a lo largo de la costa del sur de Brasil, en el límite norte de la distribución invernal de la especie, pero también se producen en la costa patagónica, con una menor frecuencia y masividad. En general, los individuos que arriban a la costa durante estos eventos suelen ser mayoritariamente juveniles y hembras, tanto adultas como juveniles (Mäder et al. 2010). Las principales causas de muerte asociadas a estos sucesos son la inanición y la contaminación con hidrocarburos (García-Borboroglu et al. 2010).

En general es poco lo que se sabe o puede inferirse con respecto a la utilización de los recursos tróficos de la costa brasileña por parte del Pingüino Patagónico (García-Borboroglu et al. 2010, Silva et al. 2014). Esto se debe principalmente a las dificultades metodológicas que impone el comportamiento migratorio, ya que como los pingüinos permanecen en el agua durante todo este periodo resultan inaccesibles para ser estudiados por técnicas convencionales o, incluso, mediante sensores remotos (Pütz et al. 2007). El enfoque basado en el análisis de isótopos estables se ha transformado en la actualidad en una de las herramientas más utilizadas para el estudio de la ecología trófica de aves marinas, adquiriendo una espe-

cial relevancia en especies migratorias o que realizan grandes desplazamientos durante la temporada invernal (Hobson 1999, Cherel et al. 2000, 2006, González-Solís et al. 2011).

La técnica de isótopos estables tiene su fundamento en la variación natural y predecible de la composición isotópica de determinados elementos en los sistemas biológicos a diferentes escalas geográficas (Hobson 1999). A partir de la incorporación de alimento en la dieta, esta variación natural de los isótopos queda almacenada como señal isotópica promedio en los tejidos que conforman el cuerpo de los animales a partir del proceso de síntesis de los mismos. Esta señal varía en cada tejido en función de la tasa de renovación metabólica implicada en su síntesis y del lugar geográfico donde el animal está alimentándose durante dicho proceso (Hobson 1999, Inger y Bearhop 2008, Martínez del Rio et al. 2009). Usualmente, los tejidos utilizados en aves marinas corresponden a los de alta tasa de renovación metabólica, como la sangre y los músculos, o bien a tejidos de baja tasa de renovación y metabólicamente inertes (cuya señal isotópica se mantiene inalterada una vez sintetizados) como las plumas y las uñas (Bearhop et al. 2003, Pearson et al. 2003). La información brindada por los primeros corresponde a periodos de tiempo cortos, relacionados al tiempo de síntesis metabólica de la sangre o el músculo (3–30 días en promedio), por lo que admiten inferencias a escalas espaciales relativamente pequeñas que pueden ser abarcadas en periodos de días (Tieszen et al. 1983, Hobson y Clark 1992a, 1992b, Hobson 1999). En el caso de las plumas, el tiempo varía en función del periodo implicado en el proceso de su síntesis y de la muda (Mizutani et al. 1990, 1992, Hobson y Clark 1992a, 1992b), pudiendo abarcar desde algunas semanas hasta varios meses, dependiendo de la especie (Bearhop et al. 2003). En especies de aves marinas que poseen un proceso de muda secuencial, con un patrón temporal y espacial conocido, se puede obtener información isotópica seriada para periodos de tiempo prolongados y a escalas geográficas amplias, como las implicadas en la migración (Thompson et al. 1995, Cherel et al. 2000, Jaeger et al. 2010). Varios trabajos han recurrido al análisis de isótopos estables en plumas para estudiar patrones de alimentación, composición de la dieta y comportamientos de alimentación fuera de la temporada repro-

ductiva (Thompson et al. 1995, Chérel et al. 2000, Quillfeldt et al. 2005, Jaeger et al. 2010). Sin embargo, la ventaja de este enfoque resulta sumamente disminuida para especies con un patrón de muda simultáneo y acotado en el tiempo, como es el caso del Pingüino Patagónico, para el cual el proceso de muda se extiende por un promedio de 21 días dentro de límites geográficamente reducidos (correspondientes a los de las colonias reproductivas), una vez finalizada la temporada reproductiva, al inicio de la pos-reproductiva o invernal (Scolaro 1984). En este caso, las uñas se presentan como un tejido con alto potencial práctico para el estudio de isótopos estables para periodos de tiempo y escalas geográficas como las implicadas en el proceso migratorio, ya que al ser metabólicamente inertes y de crecimiento continuo brindan la posibilidad de obtener una serie temporal de señales isotópicas que no se diluyen ni se modifican con el tiempo (Bearhop et al. 2003). La potencialidad de este enfoque reviste una gran importancia dada la reducida información que se tiene de la ecología invernal de esta especie y que puede llevarse a cabo con los individuos que arriban a la costa, ya sea vivos o muertos. Sin embargo, para poder utilizar esta técnica es necesario conocer la tasa de crecimiento de las uñas, a fin de poder determinar el tiempo de integración de la información isotópica brindada por ellas.

Este estudio tiene como objetivos (1) determinar la tasa de crecimiento de las uñas, estableciendo así la utilidad potencial de este tejido para el análisis de isótopos estables, y (2) estudiar las diferencias estacionales en la dieta del Pingüino Patagónico, tomando a los individuos juveniles como estudio de caso.

MÉTODOS

La determinación de la tasa de crecimiento de las uñas fue realizada en la colonia reproductiva de Estancia San Lorenzo (42°04'S, 63°21'O), ubicada en el extremo noroeste de la Península Valdés (Chubut, Argentina), durante la temporada reproductiva 2011-2012. Las uñas utilizadas para el análisis de isótopos estables corresponden a muestras tomadas de individuos juveniles hallados muertos durante la temporada invernal a lo largo de las costas de Rio Grande do Sul, sur de Brasil, entre julio y noviembre de 2009 y 2010 (Fig. 1).

Se realizó un trabajo de captura-marcado-recaptura durante la temporada reproductiva 2011-2012, visitando el área de estudio en dos oportunidades: a mediados de octubre y a principios de diciembre. En la primera visita se seleccionaron y geo-referenciaron 41 nidos activos (aquellos con parejas reproductivas y al menos un huevo). De cada nido se capturó a uno de los miembros de la pareja, al que se le realizaron marcas con un escalpelo, a modo de incisión, en la superficie queratinosa de la base de las uñas (Fig. 2a) correspondiente a la zona de crecimiento (Bearhop et al. 2003). A cada individuo se le marcó la uña correspondiente al dedo medio y al dedo externo derecho, tanto de la pata izquierda como de la derecha, a fin de evaluar la variabilidad interindividual del crecimiento de las uñas (Bearhop et al. 2003). Transcurridos 41 días desde el marcado, se recapturó un total de 16 individuos, que fueron identificados por las marcas en las uñas. Se midió la distancia desde la marca hasta la base de la uña utilizando un calibre electrónico (precisión: 0.1 mm). A partir de estas mediciones se calculó la tasa diaria de crecimiento, suponiendo un crecimiento lineal y constante (ver Bearhop et al. 2003). Los individuos recapturados fueron sexados en

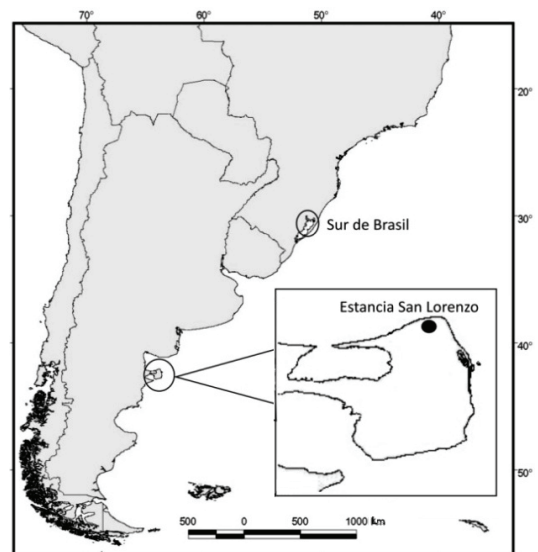


Figura 1. Mapa del área de estudio mostrando la ubicación de la colonia reproductiva de Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) de Estancia San Lorenzo, donde se realizó el marcado de uñas, y la sección de la costa del sur de Brasil de donde provienen los individuos analizados.

base a la técnica propuesta por Bertellotti et al. (2002).

Una vez establecida la tasa promedio de crecimiento se determinó el tiempo de integración de la señal isotópica en función de dicha tasa, de la longitud total de la uña y de la fecha de colecta de los individuos (ver más abajo). Se pudo así determinar, para cada caso, la fecha promedio de formación de las distintas porciones de la uña: (1) distal (correspondiente a la punta de la uña, la porción más antigua), (2) central (correspondiente al centro-lateral de la uña), y (3) basal (correspondiente a la base de la uña, la porción más joven) (Fig. 2b). Al presentar crecimiento constante, en las uñas se produce un proceso continuo de depósito de queratina (Ethier et al. 2010), principalmente en las partes más próximas al núcleo interno (irrigado) de la uña

(Bearhop et al. 2003). Por ello, para evitar mezclar señales isotópicas viejas y recientes se tomaron muestras de las partes más externas, preferentemente de las zonas de rebordes laterales presentes a lo largo de la uña (Ethier et al. 2010). Se determinaron las señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para cada porción de la uña, usando las uñas de 20 individuos (10 hembras y 10 machos). Cada uña se lavó con agua destilada para eliminar la suciedad. Se cortaron los primeros 3 mm de la parte basal, los últimos 3 mm de la parte distal (procurando no llegar a la parte interna irrigada) y 3 mm centrales de la cresta (reborde) lateral. Cada porción fue posteriormente reducida a pequeños pedazos, secada a 60 °C durante 48 h y pesada (entre 0.23–0.33 mg) en cápsulas de estaño con una microbalanza. Las muestras obtenidas se analizaron posteriormente

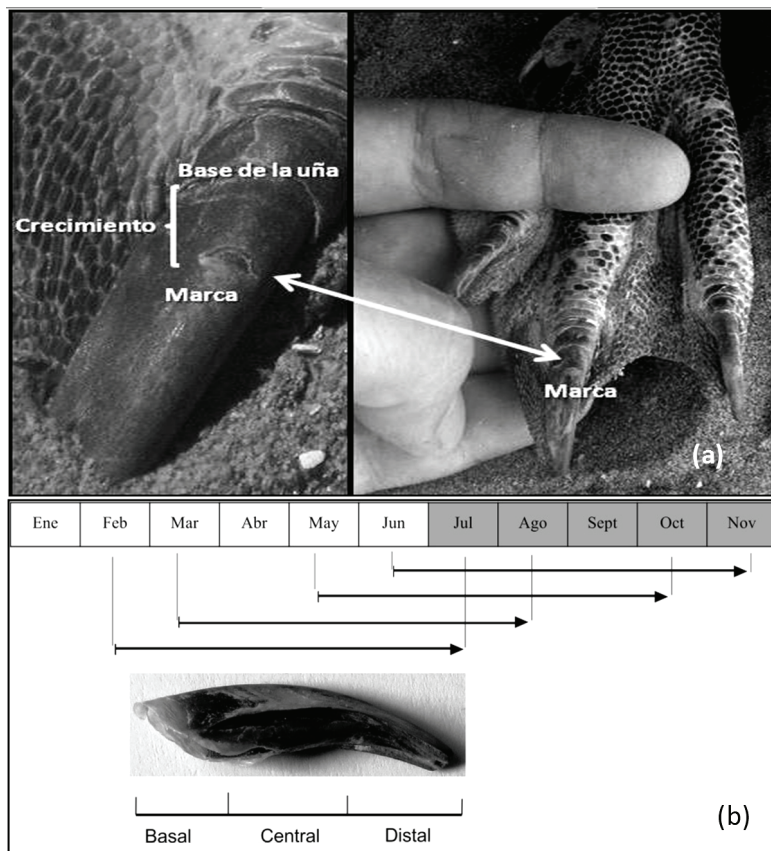


Figura 2. (a) Marca realizada en la uña de un Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) y crecimiento de la uña luego de 41 días. (b) Representación del tiempo de integración de la señal isotópica de las uñas para cada una de sus porciones: basal, central y distal. Las flechas representan el tiempo de integración de la uña completa (5 meses en promedio), indicando los meses de registro isotópico informados por la misma de acuerdo al momento en que fue colectada.

en un espectrómetro de masas de flujo continuo. La abundancia de isótopos estables se expresó en notación δ , de acuerdo con la expresión $\delta X = 1000 [(R_{\text{muestra}} / R_{\text{estándar}} - 1)]$, donde R_{muestra} y $R_{\text{estándar}}$ son las relaciones correspondientes de $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ en la muestra o en los estándares de referencia, respectivamente. Los valores estándar para ^{13}C fueron determinados con Vienna Pee Dee Belemnite y los valores estándar para ^{15}N con nitrógeno atmosférico (aire).

La selección de las presas potenciales que contribuyen a la dieta del Pingüino Patagónico se realizó en base a datos publicados del norte de la Patagonia y sur de Brasil (Frere et al. 1996, Wilson et al. 2005, Pinto et al. 2007), incluyéndose los peces pelágicos pequeños anchoíta (*Engraulis anchoita*), merluza (*Merluccius hubbsi*) de menos de 30 cm, sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*) y sardinella (*Sardinella brasiliensis*), y los calamares *Illex argentinus*, *Loligo sanpaulensis*, *Loligo gahi* y *Loligo plei*. Se seleccionaron solo presas de estas dos zonas porque se presume que los individuos migrantes que llegan al sur de Brasil provienen del norte de la Patagonia (ver Pütz et al. 2007, Silva et al. 2014). El paisaje isotópico constituido por estas presas para las zonas correspondientes al sur de Brasil y el norte de la Patagonia, así como el análisis de las diferencias en las señales isotópicas existentes entre ellas (Fig. 3) corresponden a un trabajo previo en el que se brindan detalles acerca del origen de las presas utilizadas así como de las técnicas empleadas para la construcción de los paisajes isotópicos (Silva et al. 2014).

Para determinar la existencia de variabilidad en la tasa de crecimiento atribuida a factores como el sexo de los individuos, la porción (basal, central o distal) de la uña y la pata muestreada se realizó un ANOVA de tres factores (sexo, pata y porción). Para evaluar las diferencias en la tasa de crecimiento de las uñas en individuos de distinto sexo se utilizó una Prueba de t de Student para muestras independientes. Para evaluar el efecto de la porción de la uña y del sexo en la señal isotópica se realizó un MANOVA de Medidas Repetidas (Scheiner y Gurevitch 2001) incluyendo la porción como factor intra-sujeto y el sexo como factor inter-sujeto. Posteriormente se realizó un ANOVA de un factor para determinar entre qué porciones de la uña existían diferencias en la firma isotópica (Scheiner y

Gurevitch 2001). Los análisis estadísticos se realizaron con el programa SPSS.

Para el análisis de la variación estacional de la dieta se seleccionaron las uñas de aquellos individuos cuyas porciones basales y distales de la uña representarían las temporadas invernal y reproductiva, respectivamente (de acuerdo a la tasa de crecimiento previamente determinada; ver Fig. 2b). Para la determinación de la contribución relativa de las presas potenciales a la dieta en el área invernal y en la reproductiva se utilizó el modelo bayesiano de mezcla SIAR. Los factores de discriminación uña-dieta utilizados en el modelo de mezcla ($\delta^{13}\text{C} = 1.7$, $\delta^{15}\text{N} = 2.5$) fueron calculados a partir de las determinaciones de Hobson y Clark (1992b) para gaviotas y cormoranes alimentados con peces (ver también Barquete et al. 2013). Finalmente, para calcular la ampli-

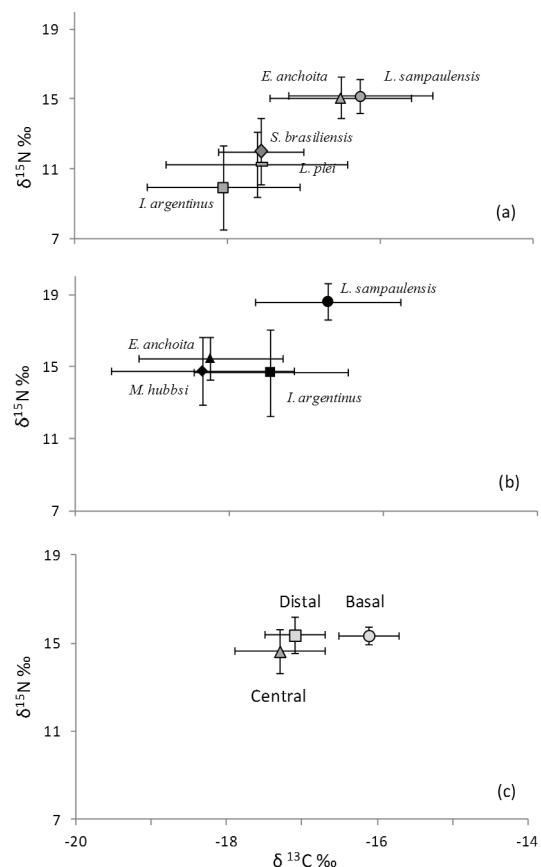


Figura 3. Firmas isotópicas para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (valores promedio \pm DE) correspondientes a las presas del Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) en el sur de Brasil (a), en el norte de la Patagonia (b) y a las porciones basal, central y distal de las uñas (c).

tud de nicho isotópico correspondiente a las dietas invernales y reproductivas, así como su superposición, se utilizó el análisis de elipses bayesianas SIBER (Jackson et al. 2011).

RESULTADOS

La tasa promedio (\pm DE) de crecimiento de la uña fue de 0.11 ± 0.024 mm/día, no detectándose diferencias estadísticamente significativas entre individuos ($t_{15} = 0.21$, $P = 0.83$) ni entre sexos ($t_1 = 1.44$, $P = 0.17$). Este resultado permitió unificar las muestras y obtener una tasa promedio de crecimiento mensual de 3.4 mm. Teniendo en cuenta que la longitud promedio de las uñas analizadas fue de 21.3 mm, cada una de ellas ofreció un tiempo promedio de integración de 6.3 meses. A partir de esta información fue posible determinar el lapso de tiempo informado por la uña entera y por cada porción de la misma (basal, distal y central). De esta manera, para el caso particular de las uñas de los individuos colectados en Brasil durante los meses de julio, agosto, octubre y noviembre, éstas pueden brindar una serie temporal ininterrumpida de firmas isotópicas que abarca desde la fecha de colecta hasta los meses de febrero, marzo, mayo y junio, respectivamente (Fig. 2b), dentro de la cual la porción distal (más antigua) representa exclusivamente la dieta en

áreas reproductivas y la porción basal (más nueva) la del área invernal.

Solo la señal isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ presentó diferencias estadísticamente significativas a lo largo de la uña, sin observarse influencia del sexo de los individuos (MANOVA; para $\delta^{13}\text{C}$: Traza de Pillai = 0.713, $F_2 = 19.903$, $P < 0.001$; para $\delta^{15}\text{N}$: Traza de Pillai = 0.085, $F_2 = 2.891$, $P = 0.085$; $n = 10$ individuos de cada sexo y tres porciones a lo largo de la uña de cada uno). El análisis *a posteriori* reveló diferencias para el $\delta^{13}\text{C}$ entre las porciones basal y central ($F_{1,37} = 17.401$, $P < 0.001$) pero no entre las porciones basal y distal ($F_{1,34} = 0.897$, $P = 0.350$), estando la firma de la porción basal enriquecida en $\delta^{13}\text{C}$ (Fig. 3c).

El modelo bayesiano de mezcla SIAR aplicado a la porción basal de las uñas correspondiente al periodo migratorio en Brasil indicó una dieta compuesta básicamente por dos presas principales: el calamar *Loligo sanpaulensis* y la anchoíta (Fig. 4a), mientras que los resultados para la porción distal de las uñas, correspondiente al periodo reproductivo, mostraron una mayor diversidad de presas en la dieta, destacándose la merluza y la anchoíta (Fig. 4b). Se observaron diferencias significativas en la amplitud de nicho isotópico entre la dieta invernal y la reproductiva, siendo mayor la de la temporada reproductiva (Fig. 5). La superposición entre las elipses fue

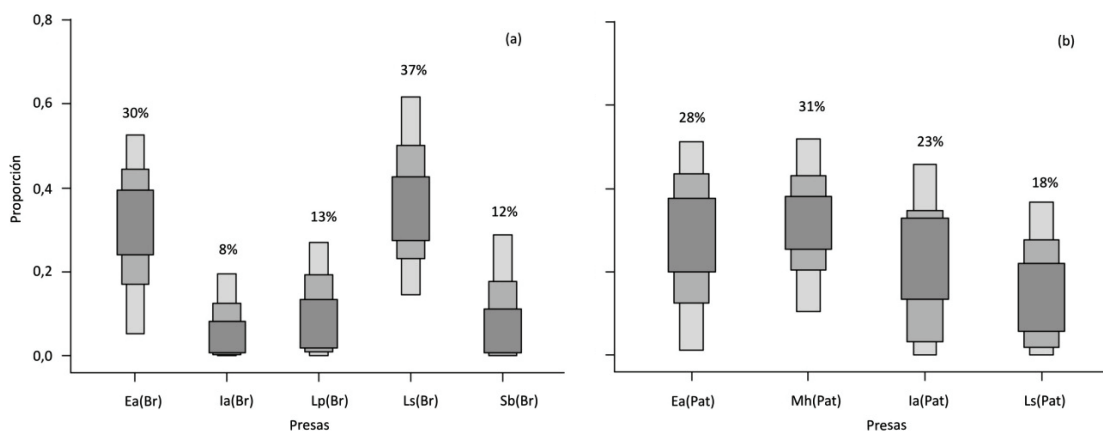


Figura 4. Proporción de distintas presas en la dieta del Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) en el sur de Brasil (a) y en el norte de la Patagonia (b) obtenida a partir del modelo bayesiano de mezcla SIAR. Se indica la contribución promedio de las presas a la dieta (en porcentaje) y las cajas de color gris oscuro, gris y gris claro representan los intervalos de confianza del 50%, 75% y 95%, respectivamente, de la contribución probable de cada presa. Ea: *Engraulis anchoita*, Ia: *Illex argentinus*, Lp: *Loligo plei*, Ls: *Loligo sanpaulensis*, Sb: *Sardinella brasiliensis*, Mh: *Merluccius hubbsi*.

baja y asimétrica: fue relativamente mayor para la temporada reproductiva (15%) que para la invernal (2.5%).

DISCUSIÓN

Los resultados de este trabajo indican que en el Pingüino Patagónico una uña completa integra seis meses de información isotópica. De esta manera, las uñas de los individuos juveniles del año colectados en Brasil durante la temporada invernal brindan información sobre la dieta correspondiente tanto a la temporada reproductiva (porción distal de la uña) como a la invernal (porción basal). En consecuencia, este es el único tejido capaz de otorgar información sobre ambas etapas del ciclo anual (ver Silva et al. 2014).

Los resultados confirman la existencia de diferencias isotópicas en las dietas correspondientes a las temporadas reproductiva e invernal (Silva et al. 2014), sugiriendo que habría diferencias en las contribuciones relativas de las presas y un efecto geográfico en su señal isotópica: las presas de Brasil están enriquecidas en $\delta^{13}\text{C}$ respecto a las de la Patagonia (Silva et al. 2014). La dieta durante la temporada reproductiva posee un mayor número de presas, destacándose los peces (merluza juvenil y anchoíta), mientras que a la dieta invernal contribuyen mayoritariamente el calamar

Loligo sanpaulensis y la anchoíta. La importante contribución de *Loligo sanpaulensis* confirma lo reportado en estudios de contenidos estomacales que consideraran a los cefalópodos como los principales componentes de la dieta en Brasil (Pinto et al. 2007, Fonseca et al. 2010, Mäder et al. 2010). Sin embargo, la contribución de la anchoíta, que es casi tan importante como la de *Loligo sanpaulensis*, indica que hay también un significativo consumo de peces durante la temporada invernal por parte de los juveniles.

La amplitud de nicho isotópico fue mayor durante la temporada reproductiva, indicando que la explotación de recursos tróficos es más diversificada en el área reproductiva que en la invernal. Además, a juzgar por la superposición de las elipses bayesianas, esta última representó una pequeña fracción de la reproductiva. Las elipses bayesianas brindan una medida de la diversidad de patrones individuales de uso de recursos, por lo que los resultados dan cuenta de un uso acotado de los recursos tróficos en áreas invernales por parte de los individuos juveniles, que probablemente reflejen una menor disponibilidad de presas. Esta menor disponibilidad puede ser entendida en términos de abundancia (García-Borboroglu et al. 2010) o de disponibilidad de presas alternativas cuando las óptimas (e.g., anchoíta) son poco abundantes; estas condiciones se dan frecuentemente en áreas invernales (Pütz et al. 2007). De acuerdo a Cherel et al. (2007), es esperable que haya un uso más amplio de los recursos tróficos durante la temporada invernal en pingüinos, ya que se comportan como especies con forrajeo central. Sin embargo, los resultados aquí presentados no sustentan esta idea para el Pingüino Patagónico, o al menos para individuos juveniles del año, sexualmente inmaduros (Silva et al. 2014). Esto refuerza la importancia de considerar el marco ambiental cuando se estudia la alimentación del Pingüino Patagónico.

Generalmente se considera que los cefalópodos son presas subóptimas debido a su bajo contenido energético comparado con los peces (Randall et al. 1981, Croxall y Prince 1996, Drago et al. 2009) y a que su consumo depende de su disponibilidad relativa (se consume más cuando su abundancia supera a la de las presas preferidas, algo frecuente en áreas invernales) (Croxall y Price 1996, García-

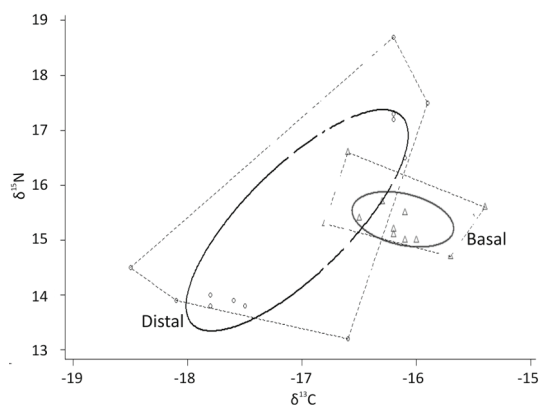


Figura 5. Amplitud de nicho isotópico correspondiente a la dieta invernal y a la dieta reproductiva del Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) estimada a partir del análisis de elipses bayesianas SIBER de las firmas isotópicas de las porciones basal y distal de las uñas, respectivamente.

Borboroglu et al. 2010). A su vez, la edad y la experiencia de los individuos son factores que influyen sobre el comportamiento de alimentación (Wilson et al. 1985, Ryan et al. 1987). Una menor habilidad para atrapar presas por parte de los juveniles los haría proclives a consumir dietas de calidad inferior con respecto a la de los adultos (e.g., dominada por cefalópodos; Forero et al. 2002). Sin embargo, esto no es consistente con los resultados obtenidos en este trabajo. La composición de la dieta no fue característicamente subóptima, con predominancia de presas de bajo contenido energético (Pinto et al. 2007, Fonseca et al. 2010), y tampoco tuvo diferencias importantes con la de individuos adultos colectados en la misma zona y periodo (Silva, datos no publicados). Recientemente Di Benedetto et al. (2015) reportaron una mayor ingesta de cefalópodos en juveniles hallados muertos durante la temporada invernal, pero el estudio se basó en análisis de contenidos estomacales y de isótopos estables en músculo, técnicas que presentan sesgos considerables en animales en situación de estrés nutricional (como debería ser el caso estudiado), por lo que sus resultados deben ser tomados con cautela.

Es probable que un alto consumo de anchoíta durante la temporada invernal como el observado en este trabajo haya sido pasado por alto en estudios previos basados en contenidos estomacales, ya que existe un sesgo en la representatividad de peces pequeños como la anchoíta en esos estudios debido a la alta digestibilidad de sus otolitos en el estómago por la acción de los ácidos gástricos. Este proceso, a su vez, se acelera en estómagos de individuos en condiciones de inanición (Wilson et al. 1985, Jobling y Breiby 1986, Neves et al. 2006). Al mismo tiempo, resulta común la sobreestimación de los cefalópodos en la dieta con esta técnica (Furness et al. 1984, Wilson et al. 1985, Neves et al. 2006), ya que sus picos persisten en el estómago por más tiempo que los otolitos. Si bien una de las principales ventajas de la técnica de isótopos estables es precisamente que evita estos sesgos (Hobson et al. 1994, Kelly 2000, Bearhop et al. 2004), esto se logra solo si se tienen en cuenta ciertas precauciones. Una de ellas está asociada a los procesos metabólicos implicados en la síntesis y mantenimiento del tejido elegidos para el análisis. En este sentido, la selección de tejidos

metabólicamente activos como el músculo para el análisis isotópico en individuos con estrés nutricional resulta inapropiado debido al enriquecimiento isotópico propio de procesos catabólicos asociados al estrés severo (Hobson et al. 1993). Por eso resulta más adecuada la utilización de tejidos metabólicamente inertes como las uñas en el periodo invernal.

Hasta el momento es escasa la información disponible de la dieta y el uso de hábitat de alimentación durante el periodo invernal para el Pingüino Patagónico, debido fundamentalmente a que pasa la mayor parte del tiempo en el agua y permanece inaccesible para su estudio. Esta dificultad es más marcada para individuos juveniles, ya que al ser sexualmente inmaduros no permanecen asociados a nidos que permitan identificarlos y, en consecuencia, tampoco son fácilmente accesibles para su estudio durante la temporada reproductiva. Sin embargo, los juveniles que reclutan año tras año en las colonias reproductivas representan un componente importante de la dinámica poblacional de la especie, de modo que el conocimiento de su ecología invernal es un factor relevante para su conservación, en especial teniendo en cuenta los eventos de mortalidad masiva que afrontan durante su etapa invernal. En ese sentido, este trabajo representa un aporte importante a la comprensión de la ecología invernal del Pingüino Patagónico en el Atlántico Sudoccidental.

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado parcialmente por la Fundación BBVA a través del proyecto "Efectos de la explotación humana sobre depredadores apicales y la estructura de la red trófica del Mar Argentino durante los últimos 6000 años" (BIOCON 08 - 194/09 2009-2011) y la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT N°2110 2010-2012). Agradecemos los permisos otorgados por las agencias de manejo y conservación de las provincias de Rio Negro, Chubut, Santa Cruz y Rio Grande do Sul, y al Centro Nacional Patagónico (CONICET) por el apoyo logístico e institucional.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

BARQUETE V, STRAUSS V Y RYAN PG (2013) Stable isotope turnover in blood and claws: a case study in captive African penguins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 448:121-127

- BEARHOP S, ADAMS CE, WALDRON S, FULLER RA Y MACLEOD H (2004) Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73:1007–1012
- BEARHOP S, FURNESS RW, HILTON G Y VOTIER SC (2003) A forensic approach to understanding diet and habitat use from stable isotope analysis of (avian) claw material. *Functional Ecology* 17:270–275
- BERTELLOTTI M, TELLA JL, GODOY JA, BLANCO G, FORERO MG, DONÁZAR JA Y CEBALLOS O (2002) Determining sex of Magellanic Penguins using molecular procedures and discriminant functions. *Waterbirds* 25:479–484
- BOERSMA PD, RESBSTOCK GA, FRERE E Y MOOREL SE (2009) Following the fish: penguins and productivity in the South Atlantic. *Ecological Monographs* 79:59–76
- CHEREL Y, HOBSON KA, GUINET C Y VANPE C (2007) Stable isotope document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. *Journal of Animal Ecology* 76:826–836
- CHEREL Y, HOBSON KA Y WEIMERSKIRCH H (2000) Using stable-isotope analysis of feathers to distinguish moulting and breeding origins of seabirds. *Oecologia* 122:155–162
- CHEREL Y, PHILLIPS RA, HOBSON KA Y MC GILL R (2006) Stable isotope evidence of diverse species-specific and individual wintering strategies in seabirds. *Biology Letters* 2:301–303
- CROXALL JP Y PRINCE PA (1996) Cephalopods as prey. I. Seabirds. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B* 351:1023–1043
- DI BENEDETTO AP, AGUIAR DOS SANTOS R, RUSSEL R Y SALVATORE S (2015) Magellanic penguins: stomach contents and isotopic profiles to assess the feeding demands of juveniles in a wintering area off Brazil. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 95:423–430
- DRAGO M, CRESPO E, AGUILAR A, CARDONA L, GARCÍA N, DANS SL Y GOODALL N (2009) Historic diet change of the South American sea lion in Patagonia as revealed by isotopic analysis. *Marine Ecology Progress Series* 384:273–286
- ETHIER DM, KYLE CJ, KYSER TK Y NOCERA JJ (2010) Variability in the growth patterns of the cornified claw sheath among vertebrates: implications for using biogeochemistry to study animal movement. *Canadian Journal of Zoology* 88:1043–1051
- FONSECA VS, PETRY MV Y JOST AH (2010) Diet of the Magellanic Penguin on the coast of Rio Grande do Sul, Brazil. *Waterbirds* 24:290–293
- FORERO MG, HOBSON KA, BORTOLOTTI GR, DONÁZAR JA, BERTELLOTTI M Y BLANCO G (2002) Food resource utilisation by the Magellanic penguin evaluated through stable-isotope analysis: segregation by sex and age and influence on offspring quality. *Marine Ecology Progress Series* 234:289–299
- FRERE E, GANDINI P Y LICHTSCHEIN V (1996) Variación latitudinal en la dieta del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la costa patagónica, Argentina. *Ornitología Neotropical* 7:35–41
- FURNESS BL, LAUGKSCH RC Y DUFFY DC (1984) Cephalopods beaks and studies of seabirds diets. *Auk* 101:619–620
- GARCÍA-BORBOROGLU P, BOERSMA PD, RUOPPOLO V, PINHO-DA-SILVA-FILHO R, CORRADO-ADORNES A, CONTE-SENA D, VELOZO R, MYIAJI-KOLESNIKOVAS C, DUTRA G, MARACINI P, CARVALHO-DO-NASCIMENTO C, RAMOS-JÚNIOR V, BARBOSA L Y SERRA S (2010) Magellanic penguin mortality in 2008 along the SW Atlantic coast. *Marine Pollution Bulletin* 60:1652–1657
- GONZÁLEZ-SOLÍS J, SMYRLI M, MILITÃO T, GREMILLET D, TYERAA T, PHILLIPS R Y BOULINIER T (2011) Combining stable isotope analyses and geolocation to reveal kittiwake migration. *Marine Ecology Progress Series* 435:251–261
- HOBSON KA (1999) Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* 120:314–326
- HOBSON KA, ALISAUSKAS RT Y CLARK RG (1993) Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analyses of diet. *Condor* 95:388–394
- HOBSON KA Y CLARK RG (1992a) Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{15}C in tissues. *Condor* 94:181–188
- HOBSON KA Y CLARK RG (1992b) Assessing avian diets using stable isotopes II: factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor* 94:189–197
- HOBSON KA, PIATT JF Y PITOCHELLI J (1994) Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *Journal of Animal Ecology* 63:786–798
- INGER R Y BEARHOP S (2008) Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis* 150:447–461
- JACKSON AL, INGER R, PARNELL AC Y BEARHOP S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER — Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80:595–602
- JAEGER A, CONNAN P, RICHARD P Y CHEREL Y (2010) Use of stable isotopes to quantify seasonal changes of trophic niche and levels of population and individual specialisation in seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 401:269–277
- JOBLING M Y BREIBY A (1986) The use and abuse of fish otoliths in studies of feeding habits of marine piscivores. *Sarsia* 71:265–274
- KELLY JF (2000) Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology* 78:1–27
- MÄDER A, SANDER M Y CASA G (2010) Ciclo sazonal de mortalidade do influenciado por fatores antrópicos e climáticos na costa do Rio Grande do Sul, Brasil. *Revista Brasileira de Ornitologia* 18:228–233

- MARTINEZ DEL RÍO C, WOLF S, CARLETON SA Y GANNES LZ (2009) Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society* 84:91–111
- MIZUTANI H, FUKUDA M Y KABAYA Y (1992) ^{13}C and ^{15}N enrichment factors of feathers of 11 species of adult birds. *Ecology* 73:1391–1395
- MIZUTANI H, FUKUDA M, KABAYA Y Y WADA E (1990) Carbon isotope ratio of feathers reveals feeding behavior of cormorants. *Auk* 107:400–403
- NEVES VC, BOLTON M Y MONTEIRO LR (2006) Validation of the water offloading technique for diet assessment: an experimental study with Cory's shearwaters (*Calonectris diomedea*). *Journal of Ornithology* 147:474–478
- PEARSON SF, LAVEY DJ, GREENBERG CH Y MARTÍNEZ DEL RÍO C (2003) Effects of elemental composition on the incorporation of dietary nitrogen and carbon isotopic signatures in an omnivorous songbird. *Oecologia* 135:516–523
- PINTO MBL, SICILIANO S Y DI BENEDITTO APM (2007) Stomach contents of the Magellanic penguin *Spheniscus magellanicus* from the northern distribution limit on the Atlantic coast of Brazil. *Marine Ornithology* 35:77–78
- PÜTZ K, INGHAM RJ Y SMITH JG (2000) Satellite tracking of the winter migration of Magellanic Penguins *Spheniscus magellanicus* breeding in the Falkland Islands. *Ibis* 142:614–622
- PÜTZ K, SCHIAVINI A, RAYA-REY A Y LÜTHI B (2007) Winter migration of Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) from the southernmost distributional range. *Marine Biology* 152:1227–1235
- QUILLFELDT P, MCGILL RAR Y FURNESS RW (2005) Diet and foraging areas of Southern Ocean seabirds and their prey inferred from stable isotopes: review and case study of Wilson's storm-petrel. *Marine Ecology Progress Series* 295:295–304
- RANDALL RM, RANDALL BM Y KLINGELHOEFFER EW (1981) Species diversity and size ranges of cephalopods in the diet of Jackass penguins from Algoa Bay, South Africa. *South African Journal of Zoology* 16:163–166
- RAYA-REY A, PÜTZ K, SCIOSCIA G, LÜTHI B Y SCHIAVINI A (2012) Sexual differences in the foraging behaviour of Magellanic Penguins related to stage of breeding. *Emu* 112:90–96
- RYAN PG, WILSON RP Y COOPER J (1987) Intraspecific mimicry and status signals in juvenile African penguins. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 20:69–76
- SCHEINER SM Y GUREVITCH J (2001) *Design and analysis of ecological experiments*. Segunda edición. Oxford University Press, Oxford
- SCHIAVINI A, YORIO P, GANDINI P, RAYA-REY A Y BOERSMA PD (2005) Los pingüinos de las costas argentinas: estado poblacional y conservación. *Hornero* 20:5–23
- SCOLARO JA (1984) Revisión sobre la biología de la reproducción del pingüino de Magallanes. El ciclo biológico anual. *Contribuciones Científicas del Centro Nacional Patagónico* 91:1–26
- SCOLARO JA, WILSON R, LAURENTI S, KIERSPEL M, GALLELI H Y UPTON J (1999) Feeding preferences of the Magellanic penguin over its breeding range in Argentina. *Waterbirds* 22:104–110
- SILVA L, SAPORITI F, VALES D, TAVARES M, GANDINI P, CRESPO EA Y CARDONA L (2014) Differences in diet composition and foraging patterns between sexes of the Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) during the non-breeding period as revealed by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in feathers and bone. *Marine Biology* 161:1195–1206
- THOMPSON DR, FURNESS RW Y LEWIS SA (1995) Diets and long-term changes in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values in northern fulmars *Fulmarus glacialis* from two north-east Atlantic colonies. *Marine Ecology Progress Series* 125:3–11
- TIESZEN LL, BOUTTON TW, TESDAHL KG Y SLADE NA (1983) Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* 57:32–37
- WILSON RP, LA COCK GD, WILSON MP Y MOLLAGEE F (1985) Differential digestion of fish and squid in Jackass Penguins *Spheniscus demersus*. *Ornis Scandinavica* 16:77–79
- WILSON RP, MANDY A, KIERSPEL M, SCOLARO A, LAURENTI S, UPTON J, GALLELI H, FRERE E Y GANDINI P (1999) To think or swim: does it really cost penguins more to waddle? *Journal of Avian Biology* 30:221–224
- WILSON RP, SCOLARO JA, GRÉMILLET D, KIERSPEL MAM, LAURENTI S, UPTON J, GALLELI H, QUINTANA F, FRERE E Y MÜLLER G (2005) How do Magellanic Penguins cope with variability in their access to prey? *Ecological Monographs* 75:379–401