

UCH-FC  
B. Ambiental  
N385  
c.1



UNIVERSIDAD DE CHILE  
FACULTAD DE CIENCIAS

**“Variación temporal en la composición isotópica de las especies del género *Pygoscelis* (Orden: *Sphenisciformes*) de Isla Ardley, Shetland del Sur. Antártica: Inferencias de los efectos del cambio climático sobre los hábitos alimentarios”**

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile  
en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al título de  
Biólogo con mención en Medio Ambiente

Por  
Pablo Andrés Negrete Espinosa

2011  
Santiago - Chile



**“Variación temporal en la composición isotópica de las especies del género  
Pygoscelis (Orden: Sphenisciformes) de Isla Ardley, Shetland del Sur.  
Antártica: Inferencias de los efectos del cambio climático sobre los hábitos  
alimentarios”**

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Biólogo con Mención en Medio Ambiente.

***PABLO ANDRES NEGRETE ESPINOSA***


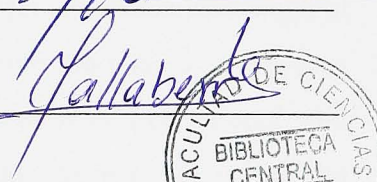

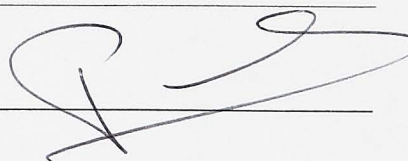
*Dr. Pablo Sabat Kirkwood*  
**Director Seminario de Título**

*Dr. Michel Sallaberry Ayerza*  
**Co-Director Seminario de Título**

**Comisión de Evaluación**

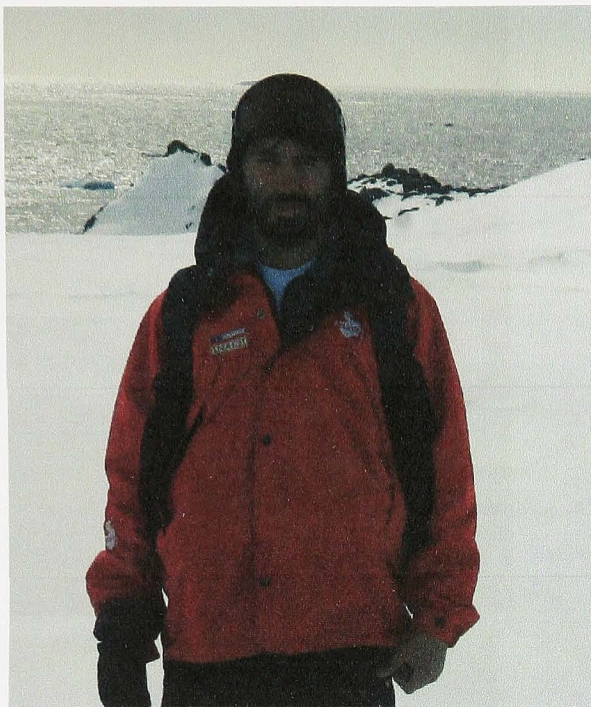
*Dr. Rodrigo Vásquez Salfate*  
**Presidente**

*Dr. Elie Poulin*  
**Evaluador**



Santiago, 26 de diciembre de 2011

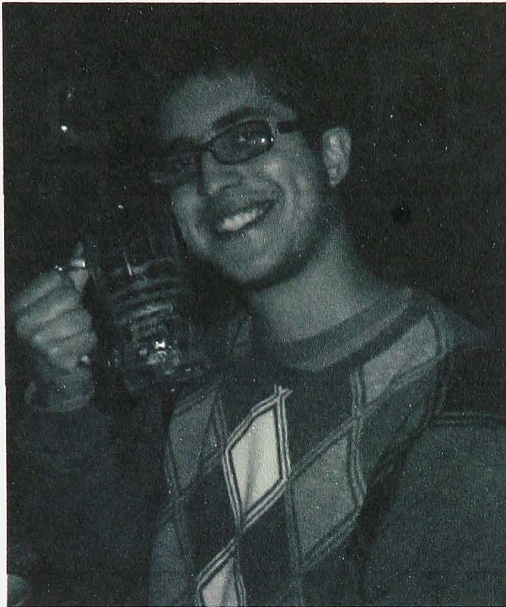


Pablo Andrés Negrete Espinosa cursó su educación básica en el colegio San José de Renca, logrando acceder al popular Liceo A-0 “Instituto Nacional José Miguel Carrera” en 1999. En este prestigioso establecimiento desarrollaría sus habilidades matemáticas y biológicas, siendo esta última, la herramienta que utilizaría para despertar su interés y motivación en el área de las ciencias ambientales que estaba muy profundamente dormida.

De esta forma, ingresa a la carrera de Biología con Mención en Medio Ambiente de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile en el año 2005. En sus primeros años, el gusto por la temática ambiental y la integridad con la comunidad, lo lleva a apoyar un proyecto de elaboración de Biodiesel con Erick Alvarado, Nicole Püschel, M<sup>a</sup> Eugenia Ramírez, Fabiola Peña y Néstor González, el cual obviamente no fue exitoso, pero fue un buen comienzo para encontrar su real vocación en la solución de la problemática ambiental.

En su interés por contribuir a la búsqueda de soluciones de carácter ambiental, se integra al Dr. Michel Sallaberry y Franco Perona realizando en conjunto uno de sus mayores proyectos en la temática de los efectos del cambio climático en la Antártica, el cual sólo desde la Ecofisiología y con el apoyo del Dr. Pablo Sabat logra ser exitoso. Así, ingresa en el laboratorio de Ecofisiología Animal, en el que permanece hasta nuestros días.

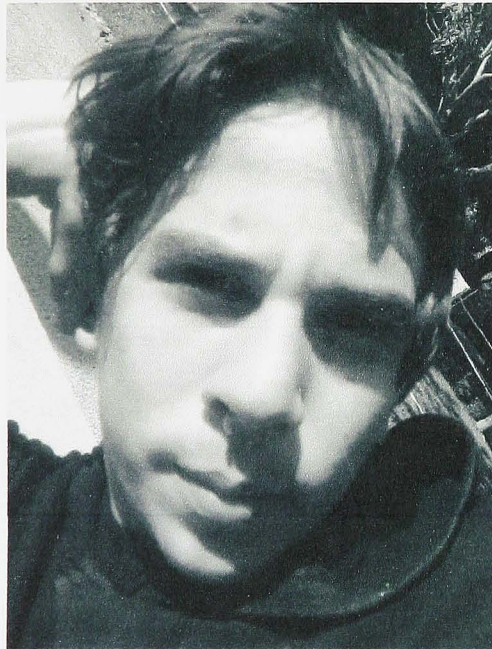




*Plans of what our futures hold  
Foolish lies of growing old  
It seems we're so invincible  
But the truth is so cold*

*When everything is laid to rest  
I have just one last request  
Will you stay?  
Will you stay away forever?*

*How do I live without the ones I love?  
Time still turns the pages of the book it's burned  
Place and time always on my mind  
I have so much to say but you're so far away*



*And the light you left remains  
but it's so hard to stay  
When I have so much to say  
and you're so far away...*

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

*A la querida memoria de  
Agustín Cabrera Camacho y Jonathan Salinas Castillo  
Hoy y siempre en nuestros corazones.*



## AGRADECIMIENTOS

A todos quienes hayan participado directa o indirectamente de este Seminario de Título, especialmente a los que me han brindado su apoyo en esta larga etapa universitaria.

Al Dr. Pablo Sabat por aceptarnos en el laboratorio cuando este proyecto era solo una idea vaga. Por sus correcciones y tolerancia, por exigirnos al máximo y estar siempre presente.

Al Dr. Michel Sallaberry por todo su apoyo, por escucharnos siempre con la mejor disposición para beneficiarnos con sus palabras y consejos amigables.

A Franco por involucrarme en este proyecto y permitirme realizar un sueño, por su constante alegría pese a los momentos de dificultad.

A la Dra. Petra Quillfeldt por su apoyo científico y colaboración a lo largo de esta Tesis. Al Dr. Ronna McGill y Dra. Christina Büßer por el apoyo en el análisis de isótopos. Al INACH por creer en este proyecto. A la Fuerza Aérea de Chile, al Dr. Gonzalo Suárez, a David Valenzuela y José Guerra. A Juan Carlos Torres y el MNHN de Santiago de Chile.

A todos en Ecofisiología, especialmente a Narváez, Grisel y Hugo por su alegría. A Sandra, Sazo, Claudio, Felipe, Mariana, Natalia y Fefe por apoyarme cuando más lo requería.

A mi mami, Jime, Caro, Lau, Andrea y Paula, a los padres de Jhony y a Daniela por seguir sonriendo y hacer más fácil este año tan difícil. A Chiki y Joyce mis turras, las adoro.

A mis amigos Sergio y Judas/Bignon. A Andrea, Kena y Hass, Faby y Giany por todos los momentos que compartimos en los últimos años, los extraño!. A Nicole pues “so close no matter how far”, y a Javi, Patty y Rox, no hubiese sido lo mismo sin ustedes, las amo chicas.

A Eve y Andrea; Erick, Néstor y sus familias y a Barceló, no saben cuanto los quiero, gracias por ser los primeros en tenderme su mano, y a Agustín y Jhony los amo por siempre.

A mi pequeña familia, a mis tíos, ma/padrinos a mis abuelas, Luz y Marta, por ser segundos padres para mí, acompañarme en todo momento y por la fe infinita que siempre he sentido de parte de ellos. A **todos** mis primos, especialmente a Javi y Miguelito mis hermanos.

Al Seba y a mi tío Pato, pues su lucha constante es motivo de inspiración para nosotros.

A Nicolás por apoyarme en las buenas, las más-o-menos y las remalas, por darme siempre tu opinión honesta, por ser mi mejor amigo desde siempre, por todo hermano, te amo.

A Rafael y Paulina, mis padres, por su sacrificio, cariño y confianza diaria, porque pese a todas las dificultades han logrado llevar a sus hijos al profesionalismo. Esta Tesis es vuestra.

# ÍNDICE DE CONTENIDOS

DEDICATORIA .....	ii
AGRADECIMIENTOS .....	iii
ÍNDICE DE TABLAS .....	vi
ÍNDICE DE FIGURAS .....	vii
RESUMEN .....	viii
ABSTRACT .....	x
1. INTRODUCCIÓN .....	1
<b>1.1 Efectos del cambio climático en la región septentrional de la Península</b>	
<b>Antártica (RSPA) .....</b>	<b>1</b>
<b>1.2 Los Pigoscélidos .....</b>	<b>3</b>
<b>1.3 Estimación de la dieta mediante el análisis de isótopos estables de carbono</b>	
<b>(<math>\delta^{13}\text{C}</math>) y nitrógeno (<math>\delta^{15}\text{N}</math>) .....</b>	<b>5</b>
2. OBJETIVOS .....	7
<b>2.1 Hipótesis y predicciones .....</b>	<b>8</b>
3. MÉTODOS .....	9
<b>3.1 Área de estudio .....</b>	<b>9</b>
<b>3.2 Toma de muestras .....</b>	<b>10</b>
<b>3.3 Análisis de isótopos .....</b>	<b>10</b>
<b>3.4 Datos complementarios .....</b>	<b>11</b>

3.5 Análisis estadísticos .....	12
3.6 Caracterización de la dieta .....	12
4. RESULTADOS .....	15
4.1 Análisis de isótopos de los pingüinos de la temporada inter-reproductiva .....	15
4.2 Composición de la dieta .....	17
4.3 Análisis y características del nicho isotópico .....	23
4.4 Variación estacional .....	25
4.5 Composición de la dieta en temporada reproductiva .....	26
4.6 Análisis del nicho isotópico en la temporada reproductiva .....	28
5. DISCUSIÓN .....	30
5.1 Consideraciones metodológicas .....	30
5.2 Composición isotópica y ecología trófica de los pingüinos Pigoscélidos durante la temporada migratoria .....	31
5.3 Cambios en la estrategia de forrajeo en el período migratorio .....	32
5.4 Cambios en la composición de la dieta en período migratorio .....	34
5.5 Hábitos alimentarios en la temporada reproductiva .....	35
6. CONCLUSIÓN .....	38
7. REFERENCIAS .....	40
7.1 Información de análisis de isótopos estables .....	40
7.2 Literatura citada .....	42

## ÍNDICE DE TABLAS

- Tabla 1** Contribución aproximada de las principales presas a la dieta de *P. adeliae*, *P. papua* y *P. antarctica* de las temporadas inter-reproductivas 1982-1984 y 2009.
- Tabla 2** Área de los polígonos convexos de los pingüinos Pigoscélidos de Isla Ardley en estudio durante las temporadas inter-reproductivas del período 1982-1984 y 2009.
- Tabla 3** Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (promedio  $\pm$  DE) de las muestras de sangre y plumas de los pingüinos Pigoscélidos de Isla Ardley en estudio, correspondientes a las temporadas migratoria y reproductiva.
- Tabla 4** Contribución aproximada de las principales presas a la dieta de los pingüinos Pigoscélidos de las temporadas reproductiva 2009-2010 y migratoria 2009.
- Tabla 5** Tamaño del nicho isotópico de los pingüinos Pigoscélidos de Isla Ardley durante las temporadas inter-reproductivas 2009 y reproductiva 2009-2010.

## ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1** Región Septentrional de la Península Antártica (RSPA).
- Figura 2** Ubicación de Isla Ardley en relación a la RSPA.
- Figura 3** Espacio  $\delta$  de los isótopos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  correspondiente al período inter-reproductivo 1982-1984 y 2009. Derivado de muestras de plumas
- Figura 4** Distribución de las firmas isotópicas de los Pígoscélicos de las temporadas inter-reproductivas 1982-1984 y 2009, y las principales presas en la RSPA. Analizado según (A) Solo  $\delta^{13}\text{C}$ , (B) Solo  $\delta^{15}\text{N}$  y (C) Variación de ambos isótopos corregidos por el factor de discriminación de plumas.
- Figura 5** Polígono mixto formado por las firmas isotópicas de las presas del pingüino de Adelia en la RSPA, período inter-reproductivo 1982-1984 y de 2009.
- Figura 6** Polígono mixto formado por las firmas isotópicas de las presas del pingüino Papua en la RSPA, período inter-reproductivo 1982-1984 y de 2009.
- Figura 7** Polígono mixto formado por las firmas isotópicas de las presas del pingüino Barbijo en la RSPA, período inter-reproductivo 1982-1984 y de 2009.
- Figura 8** Polígonos convexos durante las temporadas migratorias de inicio de la década de 1980 y 2009, por Adelia, Papua y Barbijo.
- Figura 9** Distribución de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las muestras de pluma y sangre, respectivas a las temporadas inter-reproductiva y reproductiva, corregidas por los factores de discriminación.
- Figura 10** Polígono mixto formado por las firmas isotópicas de las presas de los pingüinos de Adelia, Papua y Barbijo en la RSPA para la temporada reproductiva 2009-2010 (corregido por el factor de discriminación).
- Figura 11** Nichos isotópicos ocupados durante las temporadas inter-reproductiva 2009 y reproductiva 2009-2010, por Adelia, Papua y Barbijo.

## RESUMEN

Durante las últimas décadas, drásticas contracciones en la estructura de los hielos marinos y en las poblaciones de la especie clave, krill Antártico (*Euphausia superba*), han ocurrido junto con severas variaciones climáticas en la región boreal de la península Antártica. Se ha estimado que las poblaciones de pingüinos Pigoscélidos (*Pygoscelis*) habrían modificado su tamaño, distribución y dieta, dada su dependencia al hielo marino y disponibilidad de krill (especialmente en el pingüino de Adelia, *P. adeliae*), presumiéndose el desplazamiento de estos hacia el sur de la región, lo cual habría surgido como una nueva estrategia de forrajeo. Sin embargo, los estudios de hábitos alimentarios se han realizado durante el período reproductivo en el verano austral, siendo escasa la información de lo que sucede durante la migración invernal. Mediante el análisis de isótopos estables ( $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ) se realizó una inferencia de la dieta del período inter-reproductivo 2009 (plumas) y reproductivo 2009-2010 (sangre) actual, además mediante muestras históricas de plumas de entre los años 1982-1984 y los valores isotópicos de las principales presas se estimó los posibles efectos de la reducción del krill en los nichos isotópicos y hábitos alimentarios de los pingüinos *P. adeliae*, Barbijo (*P. antarctica*) y Papua (*P. papua*).

Las tres especies de pingüinos en estudio del período inter-reproductivo 2009 y Adelia del período inter-reproductivo 1982-1984 tuvieron, en general, menores valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y de  $\delta^{15}\text{N}$  y fueron más similares a los de krill Antártico y eufáusidos que del resto de las presas, indicando que el krill es parte importante de su dieta. Pingüinos de la temporada reproductiva y del período 1982-1984 tuvieron mayores valores isotópicos.

Los resultados del período inter-reproductivo sugieren que ha existido una disminución significativa en el consumo de peces y presas de alto nivel trófico, en los pingüinos *P.*

*papua* y *P. antarctica*, aumentando la inclusión de presas eufáusidas y de krill Antártico en el pingüino Adelia. Además, la firma isotópica de las especies sugiere que los sitios de forrajeo han variado significativamente a través del tiempo. Mientras que las variaciones de la temporada reproductiva están determinadas por la restricción de retornar a la colonia y la posible exclusión competitiva que ejerce *P. papua* sobre *P. adeliae* y *P. antarctica*. De esta forma, se infiere que las modificaciones en el ecosistema, han afectado los hábitos alimentarios de los Pigoscélidos, generando una nueva distribución de estos en el período migratorio lo que les permitiría suplir la disminución de krill.

## ABSTRACT

In recent decades drastic contractions in sea ice structure and in populations of key species, Antarctic krill (*Euphausia superba*), have occurred along with severe changes in the boreal region of the Antarctic Peninsula. It has been estimated that populations of Pygoscelid penguins (genus *Pygoscelis*) could modified their size, distribution and diet, given their dependence on sea ice and Antarctic krill availability, being assumed the movement of penguins south of the region, that would have emerged as a new foraging strategy.

However, dietary studies have been conducted during the reproductive period (in summer), with scarce information of what occurs during winter migration. Through the stable isotope analysis ( $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$ ) we performed a dietary approach to inter-breeding period (feathers) and breeding period (blood), in addition by examining museum specimens of period 1982-1984 (and main prey), we perform an estimate of the possible effect of reduced krill on the isotopic niche and dietary composition.

$\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values during the current inter-breeding period were lower and closer to the Antarctic krill, indicating that krill is an important part of their diet. Penguins during inter-breeding 1982-1984 and breeding period had higher isotopic values.

The results of inter-reproductive period suggest that there was a significant decrease in the consumption of fish and higher trophic level prey in Gentoo and Chinstrap penguins, increasing the incorporation of euphausiids and Antarctic krill preys. In addition, the isotopic signature of the species suggests that foraging sites have changed significantly over time. While variations of the breeding season are determined by the restriction of returning to the colony and the possible that Gentoo out-competed Adélie and Chinstrap. Thus, it

follows that changes in the ecosystem have affected the feeding habits of Pygoscelid, generating a new distribution of these in the migration period allowing to them supply the decrease in krill.

# 1. INTRODUCCIÓN

## 1.1 Efectos del cambio climático en la Región Septentrional de la Península Antártica (RSPA)

En el último siglo, nuestro planeta ha experimentado una drástica variación climática, la cual se ha desarrollado con una velocidad y severidad sin precedentes en al menos los últimos 1.000 años. Este fenómeno ha afectado principalmente la composición de los sistemas polares (e.g., Antártica y Groenlandia), debido a la vulnerabilidad que presentan ante la tendencia de aumento de la temperatura (Harangozo et al. 1994, Indermühle et al. 1999, Petit et al. 1999, IPCC 2001, Parmesan 2006).

En la Antártica, variaciones climáticas significativas a nivel regional han tenido lugar durante los últimos 50-60 años (Weatherly et al. 1991, Kejna 2003), registrándose en la RSPA (Fig. 1) uno de los aumentos de temperatura más drásticos a nivel global (0.5°C por década, según Meredith & King 2005, Steig et al. 2009), ligado a desplazamientos “anormales” de masas oceánicas y atmosféricas cálidas del Atlántico y Pacífico (Mayewski et al. 2009, McClintock et al. 2008). Más aún, estos fenómenos se han dado principalmente durante el invierno austral (Smith et al. 1996, Ferron et al. 2004), afectando la extensión y duración de la barrera de hielo que durante esta época depende de las condiciones climáticas (Murphy et al. 1995, Vaughan & Doake 1996). Estas variaciones han generado impactos significativos sobre los ecosistemas de la región que se encuentran fuertemente asociados a las características del clima polar (Loeb et al. 1997, Smetacek & Nicol 2005, Glaser et al. 2009). Por ejemplo se ha documentado la disminución de especies (invertebrados a vertebrados) en las zonas afectadas por los deshielos (Emslie & Patterson 2007, Quetin et al. 2007) y nuevas migraciones hacia el sur, o la extensión en los límites australes, de aquellas especies que exhibían cierto grado de intolerancia al hielo permanente

de invierno, entre ellas, las especies sub-Antárticas, distribuidas a lo largo del Arco de Escocia (Lynnes et al. 2002, Quillfeldt et al. 2010).

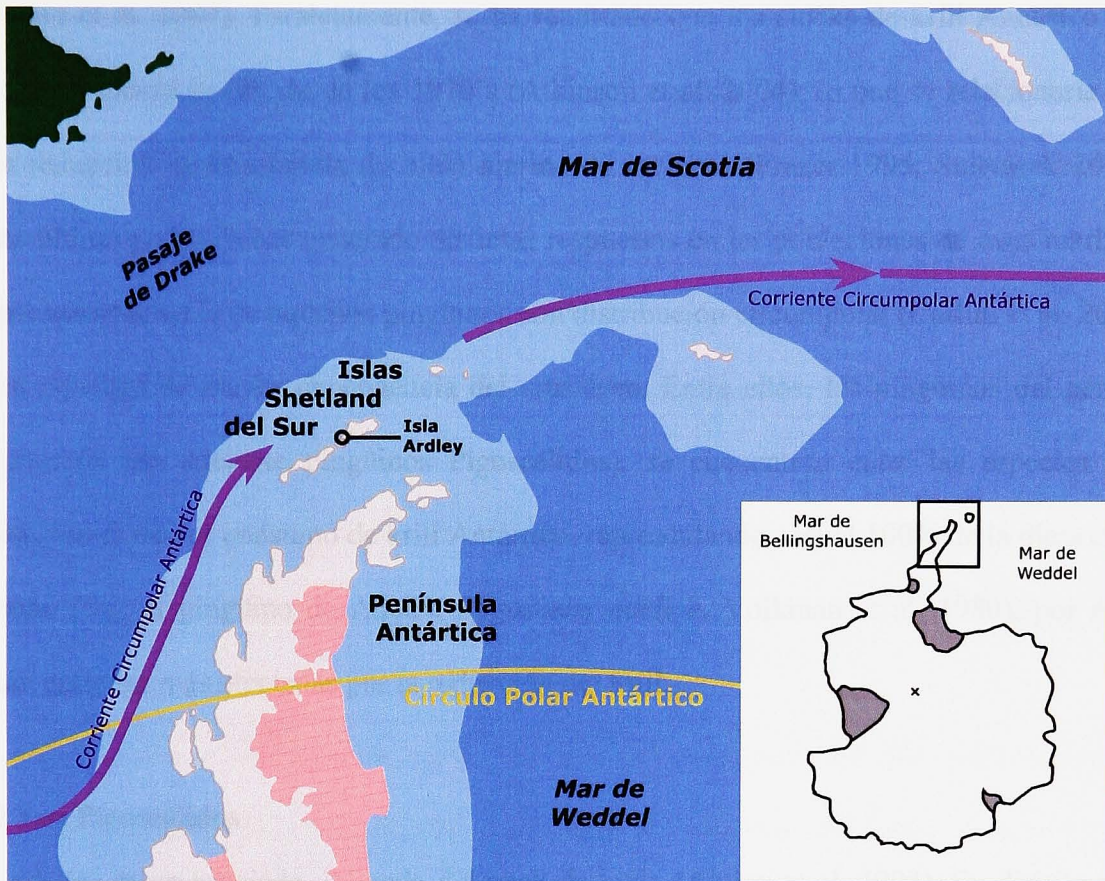


Fig. 1: Región Septentrional de la Península Antártica. Se destaca la posición de Isla Ardley al sureste de Isla Rey Jorge (IRJ), dentro del Archipiélago Shetland del Sur.

No obstante, el suceso ecológico de mayor relevancia ha sido la reducción de componentes claves del plancton, como el krill Antártico (*Euphausia superba*), especie clave de los ecosistemas del Océano Austral (Knox 1984), cuya importancia trófica radica en que es parte fundamental de la dieta de mamíferos marinos y aves marinas tales como albatros, cormoranes, golondrinas, petreles y pingüinos entre otros (Quillfeldt 2001). Se ha estimado que su eventual disminución (e.g., en tamaño poblacional, tamaño reproductivo, entre otros.) podría afectar a aquellos organismos que se especializan en el consumo del

crustáceo. En este sentido, se ha planteado que variaciones en la producción anual y éxito de reclutamiento de krill Antártico podría impactar a múltiples niveles en el ecosistema (Quetin et al. 2007). Paralelamente, se ha reportado que los stocks de krill Antártico han declinado desde la década de los 1970's (Atkinson et al. 2004), lo que se relacionaría con una reducción de la cubierta de hielo marino de invierno (Frazer 1996, Smetacek 2008). Esto último podría haber generado distintas respuestas en las poblaciones de aves marinas, especialmente en la de aquellos pingüinos con distribución circumpolar (Carlini et al. 2009) y en aquellos de mayor dependencia del crustáceo. Entre ellos, los pingüinos del género *Pygoscelis* (en adelante pingüinos Pigoscélidos), se encuentran entre las especies que presentan el mayor consumo de krill Antártico, representando casi el 100% de la dieta en el pasado (e.g. el pingüino de Adelia, *Pygoscelis adeliae*. Volkman et al. 1980), por ende están entre las más afectadas por la reducción del krill.

## 1.2 Los Pigoscélidos

*P. adeliae* es un asociado obligado del pack de hielo (Ainley et al. 1994). Su distribución (al igual que la del krill Antártico) es circumpolar (Carlini et al. 2009) y su dieta consiste casi exclusivamente de *E. superba* (Volkman et al. 1980, Emslie & McDaniel 2002). Por otra parte, el pingüino Barbijo (*P. antarctica*) y el pingüino Papúa (*P. papua*), son especies de mar abierto (Ainley et al. 1994, McClintock et al. 2008), las que se distribuyen a lo largo del Arco de Escocia, desde Islas Sandwich del Sur (*P. antarctica*) e Islas Malvinas (*P. papua*), hasta la península Antártica (Región de Palmer, 64° S; Woehler & Croxall 1997, Smith et al. 1999). Su dieta está basada en krill Antártico, pero en años de baja disponibilidad del crustáceo pueden complementar su dieta con peces y calamares (Berón et al. 2002, Rombolá et al. 2003). Sin embargo, numerosa evidencia sugiere la existencia de

cambios en el tipo de dieta, áreas de forrajeo y reproducción a lo largo del tiempo, además de la expansión en los límites australes de distribución de los pingüinos *P. papua* y *P. antarctica* (hacia Isla Anvers 64°S; 64°O) en las últimas décadas (Emslie et al. 1998).

Además, se han registrado variaciones en la densidad poblacional de los Pigoscélidos en la región (Woehler & Croxall 1997). Se ha sugerido que el crecimiento poblacional observado en el *P. papua* podría atribuirse a los aumentos de temperatura, considerando que históricamente es el pigoscélido de distribución más septentrional y por ende proviene de un hábitat más cálido. Al contrario, la reducción en el tamaño poblacional de *P. adeliae* al norte de la península Antártica, ha sido atribuida tanto a la declinación del krill como a la del hielo marino. Esto concuerda con el registro de incremento poblacional en las regiones ubicadas hacia el sur, (e.g., Mar de Ross. Taylor & Wilson 1990, Wilson et al. 2001, Kato A. & Ropert-Coudert Y. 2006, Sander 2007).

Por lo tanto, es posible hipotetizar que aquellas especies que actualmente se encuentren establecidas en la RSPA y que sean dependientes del hielo marino, 1) han variado su dieta, expandiéndola hacia otras potenciales presas, o alternativamente, 2) hayan aumentado su área de forrajeo, de manera de compensar la escasez del krill. De esta manera un estudio comparativo de los hábitos alimenticios de los pingüinos Pigoscélidos en las últimas décadas, permitiría contribuir al entendimiento de los efectos de las variaciones climáticas en la región en aquellas especies afectadas negativamente por la reducción del hielo y pérdida del krill, como en las que han sido aparentemente beneficiadas por la tendencia del deshielo marino en la región.

### **1.3 Estimación de la dieta mediante el análisis de isótopos estables de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ )**

Tradicionalmente, la dieta de las aves marinas ha sido analizada principalmente a través de las técnicas de obtención de muestras fecales, contenido estomacal (a través de la regurgitación y/o muerte de los ejemplares) y observación directa. Sin embargo, ante las características de las áreas y especies de estudio de la Antártica y los planes de gestión de las zonas protegidas, estos métodos resultan inapropiados e inexactos. Por ejemplo, el método de obtención de muestras fecales, requiere de la existencia de partes duras de las presas (como los otolitos de los peces) que no sean digeridas por el ave. La obtención de contenido estomacal por regurgitación, requiere de la alimentación previa del ejemplar en estudio, puede generar la muerte del ejemplar (Wilson 1984), contrario a los planes de gestión de la zona de estudio (Plan de Gestión ZAEP N°150). Además requiere de la existencia de partes duras. Finalmente, el método de observación directa, representa el método de mayor dificultad y de más alto costo, al considerar la preferencia de los pingüinos de alimentarse bajo la capa de hielo y la baja probabilidad de ocurrencia para las especies de mar abierto (e.g., *P. papua* y *P. antarctica*; véase Smetacek 2008). Además, esta metodología ha sido utilizada para caracterizar la dieta del período reproductivo, desconociéndose la alimentación de las especies en el período migratorio.

La incorporación de herramientas biogeoquímicas, tales como el análisis de la composición isotópica en tejidos de animales, ha sido de gran utilidad en los estudios de ecología trófica (Sabat & Martínez del Río 2002, Martínez del Río et al. 2008), debido a su bajo costo (Squeo & Ehleringer 2004), la capacidad de determinar dietas desconocidas de la cadena trófica (Hobson & Clark 1992, Sabat & Martínez del Río 2002) y a caracterizar las rutas tróficas conocidas (Inger & Bearhop 2008). Específicamente, el análisis de isótopos

estables de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ) ha sido utilizado para la estimación de la dieta de aves marinas (Hobson & Clark 1992). Además, a través del análisis de componentes como el plasma sanguíneo de una alta tasa de recambio, podemos obtener información de la dieta diaria (Quillfeldt et al. 2005). Mientras que, el análisis de otros componentes, como plumas o pelos, que son inertes y son formados en un intervalo de tiempo discreto, mantienen la información isotópica de los recursos que incorporan mientras que se forman (Martínez del Río et al. 2009).

Particularmente, el análisis de la “firma isotópica de nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ , véase metodología) entrega información del nivel trófico relativo de un organismo (Vander Zanden et al. 1997). Por otra parte, la firma isotópica de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) permite diferenciar entre la dependencia de un organismo de una trama trófica marina y terrestre y entre el uso de presas de origen costero o pelágico (Harrigan et al. 1989, Corbisier et al. 2004). Especialmente útil para el presente estudio resulta la diferencia geográfica en la firma isotópica de los productores primarios, permitiendo diferenciar los animales que forrajean hacia los polos (Quillfeldt et al. 2005). Más aún, análisis basados en la perspectiva de que cada animal se constituye (isotópicamente) de lo que se alimenta, han permitido explorar el nicho trófico y composición de la dieta de las especies en estudio.

Como se mencionó, la disminución actual en la abundancia del eufáusido *E. superba*, componente principal de la dieta de las aves marinas de Isla Ardley, favorecería un cambio en los hábitos alimentarios, lo que sería reflejado en variaciones de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ . En este estudio pretendemos demostrar que existe una variación de los patrones biológicos del ecosistema antártico, los cuales responderían a los efectos de sus variaciones abióticas. Específicamente, a través del análisis de los isótopos estables en tejidos de

especímenes de pingüinos, se estudiará el posible cambio en la dieta de las aves marinas del sector de la Isla Ardley y su relación con la disminución de *E. superba*.

Realizar una comparación de los hábitos alimentarios de *E. superba* en las décadas 1970-1980 y 1990-2010 y de la dieta del período de reproducción de *E. superba* (1990-1991) con la dieta de los ejemplares del género *Pygoscelis* en Isla Ardley (datos de la RSPAP) a partir del análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno, así como obtener un perfil actualizado de la inversión energética en las aves de las regiones Patagónicas y Antárticas. De esta forma, será posible determinar cómo el cambio en la dieta de las aves marinas de la zona de estudio se relaciona con el cambio climático y la disminución de *E. superba*.

### Esperanzas

- a) Obtener la dieta histórica para Isla Ardley y las especies de pingüinos que habitan en la región de la Isla King George y Ardley de la Península Antártica y establecer la relación entre las dietas de las especies de pingüinos y la disponibilidad de *E. superba* en las décadas 1970-1980 y 1990-2010.
- b) Estimar la dieta actual de las tres especies estudiadas del género *Pygoscelis* durante el período de reproducción 2009-2010.
- c) Estimar la dieta actual de las tres especies estudiadas del género *Pygoscelis* durante el período no reproductivo 2009.
- d) Realizar un análisis comparativo de los isótopos de carbono estables de carbono y nitrógeno actuales con los del período temprano de reproducción de *E. superba* de 1990.

## 2. OBJETIVOS

### **General**

Realizar una estimación de los hábitos alimenticios de la temporada inter-reproductiva 2009 y reproductiva 2009-2010 y de inicios del período de reducción de *E. superba* (en este estudio 1982-1984) de las especies del género *Pygoscelis* en Isla Ardley (sector norte RSPA), a partir del análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno. Se pretende obtener un perfil actualizado de la interacción predador/presa entre las especies de los pingüinos Pigoscélidos y krill Antártico. De este modo, este estudio se presenta como el primero en describir las nuevas características de la red trófica del ecosistema glacial Antártico, tras los continuos impactos del cambio climático.

### **Específicos**

- a) Obtener la firma isotópica para krill Antártico y las especies del género *Pygoscelis* de la región de la Isla Rey Jorge, a través de la literatura y las muestras de colección histórica (verificando las diferencias respectivas tanto para nivel trófico ( $\delta^{15}\text{N}$ ), como para variaciones a nivel de nicho observadas en los valores de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ )).
- b) Estimar la dieta actual de las tres especies existentes del género *Pygoscelis*, relativa al período de reproducción 2009-2010.
- c) Estimar la dieta actual de las tres especies existentes del género *Pygoscelis*, relativa al período migratorio 2009.
- d) Realizar un análisis comparativo de las variaciones en firma isotópica de carbono y nitrógeno actuales, con los del período temprano de decaimiento del krill en la década de 1980.

## 2.1 Hipótesis y predicciones

Las variaciones ecosistémicas de las últimas tres décadas en la región septentrional de la Península Antártica, así como en los stocks poblacionales de *E. superba*, componente casi exclusivo de la dieta de *P. adeliae* y recurso básico de *P. antarctica* y *P. papua*, favorece un cambio en los hábitos alimentarios de estas especies. Por lo tanto, se postula que la dieta actual de las especies del género *Pygoscelis* del sector norte de la RSPA ha variado en consideración a la dieta histórica de los últimos 30 años en Isla Ardley.

Se espera entonces encontrar diferencias temporales en las firmas isotópicas de las tres especies de pingüinos Pigoscélidos, específicamente, una correspondencia con las firmas correspondientes a potenciales nuevos componentes de la dieta en el período actual, tales como nototénidos, anfípodos y cefalópodos. Alternativamente, esperamos encontrar una variación en la estrategia de forrajeo, correspondiente a una extensión o modificación del área de forrajeo. Por otra parte, postulamos que aquellos individuos de la especie *P. adeliae*, los cuales presentan una dieta estricta en *E. superba*, podrían presentar descensos poblacionales críticos, lo que será verificado con una comparación, a través de una revisión bibliográfica.

### 3. MÉTODOS

#### 3.1 Área de Estudio

El presente estudio se llevo a cabo en el sector oriental de la península Ardley (62°13'S; 58°54'O sureste de Isla Rey Jorge, Fig. 2), Islas Shetland del Sur, en la RSPA; y dentro de la Zona Antártica Especialmente Protegida N° 150 (ZAEP 150). En esta zona las tres especies de pingüinos Pigoscélidos, *P. adeliae*, *P. antarctica* y *P. papua*, han establecido colonias reproductivas, siendo predominante la de esta última especie (con más de 4000 parejas reproductivas para la temporada 2005/2006, Plan de Gestión ZAEP N°150. 2009).

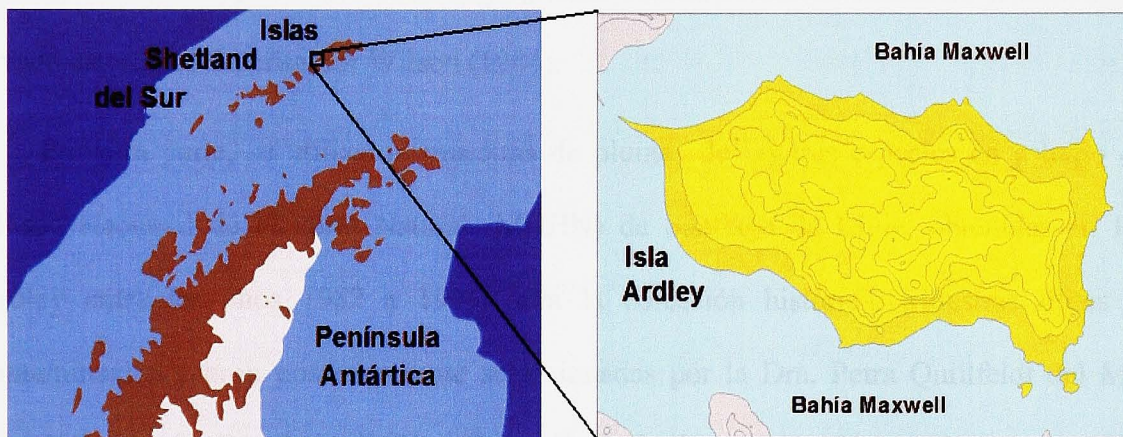


Fig. 2: Ubicación de Isla Ardley en relación a la región septentrional de la Península Antártica (Derivado del proyecto 153, IGM-INACH, Mapping and GIS of South Shetland Islands).

El muestreo se realizó, entre el 16 de Noviembre de 2009 y el 2 de febrero de 2010. Se muestrearon las tres especies de pingüinos Pigoscélidos en sus respectivos períodos reproductivos. No obstante, debido al desfase con el que inician su ciclo reproductivo, el muestreo estuvo estructurado de la siguiente manera: *P. adeliae*, que presenta con un mes de anterioridad su período reproductivo (Smith et al. 1999, Becker et al. 2002), se muestreó durante el período de incubación de huevos y crianza; mientras que *P. papua* y *P.*

*antarctica*, durante la temporada de cortejo, reproducción e incubación 2009, e incubación y crianza 2010, respectivamente.

### **3.2 Toma de Muestras**

El muestreo de plumas y sangre estomacal se realizó mediante la captura (a través de un chinguillo) de los ejemplares adultos cercanos a los guijarros de anidación, evitando perturbar a los individuos que estuvieran anidando. Las muestras de plumas fueron conservadas en bolsas plásticas, mientras que las muestras de sangre fueron conservadas en alcohol en tubos *ependorf*. Presas regurgitadas fueron obtenidas mediante el método de lavado estomacal descrito por Wilson (1984).

Por otra parte, se utilizaron muestras de plumas de las tres especies en estudio del Museo Nacional de Historia Natural (MNHN) de Santiago de Chile, obtenidas en Isla Ardley entre los años 1982 a 1984, para la colección histórica. Muestras libres de contaminación fueron posteriormente seleccionadas por la Dra. Petra Quillfeldt del Max Planck Institut für Ornithologie, Vogelwarte Radolfzell, para el análisis de isótopos estables de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ).

### **3.3 Análisis de Isótopos**

Una única pluma, libres de contaminación aparente, fue cortada en pequeños fragmentos usando tijeras de acero inoxidable. Los análisis de isótopos de carbono y nitrógeno se llevaron a cabo en muestras de 0.65-0.7 mg. Las proporciones de isótopos de carbono y nitrógeno fueron medidas simultáneamente por flujos continuos de radio isotópico con espectrometría de masas (CF-IRMS) usando un Analizador Elemental Costech (EA) unido a un Espectrómetro de masas Thermo Finnigan Delta Plus XP. Las proporciones de

isótopos estables fueron expresados en notación  $\delta$  como desviaciones de partes por miles (‰) de los estándares internacionales V-Pee dee belemnites (carbon) y AIR (nitrógeno), de acuerdo a la ecuación  $\delta X = [(R \text{ muestra}/R \text{ standard}) - 1] \times 1000$  donde X es  $N^{15}$  o  $C^{13}$  y R es la proporción correspondiente de  $N^{15}/N^{14}$  o  $C^{13}/C^{12}$ . Basado en estándares internacionales (triptófano, véase Quillfeldt et al. 2010), la precisión analítica ( $\pm$  SD) fue estimado como  $\pm 0.18\%$  y  $\pm 0.17\%$  para  $\delta N^{15}$  y  $\delta C^{13}$ , respectivamente.

### 3.4 Datos Complementarios

Paralelo al estudio de los ejemplares, se obtuvieron valores de  $\delta^{15}N$  y  $\delta^{13}C$  de plumas, sangre y cáscaras de huevo, de las especies *P. papua*, *P. adeliae* y *P. antarctica* de la literatura, con la finalidad de: (1) reconocer tendencias o variaciones en los valores de  $\delta^{15}N$  y  $\delta^{13}C$ , ya sea por efecto regional y/o de tejido utilizado y (2) complementar la información obtenida de la colección histórica. De esta manera, se corrigió la variación observada en los tejidos por un factor de discriminación común para cada tejido (diferencia de la proporción isotópica del consumidor al incorporar los nutrientes de la presa, Bond & Jones 2009), utilizando los siguientes valores: 1.0 ‰ en  $\delta^{13}C$  y 4.4‰ en  $\delta^{15}N$  para plumas y 0.02‰ en  $\delta^{13}C$  y 2.72‰ en  $\delta^{15}N$  en sangre. Estos valores fueron obtenidos de un pingüino de penacho amarillo (*Eudyptes crysocom*) del estudio de Cherel et al. (2005), siendo coincidentes con el rango común de valores de otros estudios (Bond & Jones 2009) y con el enriquecimiento trófico (Kelly 2000, Inger & Bearhop 2008). Cabe destacar, que no se utilizó el valor de Polito et al. (2011) para *P. papua* en plumas, puesto que fue obtenido posterior a la muda, con ejemplares en cautiverio y bajo una dieta distinta a la de regiones Antárticas.

### 3.5 Análisis Estadísticos, composición de la dieta y determinación del nicho isotópico

Se realizó un análisis de las firmas isotópicas obtenidas de las temporadas inter-reproductiva y reproductiva en estudio, realizando un ANOVA de medidas repetidas, para estimar las diferencias entre el análisis de isótopos de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las tres especies de pingüinos Pigoscélidos en el tiempo. De manera previa se realizó un test de Shapiro-Wilk para probar su normalidad (siendo  $p > 0.05$ ), y un test *a posteriori* de Tukey para caracterizar la diferencia entre grupos. Estos análisis fueron realizados con el programa Statistica 7.0.

Posterior a la obtención de los valores isotópicos, se procedió a determinar la composición de la dieta y el nicho isotópico de cada una de las especies de pingüinos Pigoscélidos en estudio:

- Composición de la dieta

Se estimó la composición de la dieta, mediante el método (Programa) Isosource (Phillips & Gregg 2003), el que consiste en determinar la incorporación más probable de las principales presas de una especie en estudio a través de sus valores isotópicos representativos (denominado “firma isotópica”, véase Cherel et al. 2008). En resumidos pasos, el programa Isosource calcula la posible proporción de cada presa en la dieta, a través de (i) crear combinaciones que sean posibles soluciones para la obtención de la proporción (en porcentaje) adecuada de la incorporación de cada presa en la dieta (en proporciones que sumen 100%), (ii) Se computariza el valor isotópico de la mezcla de los valores de cada presa y (iii) Este valor predictivo se compara con el valor “real” de la especie en estudio obtenido de la medición de isótopos. Si el valor es igual al valor real, o tiene una ligera tolerancia (denominada tolerancia de masa), como el  $\pm 0.1\%$ , esta posible solución es almacenada y exhibida. Dado que en este estudio se utilizaron dos variables isotópicas

( $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ ), las soluciones de la búsqueda de la proporción adecuada de cada presa en la dieta, se da en un sistema bidimensional formando un polígono, este es denominado polígono de mezcla isotópica o simplemente “polígono mixto”. De esta manera, el análisis requiere de (1) El valor isotópico de los ejemplares en estudio corregido por su factor de discriminación y (2) los valores de las 5 presas de mayor contribución de la dieta de los organismos en estudio. Por ello, se realizó una búsqueda bibliográfica de los principales componentes (Krill y secundarios) de la dieta de Pigoscélidos. Posteriormente, esta búsqueda se expandió hacia los valores de isótopos estables de carbono ( $\delta^{13}\text{C}$ ) y nitrógeno ( $\delta^{15}\text{N}$ ) de estas presas, con la finalidad de obtener un valor representativo de cada tipo de presa. Se tuvieron las siguientes consideraciones con las presas potenciales de la dieta de los Pigoscélidos, para el cálculo en el programa Isosource:

**i. Krill Antártico (*Euphausia superba*):** Solo se consideraron los valores de los ejemplares adultos, pertenecientes a la región más cercana al área de estudio, en las inmediaciones de las Islas Shetland del Sur (ISS). Además, no se consideraron los estudios que describieran el valor de un solo isótopo, es decir solo nitrógeno o solo carbono (lo que tampoco fue considerado para ningún presa tipo).

**ii. Krill Glacial (*Euphausia crystallophias*):** Descrita como una de las especies que complementan la dieta de los pingüinos *P. adeliae* y *P. antarctica*, y de mayor relevancia en aguas neríticas y en zonas australes de la Antártica. Debido a la importante proporción en la que se presenta, esta especie fue analizada en la dieta de *P. adeliae* y *P. antarctica*, a pesar de que solo se obtuvieron valores de Terre Adélie (66°S).

**iii. Otros Eufáusidos:** En este ítem se consideraron los eufáusidos de mayor importancia en el Océano Austral, tras las especies ya mencionadas. Se consideraron los

valores de las siguientes especies: *Euphausia vallentini*, *E. frigida*, *E. triacantha*, *Thysanoessa spp.* y *Thysanoessa macrura*. Además solo se consideraron las especies de la RSPA y de las cercanías de la región, pero ubicadas dentro del frente polar.

**iv. Anfípodos:** Los anfípodos han sido descritos en la dieta de las tres especies de Pigoscélidos, usualmente como elementos trazas (Volkman 1980, Berón 2002 y Dauby et al. 2003). Entre ellos, el más importante ha sido *Themisto gaudichaudii*, por lo que se utilizaron los valores de esta especie proveniente de la RSPA. No se utilizó en el *P. papua*, debido a la ingesta de peces y calamares en esta especie.

**v. Peces:** Son el segundo elemento más importante en la dieta de los Pigoscélidos, tras el krill Antártico, especialmente en el *P. papua*. En este ítem, destacan los nototénidos (Nototheniidae) del género *Lepidonotothen* (Rombolá 2002), que fueron analizados en la dieta de las tres especies de Pigoscélidos. La firma isotópica del resto de los peces, fue analizada solo en el *P. papua*.

**vi. Calamares:** Componente inferior, solo mencionado como elemento traza en la dieta del *P. papua* (Berón, 2002). Solo fue analizado en esta especie.

Finalmente, la estimación de la dieta se realizó usando los valores obtenidos en cada temporada, corregidos con el factor de enriquecimiento. Se utilizó como firma isotópica de cada presa, el promedio de valores obtenidos (excepto en el Krill Glacial, donde se utilizó el valor de un solo estudio). Se analizó la proporción más probable de cada fuente, empleando un incremento de un 1% (es decir, se analiza cada posible solución incrementando cada fuente en una centésima de su valor) y una tolerancia de masa, i.e., el valor isotópico obtenido de las mezclas de proporciones más probables creadas por el programa comparada con el valor isotópico real (firma isotópica), de un  $\pm 0.1\%$  (excepto en

*Pygoscelis antarctica* de 2009, en el cual se requirió una tolerancia de un  $\pm 0.11\%$  por su bajo valor de  $\delta N^{15}$ , véase Phillips et al. 2005).

- Nicho isotópico

El análisis del nicho isotópico, correspondió a la medición del espacio formado por los valores isotópicos, utilizados en forma de coordenadas cartesianas (Quillfeldt et al. 2005, Newsome et al. 2007). En este sentido, primero se tomaron los valores de  $\delta^{13}C$  y  $\delta^{15}N$  de las tres especies de pingüinos Pigoscélidos por año y por tejido (plumas y sangre), verificando diferencias entre las plumas del período 1982-1984 y 2009, y las muestras de plumas temporada reproductiva 2009 y sangre temporada reproductiva 2009-2010, a través de los valores del ANOVA de medidas repetidas. Posteriormente, se utilizó el método denominado Análisis de Polígonos Convexos (véase Martínez del Río et al. 2009), para estimar la amplitud del nicho trófico de la especie en estudio, tomando la distancia de cada punto individual hacia los centroides (puntos de valores medios del polígono) como estimación de la amplitud del nicho. Mientras que se utilizó el eje de  $\delta^{13}C$ , como dimensión ambiental del nicho (véase Newsome et al. 2007). En este sentido, se analizó a nivel local en la temporada reproductiva el gradiente de hábitat dentro-fuera de la costa según su valor de  $\delta^{13}C$  y a una mayor escala en la temporada migratoria el gradiente Antártico-Subantártico (Cherel & Hobson 2007).

## 4. RESULTADOS

### 4.1 Análisis de isótopos de los pingüinos de la temporada inter-reproductiva

Las tres especies en estudio presentaron diferencias significativas entre las firmas isotópicas obtenidas de las muestras de plumas de las temporadas inter-reproductivas de inicios de la década de 1980 (en adelante período 1982-1984) y 2009: *P. adeliae* (MANOVA, Wilks' lambda,  $F_{(2, 15)} = 11.432$ ,  $p < 0.001$ ), *P. papua* ( $F_{(2, 19)} = 8.821$ ,  $p = 0.0019$ ), *P. antarctica* ( $F_{(2, 12)} = 10.952$ ,  $p = 0.0019$ ). Para el caso de  $\delta^{13}\text{C}$ , todas las especies presentaron valores más enriquecidos en  $^{13}\text{C}$  (menos negativos) en el período 1982-1984: *P. adeliae* (ANOVA  $\delta^{13}\text{C}$ :  $F_{1,16} = 24.26$ ,  $p < 0.001$ ), *P. papua* ( $F_{1, 20} = 10.62$ ,  $p = 0.0039$ ) y *P. antarctica* ( $F_{1, 13} = 17.45$ ,  $p = 0.001$ ). Los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  difirieron en las especies *P. papua* (ANOVA  $\delta^{15}\text{N}$ :  $F_{1, 20} = 16.13$ ,  $p < 0.001$ ) y *P. antarctica* ( $F_{1, 13} = 13.49$ ,  $p = 0.0028$ ), pero no presentó diferencias entre temporadas en el caso del *P. adeliae* ( $F_{1,16} = 0.21$ ,  $p = 0.651$ , Fig. 3).

En cuanto a la ecología trófica, se observó una separación latitudinal de las comunidades de acuerdo a sus valores de  $\delta^{13}\text{C}$  (Fig. 4a - 4b), presentando valores inferiores aquellas comunidades Antárticas dependientes de fitoplancton, el cual en esta región presenta valores muy negativos de  $\delta^{13}\text{C}$ . De esta forma, los pingüinos fueron separados por sus valores isotópicos, presentando aquellos del período 2009 valores más cercanos a fitoplancton y los del período 1982-1984 mayores valores, los que relacionamos a una dieta de origen mixto de fitoplancton y macroalgas (estos últimos de valores más enriquecidos de  $\delta^{13}\text{C}$ , Fig. 4a). Además, según la proporción de  $^{15}\text{N}$  en las plumas, los Pigoscélidos de 2009 y *P. adeliae* del período 1982-1984 se asignaron al 3° nivel trófico, mientras que los pingüinos *P. papua* y *P. antarctica* del período 1982-1984 se asignaron al 4° nivel trófico, según la división de niveles tróficos realizada por Dunton (2001).

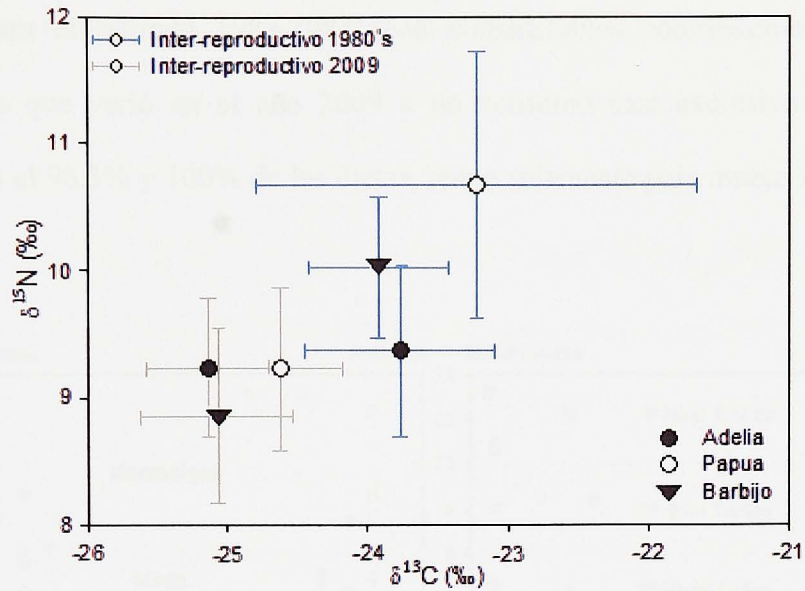


Fig. 3: Espacio  $\delta$  de isótopos estables de carbono y nitrógeno de las muestras de plumas de los pingüinos Pigoscélidos, de los períodos inter-reproductivo 1982-1984 (azul) y 2009 (gris).

Por otra parte, el análisis de los valores corregidos por el factor de discriminación para plumas ( $1.0\text{‰}$   $\delta^{13}\text{C}$  y  $4.4\text{‰}$   $\delta^{15}\text{N}$ ), reveló en *P. adeliae*, *P. papua* y *P. antarctica* de 2009, firmas isotópicas similares a las de krill Antártico, y superiores a los eufáusidos en *P. papua* y *P. antarctica* del período 1982-1984, sugiriendo el consumo de presas de mayor jerarquía trófica (Fig. 4b- 4c).

#### 4.2 Composición de la dieta

La composición de la dieta se analizó sobre las cinco principales presas de cada especie, indicando en el período 2009 un mayor consumo de eufáusidos que en el período 1982-1984. En este sentido, el análisis revela que *P. adeliae* incorporó casi exclusivamente eufáusidos (krill Antártico, krill Glacial y otros eufáusidos), con más del 90% de contribución a la dieta, en ambas temporadas (Fig. 5). Las especies *P. papua* y *P. antarctica* presentaron una firma isotópica consistente con una dieta basada principalmente en

eufáusidos para el período 1982-1984 (con considerables contribuciones de peces y anfípodos), la que varió en el año 2009 a un consumo casi exclusivo de eufáusidos, constituyendo el 96.3% y 100% de las dietas, respectivamente para ambas especies (Fig. 6 y 7).

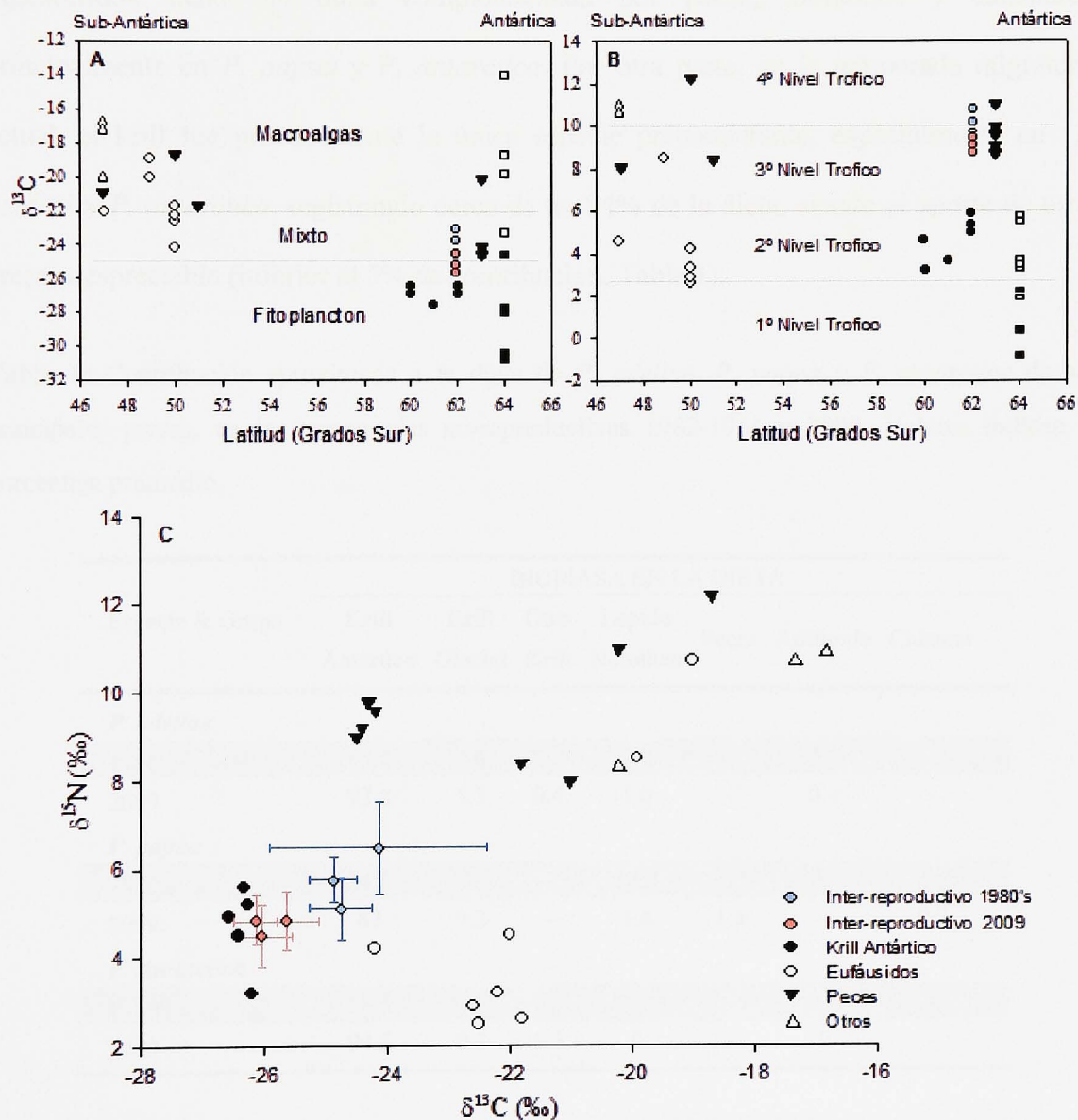
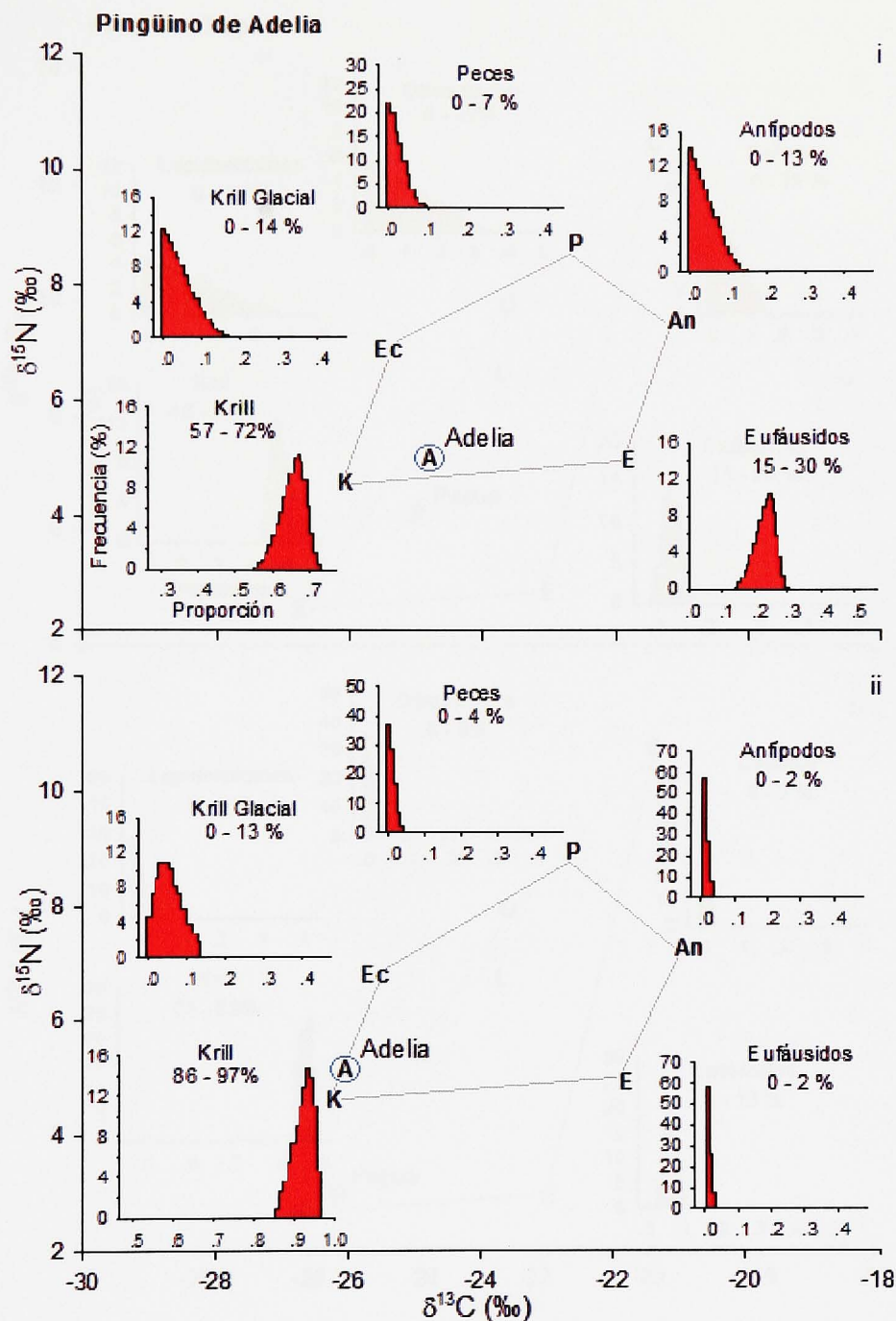


Fig. 4: Distribución de las firmas isotópicas de los pingüinos Pigoscélidos y sus principales presas en las temporadas inter-reproductivas 1982-1984 (círculos azules) y 2009 (círculos rojos) en la región septentrional de la Península Antártica (RSPA). Analizado según (A) Solo  $\delta^{13}\text{C}$ , (B) Solo  $\delta^{15}\text{N}$  y (C) Variación de ambos isótopos corregidos por el factor de discriminación de plumas.

En términos de la contribución del krill Antártico, éste fue el item de mayor contribución a la dieta para las dos temporadas inter-reproductivas en estudio, representando más del 50% de la dieta. A nivel específico, la contribución del crustáceo fue inferior, representando menos del 66% de la dieta para las tres especies de pingüinos Pigoscélidos siendo la dieta complementada por peces, anfípodos y calamares, principalmente en *P. papua* y *P. antarctica*. Por otra parte, en la temporada migratoria actual, el krill fue prácticamente la única especie preponderante, especialmente en *P. adeliae* y *P. antarctica*, registrando cerca de un 94% de la dieta, siendo el aporte de otras presas despreciable (inferior al 5% de contribución, Tabla 1).

**Tabla 1:** Contribución aproximada a la dieta de *P. adeliae*, *P. papua* y *P. antarctica* de sus principales presas, en las temporadas no-reproductivas 1982-1984 y 2009. Valores indican el porcentaje promedio.

Especie & Grupo	BIOMASA EN LA DIETA						
	Krill Antártico	Krill Glacial	Otro Krill	Lepido Notothen	Peces	Anfípodo	Calamar
<b><i>P. adeliae</i></b>							
1980's	65.5	4.6	23.6	2.2	-	4.1	-
2009	92.8	5.3	0.4	1.0	-	0.4	-
<b><i>P. papua</i></b>							
1980's	54.8	15.3	-	13.2	10.2	-	6.5
2009	87	9.3	-	1.8	1.3	-	0.7
<b><i>P. Antarctica</i></b>							
1980's	56.5	17.9	8.7	8.7	-	8.1	-
2009	94.5	0.3	5.3	0	-	0	-



*Fig. 5:* Polígono mixto formado por las firmas isotópicas de las presas del *P. adeliae* (corregido por el factor de discriminación) en la región septentrional de la Península Antártica, para la temporada migratoria de inicios de la década de 1980(i) y de 2009 (ii). Histogramas muestran el rango de contribución más probable de las presas del *P. adeliae* (A). Los valores exhibidos representan el rango entre los percentiles 1-99%.

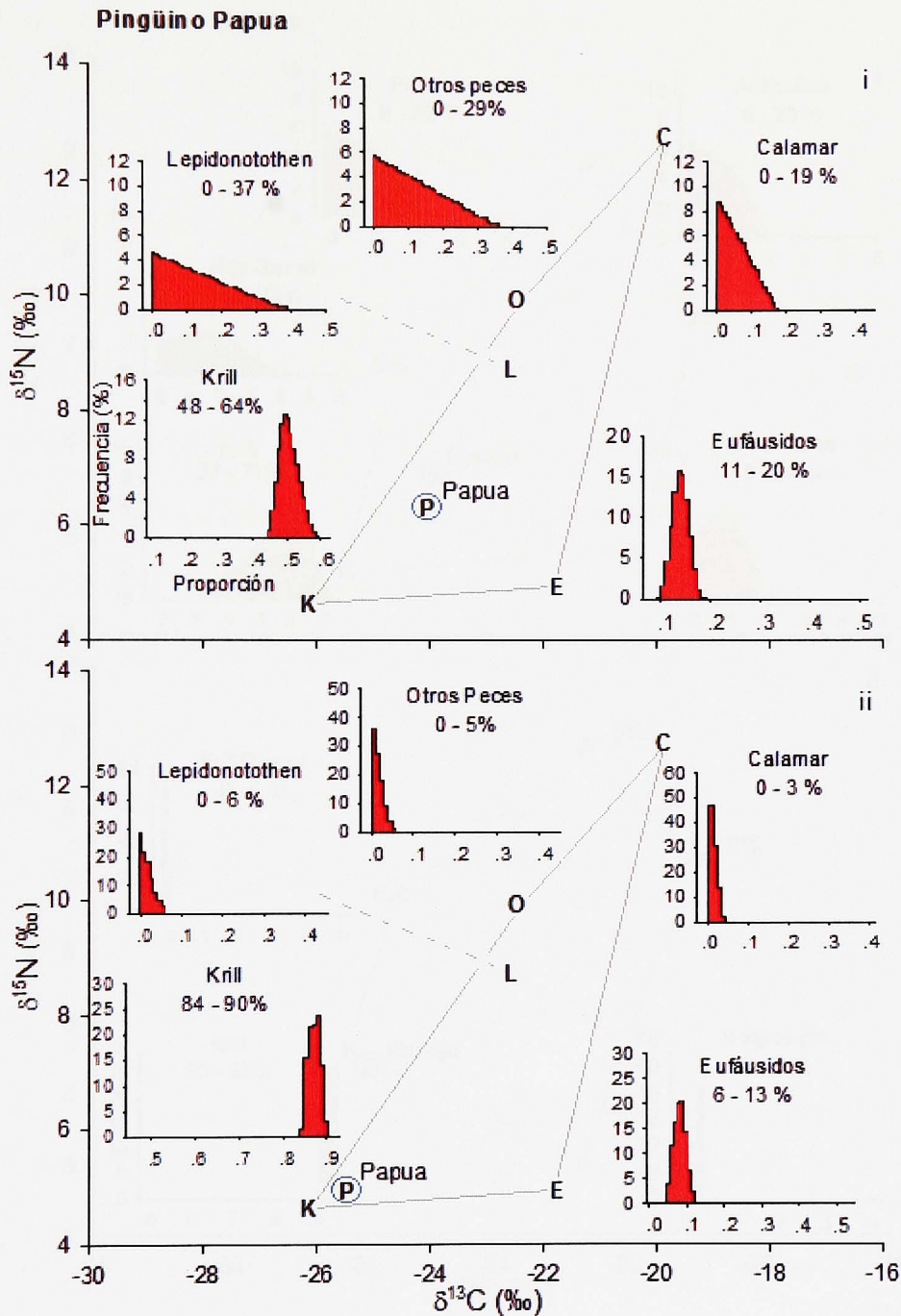


Fig. 6: Polígono mixto formado por las firmas isotópicas de las presas del *P. papua* en la región septentrional de la Península Antártica para la temporada migratoria de inicios de la década de 1980 (corregido por el factor de discriminación). Histogramas muestran el rango de contribución más probable de las presas del pingüino de *P. papua* (P). Los valores exhibidos representan el rango entre los percentiles 1-99%.

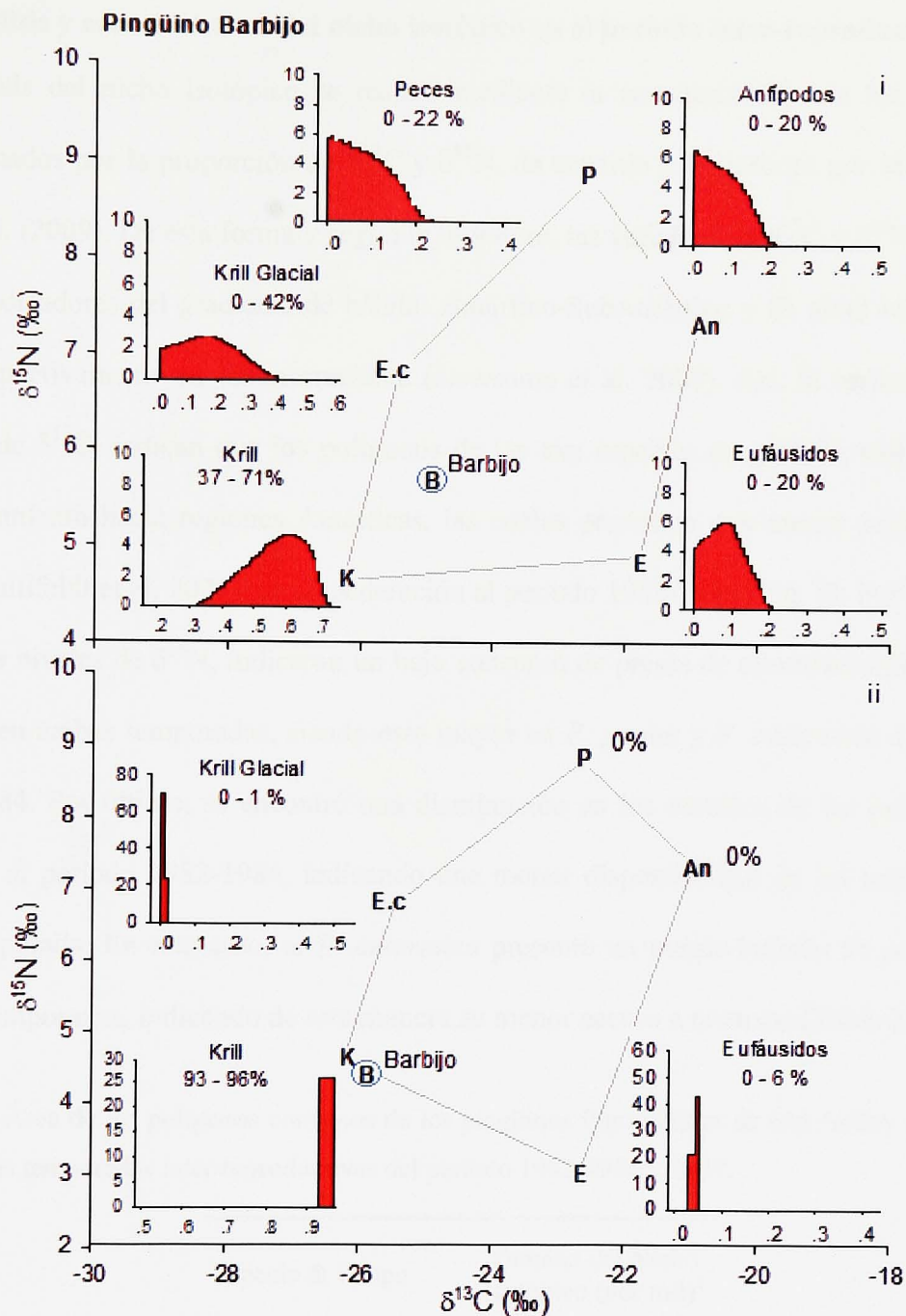


Fig. 7: Polígono mixto formado por las firmas isotópicas de las presas del *P. antarctica* en la región septentrional de la Península Antártica para la temporada migratoria de inicios de la década de 1980 (corregido por el factor de discriminación). Histogramas muestran el rango de contribución más probable de las presas del *P. antarctica* (B). Los valores exhibidos representan el rango entre los percentiles 1-99%.

### 4.3 Análisis y características del nicho isotópico en el período inter-reproductivo

El análisis del nicho isotópico se realizó mediante la caracterización de los polígonos determinados por la proporción de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ , de acuerdo a lo descrito por Martínez del Río et al. (2009). De esta forma y según la literatura, las variables de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  se usaron como indicadores del gradiente de hábitat Antártico-SubAntártico y de nivel trófico bajo-alto, respectivamente en orden creciente (Newsome et al. 2007). Así, la variación en los niveles de  $\delta^{13}\text{C}$ , indican que los polígonos de las tres especies en general, exhibieron un desplazamiento hacia regiones Antárticas, las cuales presentan una menor proporción de  $\delta^{13}\text{C}$  (Quillfeldt et al. 2005), en consideración al período 1982-1984 (Fig. 8). Por otra parte, los bajos niveles de  $\delta^{15}\text{N}$ , indicaron un bajo consumo de presas de alto nivel trófico en *P. adeliae* en ambas temporadas, siendo este mayor en *P. papua* y *P. antarctica* del período 1982-1984. Por último, se encontró una disminución en los tamaños de los polígonos en relación al período 1982-1984, indicando una menor disponibilidad de los recursos para esta temporada. En este caso, el *P. antarctica* presentó un menor tamaño de polígono en ambas temporadas, indicando de esta manera su menor acceso a recursos (Tabla 2).

**Tabla 2:** Área de los polígonos convexos de los pingüinos Pigoscélidos de Isla Ardley en estudio, durante las temporadas inter-reproductivas del período 1982-1984 y 2009.

Especie & Grupo	Tamaño del Nicho Isotópico (por mil) <sup>2</sup>
<b><i>P. adeliae</i></b>	
1980's	2.64
2009	1.47
<b><i>P. papua</i></b>	
1980's	2.66
2009	1.43
<b><i>P. Antarctica</i></b>	
1980's	1.43
2009	0.89

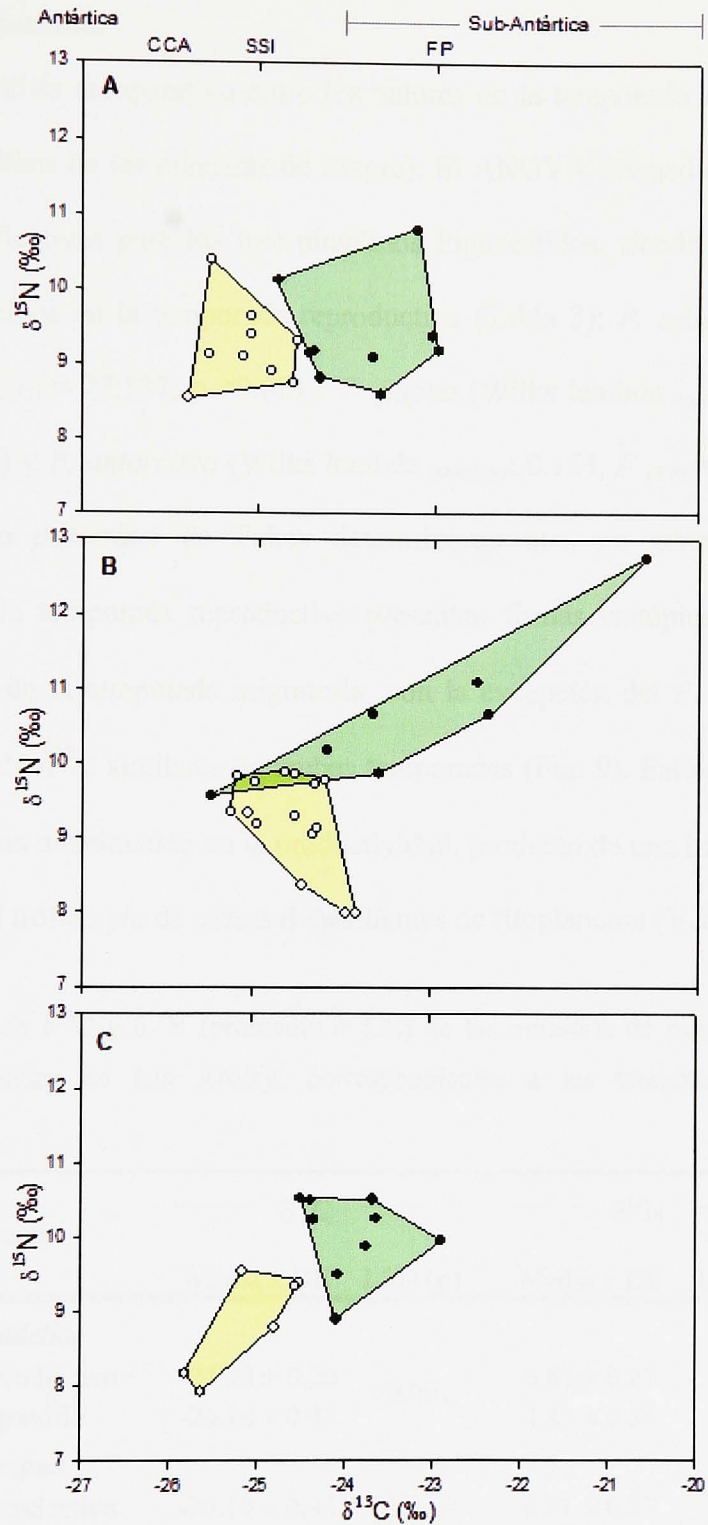


Fig. 8: Polígonos convexos durante el período migratorio 2009 (amarillo) y 1982-1984 (verde), por *P. adeliae* (A), *P. papua* (B) y *P. antarctica* (C). Zonas estimadas de forrajeo en la región septentrional de la Península Antártica en el Océano Austral. CCA: Corriente circumpolar Antártica, SSI: Islas Shetland del Sur y FP: Frente Polar.

#### 4.4 Variación estacional

Se realizó un análisis comparativo entre los valores de la temporada inter-reproductiva y reproductiva (análisis de las muestras de sangre). El ANOVA de medidas repetidas arrojó diferencias significativas para los tres pingüinos Pigoscélidos, siendo en general, ambos isótopos enriquecidos en la temporada reproductiva (Tabla 3): *P. adeliae* (Wilks lambda <sub>ADELIA</sub>: 0.169,  $F_{(2,11)} = 27.137$ ,  $p < 0.001$ ), *P. papua* (Wilks lambda <sub>PAPUA</sub>: 0.327,  $F_{(2,18)} = 18.560$ ,  $p < 0.001$ ) y *P. antarctica* (Wilks lambda <sub>BARBIJO</sub>: 0.154,  $F_{(2,8)} = 21.949$ ,  $p < 0.001$ ). Comparaciones *a posteriori* de Tukey determinaron que, en general, los pingüinos Pigoscélidos de la temporada reproductiva presentan firmas isotópicas de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  mayores que los de la temporada migratoria, con la excepción del *P. antarctica*, el cual presenta valores de  $\delta^{13}\text{C}$  similares en ambas temporadas (Fig. 9). Estos resultados indican que ha existido una disminución en la productividad, producto de una incorporación mayor de presas de nivel trófico y/o de presas dependientes de fitoplancton (Véase Tabla 4).

**Tabla 3:** Valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (promedio  $\pm$  DE) de las muestras de sangre y plumas de los pingüinos Pigoscélidos de Isla Ardley, correspondientes a las temporadas migratoria y reproductiva.

Especie	$\delta^{13}\text{C}$		$\delta^{15}\text{N}$	
	Media $\pm$ DE	LSD (p)	Media $\pm$ DE	LSD (p)
<b><i>P. adeliae</i></b>				
Reproductivo	-24.98 $\pm$ 0.20	<0.001	5.67 $\pm$ 0.27	0.004
Migratorio	-26.14 $\pm$ 0.43		4.83 $\pm$ 0.54	
<b><i>P. papua</i></b>				
Reproductivo	-25.10 $\pm$ 0.44	0.018	6.01 $\pm$ 0.27	<0.001
Migratorio	-25.63 $\pm$ 0.44		4.82 $\pm$ 0.60	
<b><i>P. Antarctica</i></b>				
Reproductivo	-25.73 $\pm$ 0.24	0.186	6.35 $\pm$ 0.21	<0.001
Migratorio	-26.08 $\pm$ 0.55		4.46 $\pm$ 0.68	

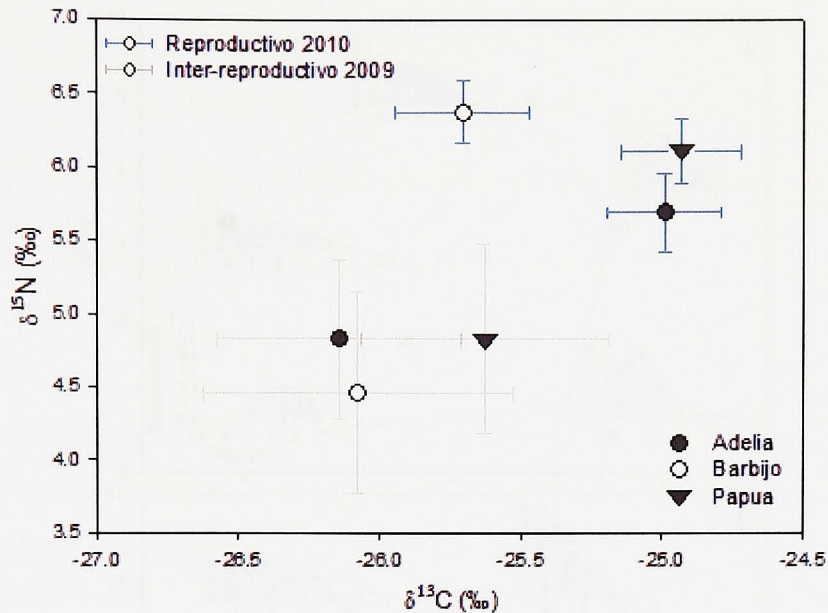


Fig. 9: Distribución de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  de las muestras de pluma (gris) y sangre (azul), corregidas por los factores de discriminación, correspondientes a las temporadas inter-reproductivas y reproductivas.

#### 4.5 Composición de la dieta en temporada reproductiva

El análisis sobre las muestras de sangre de la temporada reproductiva 2009-2010 arrojó importantes diferencias inter-específicas en la incorporación de krill Antártico y krill Glacial en las especies de Pigoscélidos de la temporada reproductiva. En este sentido, se destaca la incorporación mayoritaria de krill Glacial (74.5%) por parte del *P. antarctica*, resultado inverso a lo exhibido (en las otras temporadas y especies) en este estudio, como es el caso de *P. papua* que incorporó mínimamente krill Glacial (1.1%), siendo superior su consumo de krill Antártico (74.0%). De manera similar al *P. papua*, más del 75% de la dieta de *P. adeliae* derivaron de krill Antártico y krill Glacial, aunque la proporción de este último fue significativa (20.5%). Por ello, ambos debieron complementar al menos un 25% de su dieta con otro tipo de presas (e.g. peces, anfípodos, calamares y/u otros eufáusidos) (Véase Figura 10 y Tabla 4).

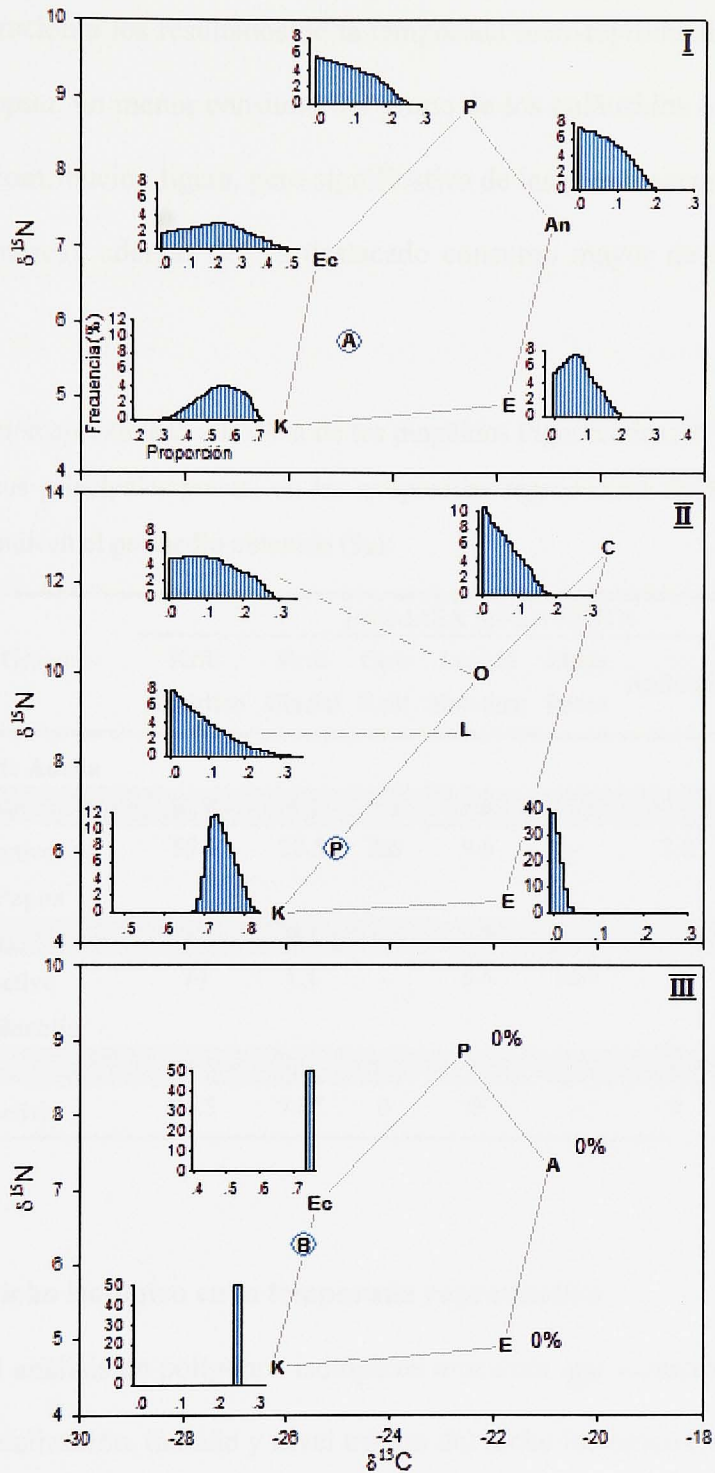


Fig.10: Polígono mixto formado por las firmas isotópicas de las presas de los pingüinos *P. adeliae* (I), *P. papua* (II) y *P. antarctica* (III) en la región septentrional de la Península Antártica para la temporada reproductiva 2009-2010 (corregido por el factor de discriminación). Histogramas muestran el rango de contribución entre los percentiles 1-99%.

En comparación a los resultados de la temporada inter-reproductiva, se encontró en *P. adeliae* y *P. papua*, un menor consumo del grupo de los eufáusidos (especialmente krill Antártico) y una contribución ligera, pero significativa de las presas secundarias (e.g. peces, anfípodos y calamares), además del ya destacado consumo mayor de krill Glacial en *P. antarctica*.

**Tabla 4:** Contribución aproximada a la dieta de los pingüinos Pigoscélidos (*P. adeliae*, *P. papua* y *P. antarctica*) de sus principales presas, en las temporadas reproductiva 2009-2010 y migratoria 2009. Los valores indican el promedio obtenido (%).

Especie & Grupo	BIOMASA EN LA DIETA						
	Krill Antártico	Krill Glacial	Otro Krill	Lepido Notothen	Otros Peces	Anfipodo	Calamar
<b>Pingüino de Adelia</b>							
Migratorio	92.8	5.3	0.4	1.0	-	0.4	-
Reproductivo	55.1	20.5	7.6	9.6	-	7.2	-
<b>Pingüino Papua</b>							
Migratorio	87	9.3	-	1.8	1.3	-	0.7
Reproductivo	74	1.1	-	8.5	10.7	-	5.7
<b>Pingüino Barbijo</b>							
Migratorio	94.5	0.3	5.3	0	-	0	-
Reproductivo	25.5	74.5	0	0	-	0	-

#### 4.6 Análisis del nicho isotópico en la temporada reproductiva

Los resultados del análisis de polígonos isotópicos muestran una variación estacional inter-específica en la localización, tamaño y nivel trófico del nicho isotópico (Véase Tabla 5, Fig. 11). En este sentido, el *P. adeliae* ha exhibido una mayor variación en las firmas isotópicas de  $\delta^{13}\text{C}$ , indicativo de la ocupación de hábitats de distinta productividad entre las temporadas, relacionado al desplazamiento entre nichos (Newsome et al. 2007). Los pingüinos *P. papua* y *P. antarctica* presentan una variación menor o poco significativa en

este sentido, migrando hacia sectores ubicados en latitudes cercanas. Sin embargo, la variable de  $\delta^{15}\text{N}$ , nos indica que *P. antarctica* consume presas de un nivel trófico significativamente mayor en el período migratorio.

A nivel inter-específico en la temporada reproductiva (Fig. 11 polígonos azul), los nichos isotópicos de *P. adeliae* y *P. papua* en el eje de  $\delta^{13}\text{C}$  se ubicaron hacia mayores valores, indicativo (a escala local) de zonas de forrajeo cercanas a la costa (Cherel & Hobson 2007a).

Por último, las tres especies de Pigoscélidos, en general, presentarían nichos isotópicos de una magnitud inferior en la temporada reproductiva, en comparación a la temporada inter-reproductiva (Tabla 5).

**Tabla 5:** Tamaño del nicho isotópico de los pingüinos Pigoscélidos de Isla Ardley, durante las temporadas inter-reproductivas 2009 y reproductiva 2009-2010.

Espece & Grupo	Tamaño del Nicho Isotópico (por mil) <sup>2</sup>
<b><i>P. adeliae</i></b>	
Inter-reproductivo	1.47
Reproductivo	0.19
<b><i>P. papua</i></b>	
Inter-reproductivo	1.43
Reproductivo	0.32
<b><i>P. Antarctica</i></b>	
Inter-reproductivo	0.89
Reproductivo	0.21

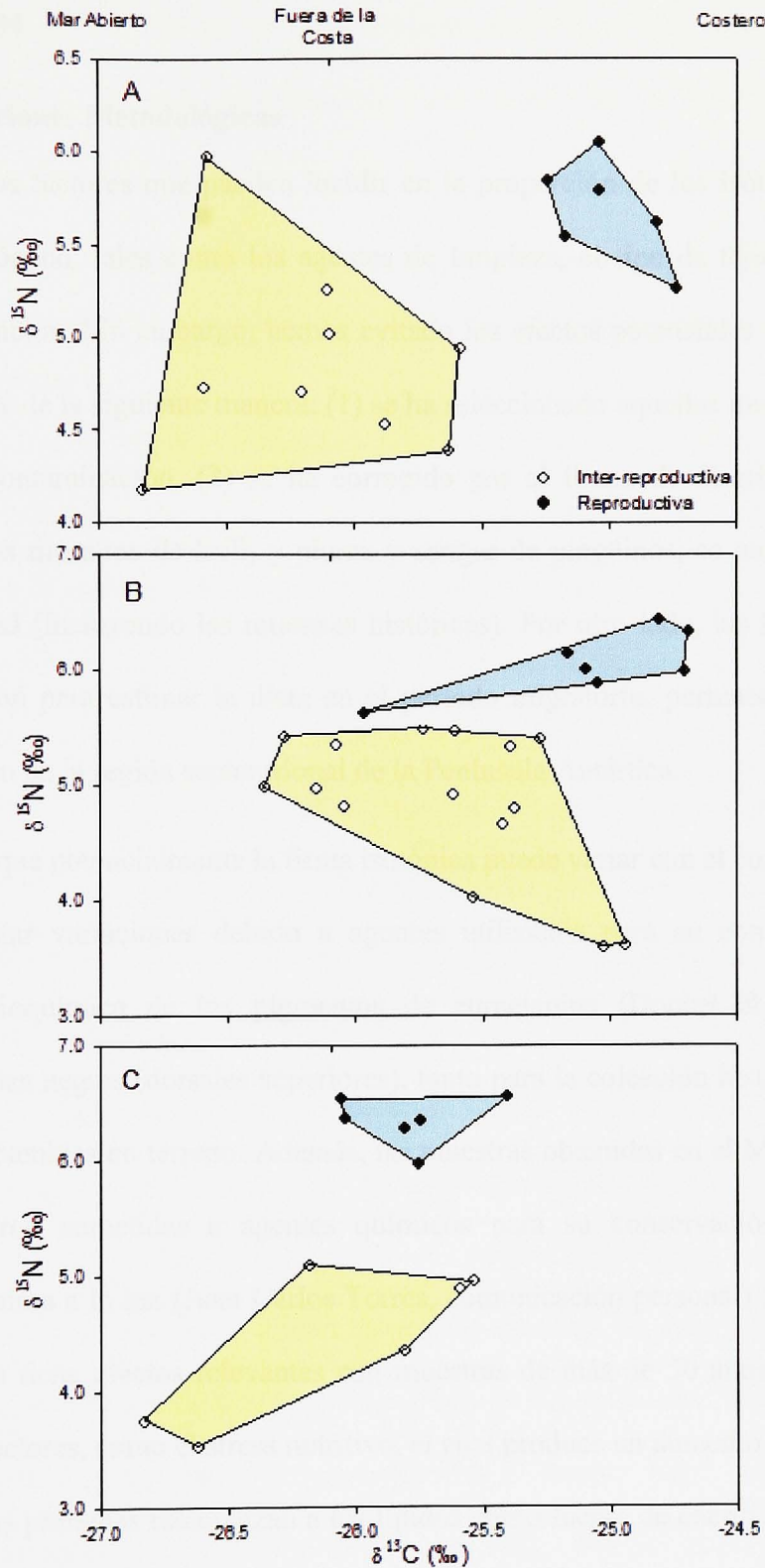


Fig. 11: Nichos isotópicos ocupados durante las temporadas inter-reproductiva 2009 (amarillo pálido) y reproductiva 2009-2010 (azul pálido), por *P. adeliae* (A), *P. papua* (B) y *P. antarctica* (C). Zonas estimadas de forrajeo desde la costa (únicamente) para el período reproductivo.

## 5. DISCUSIÓN

### 5.1 Consideraciones Metodológicas

Existen diversos factores que pueden incidir en la proporción de los isótopos estables de carbono y nitrógeno, tales como los agentes de limpieza, el tipo de tejido utilizado y la región de obtención. Sin embargo, hemos evitado los efectos potenciales de estos factores respectivamente de la siguiente manera: (1) se ha seleccionado aquellas muestras sin rastros evidentes de contaminación, (2) se ha corregido por el factor de discriminación de los tejidos y (3) las muestras de krill, y pluma y sangre de pingüinos, se han obtenido en la misma localidad (incluyendo las muestras históricas). Por otro lado, las firmas isotópicas que se utilizaron para estimar la dieta en el período migratorio, pertenecieron a sectores definidos dentro de la región septentrional de la Península Antártica.

Debido a que potencialmente la firma isotópica puede variar con el color de la pluma o pueden presentar variaciones debido a agentes utilizados para su conservación o por degradación bioquímica de los pigmentos de eumelanina (Doucet & Hill 2009), se utilizaron plumas negras (dorsales superiores), tanto para la colección histórica, como para las muestras obtenidas en terreno. Además, las muestras obtenidas en el MNHN (Santiago, Chile) no fueron sometidas a agentes químicos para su conservación, teniendo una exposición mínima a la luz (Juan Carlos Torres, comunicación personal) y la variación de pigmentos sólo tiene efectos relevantes con muestras de más de 50 años (Armenta et al. 2008). Otros factores, como el stress nutritivo, el cual produce un aumento en los niveles de  $\delta^{15}\text{N}$  cuando las proteínas reemplazan a los lípidos como fuente de energía, fue descartado, ya que nuestros resultados han presentado una disminución o la mantención de este isótopo. Por lo tanto, tenemos seguridad de que sólo la variación trófica en la ingesta (observado en

los distintos valores de  $\delta^{15}\text{N}$ ) y/o la migración hacia sectores de una distinta productividad primaria (solo en  $\delta^{13}\text{C}$ ) habrían influenciado los valores de isótopos de carbono y nitrógeno registrados.

## **5.2 Composición isotópica y ecología trófica de los pingüinos Pigoscélidos durante la temporada migratoria**

En términos de su nivel trófico, los resultados del análisis de isótopos son concordantes a lo descrito en la literatura, observándose mayores valores de  $\delta^{15}\text{N}$  a una mayor jerarquía trófica dentro de la comunidad (Dunton 2001, Quillfeldt 2005, Newsome et al. 2007). De esta forma, las firmas isotópicas de las presas de los pingüinos han sido segregadas, caracterizándose los eufáusidos en un nivel trófico inferior que peces, anfípodos y calamares. Además, su bajo valor de  $\delta^{13}\text{C}$ , permite asociarlo al material particulado de fitoplancton (Tabla 1). Por otro lado los valores mayores encontrados en peces y calamares estarían asociados a crustáceos y algunos tipos de peces dependientes de microalgas (véase Dunton 2001, Schmidt et al. 2003, Nyssen 2005). Así, la diferenciación en el  $\delta^{15}\text{N}$  de los pingüinos para la temporada inter-reproductiva, infiere variaciones en el consumo de crustáceos y otras presas, entre los inicios de la década de 1980 y el 2009. Efectivamente, encontramos que las firmas isotópicas de *P. adeliae*, corregidas por el factor de discriminación de los tejidos de pluma, presentan menores valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en ambas temporadas migratorias, siendo similar al observado en los eufáusidos. Por el contrario, *P. papua* y *P. antarctica*, presentan firmas isotópicas de mayor valor isotópico al de los eufáusidos en la temporada inter-reproductiva de 1982-1984, lo que implica que estas especies probablemente debieron incorporar presas de un mayor nivel trófico, tales como cefalópodos, anfípodos o peces en una mayor proporción. Sin embargo, *P. papua* y *P.*

*antarctica* para la temporada migratoria actual, presentan firmas isotópicas similares a las de *P. adeliae*, lo que sugiere un cambio en las estrategias de forrajeo, que los han llevado a la mayor ingesta de crustáceos.

Paralelamente, la disminución en los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  observada en las tres especies de Pigoscélidos, apunta a que estas especies habrían ocupado un nicho ecológico distinto en el período migratorio actual, desplazándose hacia sectores de menor productividad, asociados a los bajos niveles de fitoplancton de las regiones más australes del Océano Austral. Además, hemos encontrado diferencias a nivel inter-específico en las firmas isotópicas en invierno, presentándose valores más enriquecidos de  $\delta^{13}\text{C}$  en el *P. papua*. Esto sugiere que el *P. papua*, forrajearía y se desplazaría en regiones distintas a las de *P. adeliae* y *P. antarctica* en su migración por el mar de Scotia, asociado probablemente al hábitat más “polar” de *P. adeliae*. (Smetacek 2008). Esto concuerda con lo descrito en ecosistemas marinos Antárticos, donde se ha encontrado que los organismos de regiones de mayor cercanía al polo y en aguas lejanas a la costa, presentan menores valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en sus tejidos debido principalmente a diferencias en la firma isotópica de fitoplancton y macroalgas (Polito et al. 2011).

### **5.3 Cambios en la estrategia de forrajeo en el período migratorio**

Se ha descrito que la composición alimentaria del *P. papua* en los sectores septentrionales del Mar del Scotia, depende de la localización latitudinal en el período post-reproductivo (Berón et al. 2002). Sin embargo, dado que los pingüinos Pigoscélidos de las regiones cercanas a la Antártica, realizan una migración boreal hacia el Océano Austral durante el invierno y que la mayoría de los análisis de los hábitos alimentarios ha sido realizada en el

período reproductivo mediante técnicas de obtenido de contenido estomacal y muestras fecales (Volkman et al. 1980, Rombolá et al. 2003), la información de sus hábitos alimentarios en este período ha sido escasa o nula. Tomando en cuenta que el gradiente latitudinal entre los hábitats Antártico y sub-Antártico, ha sido caracterizado por su diferencia de valores de  $\delta^{13}\text{C}$  en aguas Antárticas (Quillfeldt et al. 2005, Cherel et al. 2007) y la alimentación relativamente oceánica y pelágica de los pingüinos Pigoscélidos (Cherel et al. 2008, McClintock et al. 2008), la disminución de  $\delta^{13}\text{C}$  y la variación en los polígonos convexos sugiere que ha existido un desplazamiento en la región de forrajeo de estas especies, hacia nichos tróficos localizados en sectores más australes, lo cual ha ocurrido concurrentemente con una disminución en la disponibilidad de sus recursos.

Más aún, variaciones inter-específicas indican que en la temporada inter-reproductiva de los 1980's, *P. adeliae* forrajeaba a latitudes mayores, con mayor accesibilidad a los recursos, siendo estos de un bajo nivel trófico. Estos resultados concuerdan con la literatura que ubica al *P. adeliae* a latitudes mayores, cercano a la barrera de hielo y por ende con mayor acceso a los eufáusidos (de bajo nivel trófico, McClintock et al. 2008). Mientras que los pingüinos *P. papua* y *P. antarctica* tendrían una localización más boreal con mayor adición de peces y presas de alto nivel trófico en la dieta. Esto es consistente con estudios de regiones boreales del Océano Austral, que indican que estas especies tienen una mayor incorporación de peces y cefalópodos a niveles sub-Antárticos (Berón et al. 2002)

Por último, nuestros resultados son consistentes con la hipótesis que postula que la reducción en los límites septentrionales del hielo marino de las últimas décadas ha afectado la migración y estrategias de forrajeo de los pingüinos Pigoscélidos, especialmente sobre el *P. adeliae* (Yuan & Martinson 2000). Sin embargo, en la última década estudios realizados

en el *P. antarctica* han indicado que esta especie podría migrar hacia el norte en años de bajas temperaturas y amplia extensión del hielo marino (Trivelpiece et al. 2007), consumiendo presas de mayor nivel trófico. De esta forma, la variación climática inter-anual también podría generar cambios significativos en la estrategia alimentaria y migración de estas especies, especialmente en los pingüinos *P. papua* y *P. antarctica* de historias de vida más asociada al clima de tundra, propio de los sectores sub-Antárticos.

#### **5.4 Cambios en la composición de la dieta en período migratorio**

El análisis de las firmas isotópicas de  $\delta^{15}\text{N}$ , reveló la existencia de cambios significativos en la incorporación de presas de un nivel trófico mayor en la dieta de los pingüinos Pigoscélidos, en comparación al nivel que presentaban a inicios de la década de 1980. Los resultados del análisis sobre la composición de la dieta corroboran, en general, estos cambios, observándose el aumento en la incorporación de krill Antártico, en desmedro de otras presas, como peces y anfípodos.

Los resultados en el *P. adeliae* sugieren que la modificación en su estrategia de forrajeo desde consumidor exclusivo de eufáusidos, hacia la especialización en krill Antártico (Tabla 4), tendría relación con los resultados de disminución de la disponibilidad de recursos (Tabla 2) y el desplazamiento del nicho ecológico hacia sectores cercanos a la Península Antártica, coincidiendo con estudios sobre la disminución de las poblaciones del norte de la Antártica (Smith et al. 1999, Parmesan 2006).

Por otra parte, los resultados sobre la composición alimentaria de *P. papua* y *P. antarctica* sugieren que la incorporación de peces, cefalópodos y anfípodos en la década de 1980 responde a la migración “normal” de los pingüinos Pigoscélidos hacia regiones sub-

Antárticas (Berón et al. 2002), mientras que la mayor incorporación de krill Antártico y el consumo exclusivo de eufáusidos en general, responde al igual que en *P. adeliae*, a la modificación de las áreas de forrajeo y la disminución de los recursos en general. En este contexto, estos resultados coinciden con lo descrito por Rombolá et al (2003), quienes reportan un aumento en el consumo de eufáusidos en el período reproductivo, concluyendo que la estructura de hielo marino afecta la composición de la dieta.

En definitiva, nuestros resultados sugieren que existiría un aumento en la incorporación de krill Antártico en los Pigoscélidos en relación a la década de 1980 y que éste dependería de los efectos de las variaciones climáticas y ecológicas del sistema. Sin embargo, los hábitos alimentarios de estas especies podrían ser afectados por la migración, hábitats e historias de vida de cada especie, particularmente en el *P. adeliae*, que debido a su hábitat de hielo marino dependería en mayor medida de la disponibilidad del crustáceo.

### **5.5 Hábitos alimentarios del período reproductivo**

Los resultados del análisis de las muestras de sangre indican, en general, un aumento significativo en los valores de isótopos en la temporada reproductiva para las tres especies de pingüinos Pigoscélidos, siendo estas firmas isotópicas mayores a las de los eufáusidos y específicamente al krill Antártico. Así, estimamos que los Pigoscélidos durante la temporada reproductiva, presentan una estrategia de forrajeo distinta al período inter-reproductivo complementando su dieta con presas de mayor nivel trófico, tales como peces, cefalópodos y anfípodos. Además, la variación de  $\delta^{13}\text{C}$  a nivel inter-específico (Tabla 3), sugiere que los pingüinos *P. papua* y *P. antarctica* forrajearían en nichos de características similares en ambas temporadas. Por el contrario, *P. adeliae* que presenta una marcada variación estacional en sus niveles de  $\delta^{13}\text{C}$ , ocuparía distintos hábitats entre los períodos

migratorio y reproductivo. De esta forma, el análisis de polígonos isotópicos indica en *P. adeliae* un menor nivel de  $\delta^{13}\text{C}$  para la temporada inter-reproductiva, lo que sugiere que este se desplaza durante la migración hacia sectores más australes que los de su colonia reproductiva ubicada en la Isla Rey Jorge. Mientras que los valores similares de  $\delta^{13}\text{C}$  en *P. papua* y *P. antarctica*, indicaría que estas especies estarían manteniendo hábitats similares y/o desplazándose levemente durante la migración. Los resultados observados en el *P. adeliae*, concuerdan con los estudios sobre reducción en la extensión del hielo marino, que permitiría el desplazamiento de esta especie hacia regiones más australes durante la migración (Yuan & Martinson 2000, Meyer et al. 2010). De igual manera, la menor variación en *P. papua* y *P. antarctica* coincidiría con estudios y planteamientos que indican que *P. papua* presenta una “migración sedentaria” (Williams 1995, Wilson 1998).

El análisis de los polígonos isotópicos en la temporada reproductiva, indica que el *P. papua* se encuentra forrajeando a una menor distancia de la costa que *P. adeliae* y *P. antarctica* (Véase Cherel & Hobson 2007) y presentando un nicho isotópico de mayor tamaño. Por ello, inferimos que *P. papua* estaría desplazando competitivamente a *P. adeliae* y *P. antarctica*, los cuales deben forrajear alejándose de la costa y con menor cantidad de recursos. Estos resultados coinciden con estudios que plantean que *P. papua* puede desplazar a *P. adeliae* en situaciones de recurso limitante, forrajeando más cerca de la costa (Wilson 1998) y con hallazgos que indican que el tamaño poblacional de *P. papua* se encuentra en aumento leve, en desmedro de las decrecientes poblaciones de *P. adeliae* donde conviven simpátricamente (Lynnes et al. 2002, INACH ZAEP N° 150-2009).

La segregación en las firmas isotópicas de  $\delta^{15}\text{N}$ , reveló la existencia de cambios significativos en la incorporación de presas del grupo de los eufáusidos en la dieta de los

pingüinos Pigoscélidos, en comparación a la dieta observada en la temporada migratoria. En términos del consumo de krill Antártico, los resultados de la composición de dieta verifican estos cambios estacionales, observándose en la temporada reproductiva para *P. adeliae* y *P. antarctica* un alto consumo de presas secundarias, como krill Glacial, el que se presenta incluso en una proporción mayor al de krill Antártico en *P. antarctica*. Por su parte, *P. papua* mantiene una alta incorporación de krill en ambos períodos. Estos resultados difieren con lo reportado por Volkman et al. (1980) en Isla Rey Jorge al inicio del período de deshielos y con estudios de regiones aledañas en la década de 1990 (Williams 1995, Rombolá et al. 2003). Esto indicaría que la composición alimentaria de los Pigoscélidos ha debido cambiar en los últimos años, apoyando de esta forma nuestro planteamiento inicial sobre la incorporación de nuevas presas para compensar la escasez de krill Antártico.

## 6. CONCLUSIONES

Este estudio destaca el uso de análisis de isótopos estables para la estimación de los hábitos alimentarios y zonas de forrajeo de los pingüinos Pigoscélidos en las temporadas reproductiva y migratoria. Las variaciones en los nichos isotópicos de las tres especies de pingüinos Pigoscélidos, sugieren un desplazamiento en su migración invernal hacia regiones más australes de las que se encontraban a principios de los 1980's, lo cual ha ocurrido junto con una disminución en la disponibilidad de sus recursos. Nuestros resultados sugieren que los pingüinos *P. papua* y *P. antarctica* habrían modificado su migración y estrategias de forrajeo, dada la modificación de su nicho isotópico y composición alimentaria "subantártica", es decir relativamente septentrional y con alta incorporación de peces u otras presas secundarias.

Por otra parte, durante la temporada reproductiva, encontramos que la firma isotópica de los tejidos del *P. papua* es consistente con una conducta de forrajeo en sitios más cercanos a la costa, con mayor cantidad de recursos y consumiendo una proporción de krill Antártico similar a la del período migratorio. Por ello, y ante la supuesta escasez de krill Antártico, se estima que *P. papua* desplaza competitivamente a *P. adeliae* y *P. antarctica*, los que han debido forrajear hacia sectores fuera de la costa, incorporando una mayor cantidad de peces y/o presas de mayor nivel trófico.

Los resultados de este estudio confirman la hipótesis que sugiere la existencia de cambios en los hábitos y estrategias alimentarias tanto a nivel temporal como estacional, y avalan las teorías acerca de una nueva gran re-distribución de los pingüinos septentrionales a la Antártica, producto de la eliminación de las barreras ambientales tras las variaciones climáticas de las últimas décadas. Sin embargo, dado que solo colectamos muestras de solo

una temporada actual y que nos basamos en tan solo uno de los sectores septentrionales a la Península Antártica, es necesaria una investigación más extensa para descartar una variación inter-anual y regional en los hábitos alimentarios de los pingüinos Pigoscélidos de las temporadas reproductiva y migratoria.

## 7. REFERENCIAS

### 7.1 Información referente a isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$

Bocher P., Cherel Y., Hobson K. 2000. Complete trophic segregation between South Georgian and common diving petrels during breeding at Iles Kerguelen. *Mar Ecol Prog Ser.* 208: 249-264.

Burns J., Trumble S., Castellini M., Testa J. 1998. The diet of Weddell seals in McMurdo Sound, Antarctica as determined from scat collections and stable isotope analysis. *Polar Biol* 19: 272–282.

Cherel Y., Hobson K., Weimerskirch H. 2000. Using stable-isotope analysis of feathers to distinguish moulting and breeding origins of seabirds. *Oecologia.* 122: 155–162.

Cherel Y., Pütz K., Hobson K. 2002. Summer diet of king penguins (*Aptenodytes patagonicus*) at the Falkland Islands, southern Atlantic Ocean. *Polar Biol* 25:898–906.

Cherel Y., Hobson K. 2005. Stable isotopes, beaks and predators: a new tool to study the trophic ecology of cephalopods, including giant and colossal squids. *Proc R Soc Lond B* 272: 1601–1607.

Cherel Y. 2008. Isotopic niches of emperor and Adélie penguins in Adélie Land, Antarctica. *Mar Biol* 154: 813-821.

Connan M., Mayzaud P., Hobson K., Weimerskirch H., Cherel Y. 2010. Food and feeding ecology of the Tasmanian short-tailed shearwater (*Puffinus tenuirostris*, Temminck): insights from three complementary methods. *Journal of Oceanography, Research and Data.* 3: 19-32.

Corbisier T., Petti M., Skowronski R., Brito T. 2004. Trophic relationships in the nearshore zone of Martel Inlet (King George Island, Antarctica):  $\delta^{13}\text{C}$  stable-isotope analysis. *Polar Biol,* 27: 75 - 82.

Dunton K. 2001.  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  Measurements of Antarctic Peninsula Fauna: Trophic Relationships and Assimilation of Benthic Seaweeds. *American Zoologist.* 41: 99-112.

Emslie S., Patterson W. 2007. Abrupt recent shift in  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values in Adélie penguin eggshell in Antarctica. *Proc Nat Acad Sci USA* 104:11666 - 11669.

- Forero M., Hobson K. 2003. Using stable isotopes of nitrogen and carbon to study seabird ecology: applications in the Mediterranean seabird community. *Scientia Marina*. 67 (S2): 23- 32.
- Frazer T. 1996. Stable isotope composition ( $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$ ) of larval krill, *Euphausia superba*, and two of its potential food sources in winter. *J Plankton Res*. 18:1413 - 1426.
- Frazer T., Ross R., Quetin L., Montoya J. 1997. Turnover of carbon and nitrogen during growth of larval krill, *Euphausia superba* Dana: a stable isotope approach. *Journal of experimental marine biology and ecology*. 212: 259-275.
- Hall-Aspland S., Rogers T., Canfield R. 2005. Stable carbon and nitrogen isotope analysis reveals seasonal variation in the diet of leopard seals. *Mar Ecol Prog Ser* 305: 249–259.
- Hodum P., Hobson K. 2000. Trophic relationships among Antarctic fulmarine petrels: insights into dietary overlap and chick provisioning strategies inferred from stable isotope ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) analyses. *Mar Ecol Prog Ser*. 198: 273–281
- Jacob U., Brey T., Fetzer I., Kaehler S., Mintenbeck K., Dunton K., Beyer K., Struck U., Pakhomov E., Arntz W. 2006. Towards the trophic structure of the Bouvet Island marine ecosystem. *Polar Biol*. 2006. 29: 106–113.
- Kaehler S., Pakhomov E., McQuaid C. 2000. Trophic structure of the marine food web at the Prince Edward Islands (Southern Ocean) determined by  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  analysis. *Mar Ecol Prog Ser*. 208: 13–20.
- Krahn M., Pitman R., Burrows D., Herman D., Pearce R. 2008. Use of chemical tracers to assess diet and persistent organic pollutants in Antarctic Type C killer whales. *Marine Mammal Science*. 24(3): 643–663
- Mizutani H., Wada E. 1988. Nitrogen and Carbon Isotope Ratios in Seabird Rookeries and their Ecological Implications. *Ecology*. 69(2): 340-349.
- Mizutani H., Fukuda M., Kabaya Y. 1992.  $\delta^{13}\text{C}$  enrichment and  $\delta^{15}\text{N}$  enrichment factors of feathers of 11 species of adult birds. *Ecology*. 73: 1391 - 1395.
- Nyssen F., Brey T., Lepoint G., Dauby P., Bouquegneau J., De Broyer C. 2002. A stable isotope approach to the eastern Weddell Sea trophic web: focus on benthic amphipods. *Polar Biology*. 25: 280-287.

Polito M., Lynch H., Naveen R., Emslie S. 2011. Stable isotopes reveal regional heterogeneity in the pre-breeding distribution and diets of sympatrically breeding *Pygoscelis* spp. penguins. *Mar Ecol Prog Ser.* 421: 265-277.

Quillfeldt P., McGill R., Masello J., Weiss F., Strange I., Brickle P., Furnes W. 2008. Stable isotope analysis reveals sexual and environmental variability and individual consistency in foraging of thin-billed prions. *Mar Ecol Prog Ser.* 373: 137–148.

Richoux N., Forneman W. 2009. Plankton trophodynamics at the subtropical convergence, Southern Ocean. *J. Plankton Res.* 31 (9): 1059-1073

Schmidt K., Atkinson A., Stübing D., McClelland J., Montoya J., Voss M. 2003. Trophic relationships among Southern Ocean copepods and krill: Some uses and limitations of a stable isotope approach. *Limnol Oceanogr.* 48 (1): 277-289.

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

Thompson D., Furness R. 1995. Stable isotope ratios of carbon and nitrogen in feathers indicate seasonal dietary shifts in Northern fulmars. *Auk.* 112: 493 - 498.

Wada E., Terazaki M., Kabaya Y., Nemoto T. 1987. <sup>15</sup>N and <sup>13</sup>C abundances in the Antarctic Ocean with emphasis on the biogeochemical structure of the food web. *Deep Sea Research.* 34 (5-6): 829-841.

## 7.2 Literatura Citada

Ainley D., Ribic C., Fraser W. 1994. Ecological structure among migrant and resident seabirds of the Scotia-Weddell confluence region. *Journal of Animal Ecology.* 63: 347-364.

Armenta J., Dunn P., Whittingham L. 2008. Effects of specimen age on plumage color. *Auk.* 125: 803 - 808.

Atkinson A., Siegel V., Pakhomov E., Rothery P. 2004. Long-term decline in krill stock and increase in salps within the Southern Ocean. *Nature.* 432: 100 - 103.

Berón M., Coria N., Favero M. 2002. Monitoreo de la dieta post-reproductiva del Pingüino Papua (*Pygoscelis papua*) en Isla Laurie (Orcadas del Sur, Antártida): Período 1997–1999. *Ornitología Neotropical.* 13: 413 - 422.

- Bond A., Jones I. 2009. A practical introduction to stable isotope analysis for seabird biologists: approaches, cautions and caveats. *Marine Ornithology*. 37: 183–188.
- Carlini A., Coria N., Santos M., Negrete J., Juarez M., Daneri G. 2009. Responses of *Pygoscelis adeliae* and *P. papua* populations to environmental changes at Isla 25 de Mayo (King George Island). *Polar Biol.* 32: 1427- 1433.
- Cherel Y., Hobson K. 2007a. Geographical variation in carbon stable isotope signatures of marine predators: a tool to investigate their foraging areas in the Southern Ocean. *Mar Ecol Prog Ser.* 329: 281- 287.
- Cherel Y., Hobson K., Guinet C., Vanpe C. 2007b. Stable isotopes 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.
- Dauby P., Nyssen F., De Broyer C. 2003. Amphipods as food sources for higher trophic levels in the Southern Ocean: a synthesis. In: Huiskes A., Gieskes W., Rozema J., Schorno R., van der Vies S., Wolff W. *Proc SCAR Biol. Symp.* Amsterdam, *Antarctic Biology in a Global Context*. 129-134.
- Doucet S. & Hill G. 2009. Do museum specimens accurately represent wild birds? A case study of carotenoid, melanin, and structural colours in long-tailed manakins *Chiroxiphia linearis*. *J. Avian Biol.* 40: 146 - 156.
- Emslie S., Fraser W., Smith R., Williams W. 1998. Abandoned penguin colonies and environmental change in the Palmer Station area, Anvers Island, Antarctic Peninsula. *Antarctic Science*. 10 (3): 257-268.
- Emslie S., McDaniel J. 2002. Adélie penguin diet and climate change during the middle to late Holocene in northern Marguerite Bay, Antarctic Peninsula. *Polar Biol.* 25: 222 - 229.
- Ferron F., Simões J., Aquino F., Setzer A. 2004. Air temperature time series for King George Island, Antarctica. *Pesquisa Antártica Brasileira* 4: 155 - 169.
- Glasser N., Kulesa B., Luckman A., Jansen D., King E., Sammonds P., Scambos T., Jezek K. 2009. Surface structure and stability of the Larsen C ice shelf, Antarctic Peninsula. *Journal of Glaciology*. 55 (191): 400 - 410.
- Harangozo SA, Colwell SR and King JC. 1994. Interannual and long-term air temperature variability in the Southern Antarctic Peninsula from a reconstructed record for eastern

Alexander Island. In: Sixth Conference on Climate Variations, Nashville. Preprints volume Boston: *American Meteorological Society*. 250- 251.

Harrigan P., Zieman J., Macko S. 1989. The base of nutritional support for the gray snapper (*Lutjanus griseus*): An evaluation based on combines stomach content and stable isotope analysis. *Bulletin of Marine Science*. 44: 65 - 77

Hobson K., Clark R. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes: I. Turnover of  $^{13}\text{C}$  in tissues. *Condor* 94: 181 - 188.

Indermühle T., Stocker F., Fischer H., Smith H., Wahlen M., Deck B., Mastroianni D., Tschumi J., Blunier T., Meyer R., Stauffer B. 1999. Holocene carbon-cycle dynamics based on  $\text{CO}_2$  trapped in ice at Taylor Dome, Antarctica. *Nature* 398: 121 - 126.

Inger R., Bearhop S. 2008. Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis* 150: 447 - 461.

IPCC (Intergovernmental Panel Climate Change). 2001. Climate Change 2001: Impacts, Adaptation and Vulnerability, Contribution of Working Group II to the Intergovernmental Panel on Climate Change Third Assessment Report, ed. McCarthy J., Canziani O., Leary N., Dokken D., White K. Cambridge, UK: *Cambridge Univ. Press*.

Kato A., Ropert-Coudert Y. 2006. Rapid increase of Adelie penguin populations in the Lutzow-Holm Bay area since mid 1990s. *Polar Bioscience*. 20: 55 - 62

Kejna M. 2003. Trends of air temperature of the Antarctic during the period 1958 – 2000. *Polish Polar Research*. 24 (2): 99 - 126.

Kelly J. 2000. Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Can J Zool*. 78: 1–27.

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

Lynnes A., Reid K., Croxall J., Trathan P. 2002. Conflict or co-existence? Foraging distribution and competition for prey between Adélie and chinstrap penguins. *Marine Biology*. 141 (6): 1165 - 1174.

Loeb V., Siegel V., Holm-Hansen O., Hewitt R., Fraser W. 1997. Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature* 387: 897 - 900

- Martínez del Río C., Wolf N., Carleton S., Gannes L. 2009. Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews*. 84 (1): 91 - 111.
- Mayewski P., Meredith M., Summerhayes C., Turner T., Worby A., Barrett P., Casassa G., Bertler N., Bracegirdle T., Naveira Garabato A., Bromwich D., Campbell H., Hamilton G., Lyons W., Maasch K., Aoki S., Xiao C., Van Ommen, T. 2009. State of the Antarctic and Southern Ocean climate system. *Reviews of Geophysics*. 47: 1003 - 1029.
- McClintock J., Ducklow H., Fraser W. 2008. Ecological Responses to Climate Change on the Antarctic Peninsula. *American Scientist*. 96: 302 - 310.
- Meredith M. & King J. 2005. Rapid climate change in the ocean west of the Antarctic Peninsula during the second half of the 20<sup>th</sup> century. *Geophysical Research Letters*. 32: L19.604.
- Meyer B., Auerswald L., Siegel V., Spahic S., Pape C., Fach B., Teschke M., Lopata A., Fuentes V. 2010. Seasonal variation in body composition, metabolic activity, feeding, and growth of adult krill (*Euphausia superba*) in the Lazarev Sea. *Mar Ecol Prog Ser*. 398: 1 - 18.
- Murphy E., 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.
- Newsome S., Martinez del Rio C., Bearhop S., Phillips D. 2007. A niche for isotopic ecology. *Front Ecol Environ*. 5(8): 429 – 436.
- Parmesan C. 2006. Ecological and Evolutionary responses to recent Climate Change. *Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics*. 37: 637 - 669.
- Petit J., Jouzel J., Raynaud D., Barkov N., Barnola J., Basile I., Bender M., Chappellaz J., Davis J., Delaygue G., Delmotte M., Kotlyakov V., Legrand M., Lipenkov V., Lorius C., Pépin L., Ritz C., Saltzman E., Stievenard M. 1999. Climate and Atmospheric History of the Past 420,000 years from the Vostok Ice Core, Antarctica. *Nature*. 399: 429 - 436.
- Phillips D., Gregg J. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*. 136:261 - 269.
- Phillips D., Newsome S., Gregg J. 2005. Combining sources in stable isotope mixing models: alternative methods. *Oecologia*. 144: 520 - 527.

Plan de Gestión de la Zona Antártica Especialmente Protegida N° 150. Isla Ardley, Bahía Maxwell, isla Rey Jorge (Isla 25 de Mayo). 2009. Informe Final de la RCTA XXXII. p. 1 – 14.

Polito M., Abel S., Tobias C., Emslie S. 2011. Dietary isotopic discrimination in gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) feathers. *Polar Biol.* 34: 1057–1063.

Quetin L., Robin M., Ross M., Fritsen C., Vernet M. 2007. Ecological responses of Antarctic krill to environmental variability: can we predict the future?. *Antarctic Science.* 19 (2), 253 - 266.

Quillfeldt P. 2001. Variation of breeding success in Wilson's storm petrels: influence of environmental factors. *Antarct Sci* 13: 400 - 409

Quillfeldt P., Masello J., McGill R., Adams M., Furness R. 2010. Moving polewards in winter: a recent change in the migratory strategy of a pelagic seabird? *Frontiers in Zoology.* 7 (15): 1 - 11.

Rombolá E., Marschoff E., Coria N. 2003. Comparative study of the effects of the late breaking of pack ice on Chinstrap and Adelié penguin's diet and reproductive success at Laurie Island, South Orkneys Island, Antarctica. *Polar Biology.* 26: 41 - 48.

Sabat, P., Martínez del Río C. 2002. Inter- and intraspecific variation in the use of marine food resources by three Cinclodes (Furnariidae, Aves) species: carbon isotopes and osmoregulatory physiology. *Zoology.* 105: 247 - 256.

Sander M., Coelho Balbão T., Schneider Costa E., dos Santos C., Petry M. 2007. Decline of the breeding population of *Pygoscelis antarctica* and *Pygoscelis adeliae* on Penguin Island, South Shetland, Antarctica. *Polar Biology.* 30 (5): 651 - 654.

Smetacek V., Nicol S. 2005. Polar ocean ecosystems in a changing world. *Nature.* 437: 362 - 368.

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

Smith R., Stammerjohn S., Baker K. 1996. Surface air temperature variations in the western Antarctic Peninsula Region. In: Ross RM, Hofmann EE and Quetin LB (Eds.), *Foundations for ecological research west of the Antarctic Peninsula, American Geophysical Union, Antarct Res Book Ser 70*: 105 - 121.

- Smith R., Ainley D., Baker K., Domack E., Emslie S., Fraser B., Kennet J., Leventer A., Mosley-Thompson E., Stammerjohn S., Vernet M. 1999. Marine Ecosystem Sensitivity to Climate Change. *Bioscience*. 49 (5): 393 - 404.
- Squeo F., Ehleringer J. 2004. Isótopos estables: Una herramienta común para la ecofisiología vegetal y animal. In *Fisiología Ecológica en Plantas: Mecanismos y Respuestas a Estrés en los Ecosistemas*. *Marino H* ed. Ediciones de la Universidad Católica de Valparaíso, Valparaíso, Chile. p. 59 - 80.
- Steig E., Schneider D., Rutherford S., Mann M., Comiso J., Shindell D. 2009. Warming of the Antarctic ice-sheet surface since the 1957 International Geophysical Year. *Nature* 457: 459 - 462.
- Taylor R., Wilson P. 1990. Recent increase and southern expansion of Adelie penguin populations in the Ross Sea, Antarctica, related to climatic warming. New Zealand. *Journal of Ecology* 14: 25 - 29.
- Trivelpiece W., Buckelew S., Reiss C., Trivelpiece S. 2007. The winter distribution of chinstrap penguins from two breeding sites in the South Shetland Islands of Antarctica. *Polar biology*. 30 (10): 1231-1237.
- Vander Zanden M., Cabana G., Rasmussen J. 1997. Comparing the trophic position of littoral fish estimated using stable nitrogen isotopes and dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 54: 1142 - 1158.
- Vaughan D., Doake C. 1996. Recent atmospheric warming and the retreat of ice shelves on the Antarctic Peninsula. *Nature*. 379: 328 - 330.
- Volkman N., Presler P., Trivelpiece W. 1980. Diets of Pygoscelid Penguins at King George Island, Antarctica. *Condor* 82: 373 - 378.
- Weatherly J., Walsh J., Zwally H.J., 1991. Antarctic sea ice variations and seasonal air temperature relationships. *Journal of Geophysical Research*. 96: 15.119 - 15.130.
- Williams T. 1995. *The Penguins (Spheniscidae)*. Oxford University Press.
- Wilson R. 1984. An improved stomach pump for penguins and other seabirds. *Journal of Field Ornithology*, 55: 109 - 112.

Wilson R., Alvarrez B., Latorre L., Adelung D., Culik B., Bannasch R. 1998. The movements of gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) from Ardley Island, Antarctica. *Polar Biol.* 19: 407 - 413.

Wilson P., Ainley D., Nur N., Jacobs S., Barton K., Ballard G., Comiso J. 2001. Adélie penguin population change in the pacific sector of Antarctica: relation to sea-ice extent and the Antarctic Circumpolar Current. *Mar Ecol Prog Ser.* 213: 301 - 309.

Woehler E., Croxall, J. 1997. The status and trends of Antarctic and sub-Antarctic seabirds. *Marine Ornithology.* 25: 43 - 66.

Yuan X., Martinson D. 2000. Antarctic sea-ice extent variability and its global connectivity. *J Climate.* 13:1697 - 1717.