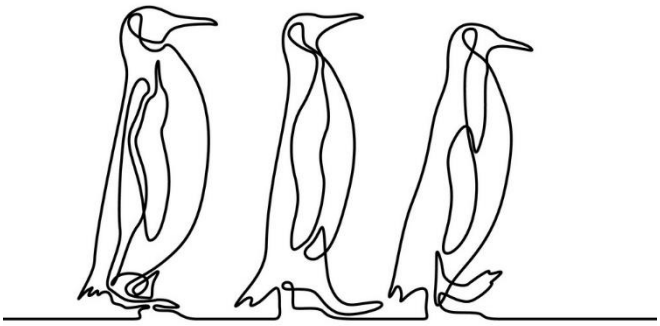
UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA URUGUAY

FACULTAD DE CIENCIAS
UDELAR | fcien.edu.uy

Tesis para optar al Título de Licenciada en Ciencias Biológicas

Especialización trófica individual y composición de la dieta del pingüino papúa (*Pygoscelis papua*) en Antártida: uso de una metodología no invasiva

Lucía Rabinovich Larrechea



Tutora:
Dra. Valentina Franco-Trecu

Noviembre, 2021

Montevideo, Uruguay

Tribunal:

Dr. Daniel E. Naya
Departamento de Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias, UdelaR

Dr. Iván González-Bergonzoni
Polo de Ecología Fluvial, CENUR Litoral Norte, UdelaR

Dra. Valentina Franco-Trecu
Departamento de Ecología y Evolución, Facultad de Ciencias, UdelaR

Ilustración de portada: Askhat Gilyakhov

AGRADECIMIENTOS

En especial a Valentina, mi tutora, por orientarme y enseñarme en este camino, confiar en mí y darme para adelante. Gracias por brindarme herramientas no sólo para esta tesina, sino para mi vida académica en general.

A los integrantes del tribunal, Daniel e Iván, por sus valiosos comentarios que enriquecieron la versión final de este trabajo.

A Mariana Cosse y los integrantes del Departamento de Biodiversidad y Genética del IIBCE, por la identificación de especie y determinación del sexo de las muestras.

Al Ministerio de Educación y Cultura, por financiar el análisis de isótopos estables y al Instituto Antártico Uruguayo, por financiar la logística del viaje a la Antártida.

A mis amigos de la facultad, por acompañarme y dejarme acompañarlos, y por motivarme en los diversos momentos de la carrera. En especial Pau, Beta y Mica, de las personas más lindas que me dejó la FCien.

A mis amigas de la vida, Popi y Mai, que siempre han estado a mi lado, compartiendo las alegrías y los momentos difíciles.

A mi familia, por acompañarme en esta etapa tan importante y emocionarse con cada logro.

Especialmente a mi madre, porque es quien me ha impulsado a seguir mis sueños, tanto dentro como fuera del ámbito académico; por ser mi apoyo incondicional.

ÍNDICE

RESUMEN **1**

INTRODUCCIÓN **3**

Análisis de isótopos estables 5

Modelo de estudio 8

OBJETIVOS **11**

HIPÓTESIS **12**

METODOLOGÍA **13**

Área de estudio 13

Colecta de muestras 13

Análisis de laboratorio 14

Análisis de datos 15

Composición de la dieta asimilada 16

Métricas del nicho isotópico 18

Especialización trófica individual 19

RESULTADOS **21**

Composición de la dieta asimilada 23

Métricas del nicho isotópico 26

Especialización trófica individual 28

DISCUSIÓN **31**

Composición de la dieta asimilada 31

Métricas del nicho isotópico 34

Especialización trófica individual 35

Consideraciones metodológicas 38

CONCLUSIONES **39**

BIBLIOGRAFÍA **40**

ANEXO **48**

RESUMEN

Estudiar la ecología trófica de las poblaciones silvestres es relevante debido a que los hábitos alimenticios determinan las conexiones de la red trófica y por tanto, la estructura comunitaria. En el contexto de cambio climático en zonas fuertemente afectadas como la Antártida, conocer dichos hábitos es esencial para comprender cómo las poblaciones enfrentan cambios en la disponibilidad de recursos. La especialización trófica individual (ITS) refiere a la diversificación de los hábitos tróficos entre los individuos de una población. Dentro de sus causas ecológicas destacan la competencia intra e interespecífica y la oportunidad ecológica (diversidad de recursos disponibles para el consumo por parte de los individuos). Si bien en su amplia distribución, el pingüino papúa (*Pygoscelis papua*) es considerado un generalista trófico a nivel poblacional, poco se conoce sobre sus hábitos a nivel individual. El objetivo de este trabajo fue estudiar diversos aspectos de la ecología trófica y la variación intrapoblacional de *P. papua* en una de sus principales colonias reproductivas, Isla Ardley, Antártida. Para ello nos basamos en el análisis de isotopos estables (SIA) de nitrógeno (δ^{15}N) y carbono (δ^{13}C), el cual permite estudiar la ecología trófica de poblaciones silvestres, a partir de distintos tejidos. En enero de 2019 se colectaron uñas -tejido metabólicamente inerte de crecimiento continuo- de 17 carcazas (8 hembras, 8 machos, 1 NA) de *P. papua*. Cada uña se cortó en 5-6 porciones de 3,5 mm (integrando cada porción los hábitos tróficos de ~1 mes), para realizar el SIA. Se estimó la composición de la dieta asimilada en el tejido analizado mediante modelos de mezcla, a nivel poblacional, para cada sexo y para cada individuo; se estimaron métricas del nicho isotópico y el grado de ITS para la población total y para cada sexo por separado. Las uñas analizadas integraron el final del período no-reproductivo y gran parte del período reproductivo. La principal especie presa asimilada a nivel poblacional y para cada sexo fue el krill, para el total del período analizado. Mientras que los machos aumentaron su consumo de krill de 71 a 75% al iniciar el período reproductivo, manteniendo dicho porcentaje a lo largo del mismo, las hembras aumentaron su consumo de krill de 69 a 75,5% al comenzar el período reproductivo y continuaron aumentando dicho consumo a lo largo del mismo (hasta 81%). A

nivel individual, la contribución de krill en la dieta asimilada varió entre 62- 82%. Las hembras mostraron una mayor área de nicho isotópico (indicador de diversidad trófica) y una mayor área exclusiva (uso exclusivo de ciertos recursos y hábitats) que los machos. Se encontró un grado moderado-alto de ITS asociado a la posición trófica de los recursos consumidos (δ^{15}N) para la población y para ambos sexos, y un grado moderado de ITS en el hábitat de forrajeo (δ^{13}C), para la población total y para las hembras. La ITS poblacional de *P. papua* en Isla Ardley podría funcionar como un mecanismo para disminuir la potencial competencia intraespecífica dada por el aumento sostenido de su abundancia poblacional, mediante la diferenciación en recursos secundarios (peces). Las diferencias entre sexos podrían relacionarse a que las hembras realizan una mayor inversión energética al iniciar el período reproductivo, lo que contribuiría a que estas busquen minimizar aún más el número de coespecíficos con los que deben competir. La metodología no-invasiva utilizada en este trabajo resulta promisoria para el estudio de hábitos tróficos en poblaciones silvestres.

Palabras clave: análisis de isótopos estables; ecología trófica; variación intrapoblacional

INTRODUCCIÓN

La visión clásica de la ecología trófica considera a los individuos pertenecientes a la misma especie como ecológicamente equivalentes (Bolnick et al., 2003). Esto se refleja en la definición del nicho ecológico de una población (Hutchinson, 1957), así como en la forma de evaluar la competencia interespecífica (Begon et al., 2006). La Teoría del Forrajeo Óptimo (selección de presas y selección de parches) plantea que los individuos de una población preferirán alimentarse de los recursos que maximicen el ingreso de energía y disminuyan los costos de captura, manipulación e ingesta (Stephens & Krebs, 1986). Esto implica la asunción de que todas las presas de un tipo brindan el mismo retorno energético y que por lo tanto, los individuos de una población que consuman ciertas presas obtendrán la misma cantidad de energía.

En las últimas décadas, diversas investigaciones han puesto de manifiesto que a pesar de que los individuos de una población habiten un mismo ambiente, es posible -y frecuente- que debido a sus rasgos fisiológicos, morfológicos y/o la experiencia, difieran en las presas consumidas (Bolnick et al., 2003). En este contexto, una población generalista puede estar compuesta por individuos generalistas que utilizan la totalidad de recursos consumidos por la población o puede ser la sumatoria de grupos de individuos especializados en porciones limitadas del total de dichos recursos (Bolnick et al., 2002, 2007; Dall et al., 2012). Esto último es conocido como especialización trófica individual (ITS). La ITS refiere a la variación a nivel intrapoblacional en el uso de recursos no atribuible al sexo (dimorfismo sexual), a la edad, o a morfos discretos de los individuos (Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2003). Existe evidencia empírica en diversos taxones de vertebrados e invertebrados, que muestra la existencia de ITS durante meses e incluso años, pudiendo estar asociada tanto al taxón y/o al tamaño de las presas, como al hábitat de forrajeo (Araújo & Gonzaga, 2007; Baylis et al., 2015; Bolnick et al., 2003). La ITS puede tener importantes consecuencias ecológicas y evolutivas en las poblaciones, puesto que afecta las dinámicas poblacionales y comunitarias (Araújo et al., 2011; Dall et al., 2012). El grado de ITS en ambientes con distintos niveles de estabilidad,

determina el éxito reproductivo individual y la viabilidad poblacional, pudiendo según el caso, contribuir a extinciones locales o al éxito poblacional, afectando la estructura comunitaria (Bolnick et al., 2003; Durell, 2000). Las causas ecológicas propuestas para explicar la ITS son la competencia intra e interespecífica, la depredación y la oportunidad ecológica (Araújo et al., 2011). La oportunidad ecológica refiere a la diversidad de recursos que se encuentran disponibles en el ambiente para el consumo por parte de los individuos de una población (Araújo et al., 2011). Diversos estudios han mostrado que la ITS puede funcionar como un mecanismo que disminuye la competencia intraespecífica, al reducir el número de coespecíficos con los que cada individuo comparte los recursos (Araújo et al., 2011; Bolnick et al., 2003, 2007; Dall et al., 2012).

Teóricamente, la amplitud de nicho poblacional (TNW) puede dividirse en dos componentes: el componente de varianza intraindividual (WIC), el cual refleja la diversidad promedio de recursos utilizados por cada individuo; y el componente de varianza interindividual (BIC), que refleja la variación en el uso de recursos entre los individuos de la población (TNW = WIC + BIC; Figura 1; Roughgarden, 1972). El grado de ITS en una población puede estimarse como la proporción del nicho poblacional que es explicada por el componente de varianza interindividual (BIC/TNW; Bolnick et al., 2002, 2007; Roughgarden, 1974). De esta forma, el índice toma valores entre 0 y 1. Si la población está compuesta mayormente por individuos generalistas, una baja proporción del TNW será explicada por la variación entre individuos y el índice será cercano a 0. Por el contrario, si la población se compone principalmente de individuos especialistas, la proporción de TNW explicada por la variación interindividual será alta y el índice se acercará a 1 (Bolnick et al., 2002).

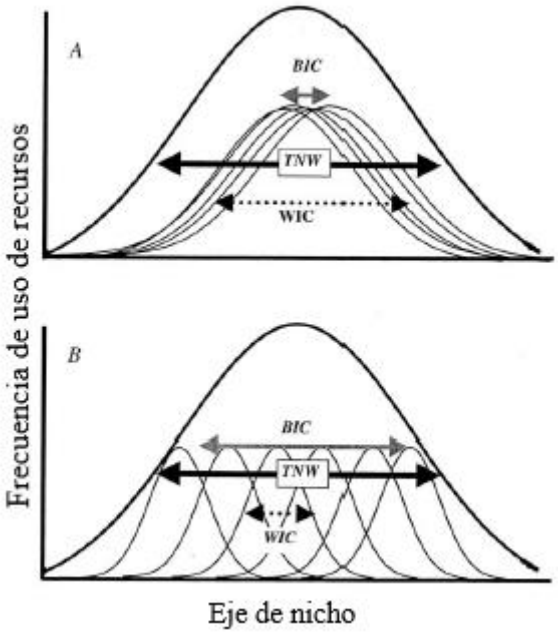


Figura 1. Diagrama esquemático de cómo pueden ocupar los individuos el nicho poblacional (curva gruesa) (modificado de Bolnick et al., 2003). La amplitud del nicho poblacional (TNW, flecha negra continua) posee dos componentes: el componente de varianza intraindividual (WIC, flecha punteada) y el componente de varianza interindividual (BIC, flecha gris). El escenario A corresponde a una población generalista compuesta por individuos generalistas; el escenario B corresponde a una población generalista integrada por individuos especialistas.

La evaluación del grado de ITS en una población se realiza por medio del estudio de la consistencia temporal de los hábitos alimenticios de sus individuos. Esto se ha realizado por medio de métodos “tradicionales” como la observación directa (Estes et al., 2003; West, 1986) o el análisis de regurgitaciones en repetidos eventos de muestreo (Bryan & Larkin, 1972), pero este tipo de metodología se limita a algunos taxones con ciertas características. En las últimas décadas han surgido nuevas metodologías para el estudio de los hábitos tróficos (ej. ácidos grasos, metabarcoding, telemetría satelital, análisis de isótopos estables, entre otras), que han permitido realizar evaluaciones en la consistencia de los hábitos alimenticios de los individuos en una gran diversidad de especies (Bison et al., 2015; Cherel et al., 2007; Connan et al., 2017; Franco-Trecu et al., 2014; Jaeger et al., 2010; Kernaléguen et al., 2016; Knox et al., 2019).

Análisis de isótopos estables

El análisis de isótopos estables (SIA) de nitrógeno (δ^{15}N) y carbono (δ^{13}C) es un método ampliamente utilizado en estudios sobre los hábitos alimenticios de poblaciones silvestres (ej.

Angerbjörn et al., 1994; Ben-David et al., 1997). Esta técnica se basa en que las firmas isotópicas (radio entre el isótopo pesado y el isótopo ligero, $^{15}N/^{14}N$ y $^{13}C/^{12}C$) de los tejidos de un consumidor reflejan la firma isotópica de las presas que ha consumido (Inger & Bearhop, 2008). La diferencia entre la señal isotópica del consumidor y la de sus presas se debe al fraccionamiento isotópico que ocurre en los procesos fisiológicos de digestión y asimilación (Ben-David & Flaherty, 2012; Inger & Bearhop, 2008). Mientras que el $\delta^{15}N$ se utiliza para inferir la posición trófica de los individuos (Post, 2002), el $\delta^{13}C$ brinda información relacionada con el origen de la productividad primaria, permitiendo inferir el hábitat de forrajeo (France, 1995; Kelly, 2000). En el ambiente marino, el $\delta^{13}C$ permite distinguir entre el uso de presas bentónicas vs. pelágicas (France, 1995; Figura 2). Asimismo, a partir de los valores isotópicos es posible estimar el tamaño o amplitud del nicho isotópico de las poblaciones, utilizado como una representación de su nicho trófico (Newsome et al., 2007).

Debido a que los tejidos animales presentan diferentes tasas de renovación, el uso de distintos tejidos permite estudiar los hábitos alimenticios de los individuos a diversas escalas temporales (Ceia & Ramos, 2015; Cherel et al., 2007; Inger & Bearhop, 2008). Los tejidos metabólicamente inertes de crecimiento continuo (ej. vibrisas, uñas), mantienen la señal isotópica inalterada una vez sintetizados y permiten obtener medidas repetidas de los hábitos tróficos de un individuo a lo largo de una amplia ventana temporal, entre meses y años (Dimitrijević et al., 2018; Silva et al., 2015). El uso de SIA en estos tejidos permite evaluar la variación de los hábitos tróficos de los individuos en relación a la variación total poblacional, y de esta forma, la presencia y el grado de ITS durante cierto período de tiempo (Newsome et al., 2007; Vander Zanden et al., 2010). Además, al tratarse de tejidos inertes es posible obtener las muestras de individuos muertos recientemente, constituyendo una metodología no-invasiva (ver Vasil et al., 2012).

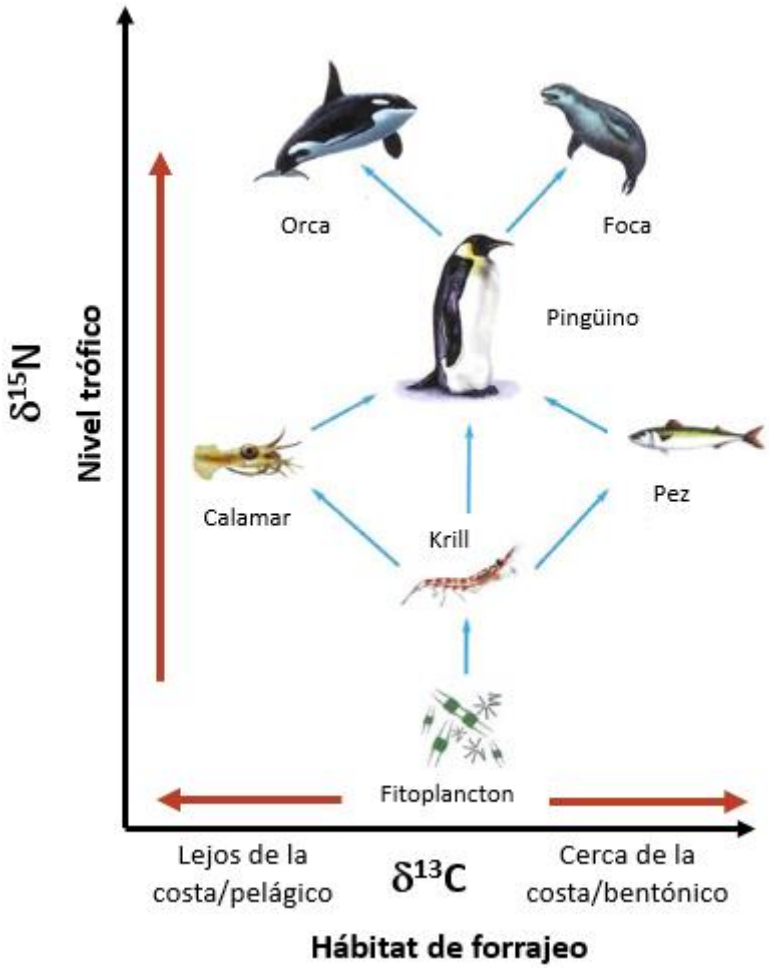


Figura 2. Representación esquemática de los valores de δ^{15}N y δ^{13}C de una porción de la red trófica de la Antártida. El valor de δ^{15}N permite inferir el nivel trófico y el δ^{13}C refleja el hábitat de forrajeo, permitiendo distinguir el consumo de presas del ambiente pelágico y bentónico.

La composición de la dieta de una población (identidad e importancia de las presas que la componen) tradicionalmente se estudió por medio de observaciones directas, análisis de fecas, contenido estomacal, entre otros métodos "tradicionales" (Barrett et al., 2007). Sin embargo, estas aproximaciones presentan ciertas limitaciones y, además, pueden resultar en estimaciones sesgadas de la dieta (Arim & Naya, 2003; Barrett et al., 2007). En los últimos años se han desarrollado una serie de herramientas que permiten, a partir de datos isotópicos del consumidor y de sus potenciales presas, estimar la composición de la dieta de una población e incluso de los individuos que la integran, por medio de modelos de mezcla (Layman et al., 2012; Votier et al., 2010). Para utilizar estos modelos es necesario conocer los factores de enriquecimiento trófico (TEFs, simbolizados como Δ), que son la diferencia entre el valor isotópico del tejido del consumidor y el valor isotópico de la dieta (DeNiro & Epstein,

1978, 1981). El valor del TEF para cada isótopo varía en función de la especie y el tejido utilizado, entre otros factores (Caut et al., 2009). El desarrollo de modelos de mezcla que utilizan inferencia Bayesiana ha permitido incorporar numerosas fuentes de variabilidad (por ejemplo, en las firmas isotópicas y los TEFs), brindando como resultado distribuciones de probabilidad de la proporción que representa cada especie presa en la dieta del consumidor (Parnell et al., 2010; Phillips, 2012).

Modelo de estudio

El pingüino papúa (*Pygoscelis papua* (Forster, 1781), Figura 3) es una especie meso-predadora de distribución circumpolar cuya población global fue estimada en el año 2020, en 423,144 parejas reproductoras (Clucas et al., 2014; Herman et al., 2020; Lynch, 2013). Sus principales sitios de reproducción son la Península Antártica Oeste y el Mar de Scotia, incluyendo las Islas Shetland del Sur (donde se encuentran la Isla Rey Jorge y la Isla Livingston, entre otras), Islas Sandwich del Sur, Islas Orkney del Sur, Islas Georgia e Islas Malvinas (Dunn et al., 2016, 2019; Juáres et al., 2020; Polito et al., 2011a). En las últimas décadas, la mayor parte de las poblaciones de *P. papua* han presentado una tendencia poblacional positiva, mientras que unas pocas han mantenido o disminuido su tamaño (Dunn et al., 2016, 2019; Juáres et al., 2020). Los cambios en la abundancia poblacional de los pingüinos son importantes, ya que son consideradas especies bio-indicadoras del estado ecosistémico (Clucas et al., 2014; Dunn et al., 2019; Juáres et al., 2020), lo que cobra especial relevancia en la Península Antártica Oeste y las islas del Mar de Scotia, regiones fuertemente afectadas por el cambio climático (Dunn et al., 2019). El incremento poblacional de *P. papua* puede ser explicado por características de su historia de vida que hacen a esta especie exitosa frente al cambio ambiental (Juáres et al., 2020; Pickett et al., 2018). A diferencia de otras especies de pingüino, *P. papua* “evita el hielo”, por lo que la retracción de las plataformas de hielo puede constituir un aumento en la disponibilidad de áreas de cría de la especie (Juáres et al., 2020), determinando un gradual incremento de su rango de distribución hacia el Sur (Clucas et al., 2014; Dunn et al., 2019; Herman et al., 2020). Contrariamente, durante las

últimas décadas, las otras especies del género *Pygoscelis*, *P. adeliae* (pingüino de Adelia) *y P. antarctica* (pingüino barbijo), han mantenido una tendencia poblacional negativa (Barbosa et al., 2012; Clucas et al., 2014; Dunn et al., 2016; Sander et al., 2007). *P. papua* habita en simpatría con estas dos especies en distintos sitios de la Península Antártica como la Península Antártica Oeste, las Islas Shetland del Sur y las Islas Orkney del Sur (Dunn et al., 2016; Polito et al., 2011a).

Figura 3. Individuos de *Pygoscelis papua.* Foto: James Holmes.

En el último siglo, diversas poblaciones de *P. papua* pasaron de tener una dieta compuesta casi exclusivamente de krill antártico (*Euphausia superba*) a tener una dieta que incluye presas de nivel trófico superior, como peces (ej. *Pleuragramma antarcticum*, *Notothenia rossii, Champsocephalus gunnari* y *Lepidonotothen squamifrons*) y cefalópodos (calamares en su mayoría) (McMahon et al., 2019; Polito et al., 2015), además de otros crustáceos y anfípodos (Polito et al., 2011b). Por estos motivos, es considerada una especie generalista con una dieta diversa y flexible a nivel poblacional (Negrete et al., 2016; Polito et al., 2015). Mientras que algunas poblaciones consumen tanto krill como peces y calamares (Polito et al., 2011a), en otras, el krill se mantiene como su principal presa, constituyendo más del 90% de la dieta (Pickett et al., 2018). A nivel intrapoblacional, a través de análisis de contenido estomacal, SIA y telemetría satelital durante el período reproductivo, diversos estudios han reportado poblaciones (antárticas y subantárticas) que presentan diferencias en la composición de la dieta y los hábitos tróficos de hembras y machos (Bearhop et al., 2006; Camprasse et al.,

2017; Lescroël et al., 2009; Miller et al., 2010), así como poblaciones con ausencia de dichas diferencias (Bearhop et al., 2006; Camprasse et al., 2017; Polito et al., 2015) También se han encontrado diferencias durante el período no-reproductivo (Xavier et al., 2017). Incluso, se ha reportado que esta diferenciación entre sexos durante el período reproductivo puede variar en una misma población en diferentes años (Miller et al., 2010; Polito et al., 2015).

P. papua solapa su nicho trófico con *P. adeliae* y *P. antarctica* al compartir especies importantes de su dieta, como el krill y el diablillo antártico (*Pleuragramma antarcticum*) (Negrete et al., 2016; Pickett et al., 2018; Polito et al., 2015; Tierney et al., 2008). Tanto el krill como el diablillo antártico están siendo afectados por el cambio climático en la Península Antártica Oeste y el Mar de Scotia, puesto que la cubierta de hielo marino es de crítica importancia para el desove de ambas especies (Schofield et al., 2010; Trivelpiece et al., 2011). A pesar de que el krill es una especie con una biomasa de millones de toneladas, desde mediados de 1970 al presente, ha disminuido su densidad hasta un 80% en las áreas mencionadas, al verse afectado su éxito de reclutamiento (Atkinson et al., 2004; Flores et al., 2012; Trivelpiece et al., 2011). Debido a que esta especie es de suma importancia en la red trófica de la Antártida, su disminución puede repercutir en las abundancias poblacionales de diversos depredadores y en la estructura comunitaria (Loeb et al., 1997; Trivelpiece et al., 2011).

A pesar de que *P. papua* es una especie ampliamente estudiada, poco se ha explorado sobre la presencia de ITS poblacional (Handley et al., 2017; Herman, 2016), y dentro de cada sexo. Puesto que la presencia de variación intrapoblacional en aspectos tróficos puede tener implicancias en las dinámicas poblacionales (Araújo et al., 2011; Dall et al., 2012), este estudio aporta a ahondar en qué mecanismos pueden estar contribuyendo al crecimiento poblacional de *P. papua* en una de las principales colonias reproductivas de la especie y si existen diferencias entre los hábitos tróficos de hembras y machos.

OBJETIVOS

El objetivo general del presente trabajo fue estudiar diversos aspectos de la ecología trófica y de la variación intrapoblacional en el pingüino papúa (*Pygoscelis papua*) en la Isla Ardley, Antártida, mediante el análisis de isótopos estables.

A nivel específico, los objetivos fueron:

- Estimar la composición de la dieta asimilada a nivel poblacional (todos los individuos juntos), para cada sexo y para cada individuo.
- Estimar métricas del nicho isotópico (métricas de Layman y elipses) y el grado de especialización trófica individual a nivel poblacional, evaluando diferencias entre sexos.

HIPÓTESIS

La población de *P. papua* en la Isla Ardley (Isla Rey Jorge, Islas Shetland del Sur, Antártida), ha mantenido una tendencia poblacional positiva en los últimos *ca.* 40 años, constituyendo una de las mayores colonias reproductivas de la especie (Firla et al., 2019; Roberts et al., 2017). Dado el aumento progresivo en la abundancia poblacional de *P. papua* y la disminución progresiva en la abundancia de krill antártico (Atkinson et al., 2004; Trivelpiece et al., 2011), se hipotetiza que otros recursos tróficos, como por ejemplo los peces, tienen una importancia alta en la dieta de esta población.

En función de los resultados contrastantes encontrados respecto a la composición de la dieta de hembras y machos de *P. papua* (Miller et al., 2010; Polito et al., 2015), no se plantea una hipótesis *a priori* en relación a la diferenciación trófica entre sexos en la población de estudio, ni en la composición de la dieta ni en el área de nicho isotópico.

El incremento de la densidad poblacional implica una disminución de la abundancia per cápita de los recursos locales, lo que podría generar un contexto de competencia intraespecífica. Considerando el aumento sostenido de la población de *P. papua* en Isla Ardley (Firla et al., 2019; Roberts et al., 2017), se hipotetiza que esta población presenta un grado alto de especialización trófica individual, como un mecanismo para disminuir la competencia a nivel intrapoblacional (Araújo et al., 2011).

METODOLOGÍA

Área de estudio

La Isla Ardley (62°13′S, 58°56′O) se sitúa en el suroeste de la Isla Rey Jorge (Figura 4), que forma parte de las Islas Shetland del Sur, Antártida. Es considerada un Sitio de Especial Interés Científico (SSSI Nº33) y forma parte de las Zonas Antárticas Especialmente Protegidas (ASPA Nº150), dada su relevancia como sitio de cría y muda de diversas especies de aves marinas, destacándose el pingüino papúa (ASPA No. 150 Ardley Island, King George Island: Management Plan, 2009). Allí se encuentra una de las mayores colonias reproductivas de *P. papua*, la cual contiene más de 6.000 parejas reproductivas (Firla et al., 2019; Roberts et al., 2017; Trivelpiece et al., 1987). En la Isla Ardley, *P. papua* habita en simpatría con *P. antarctica* y *P. adeliae*, cuyas colonias reproductivas poseen aproximadamente 50 y 300 parejas reproductivas, respectivamente (Firla et al., 2019; Roberts et al., 2017).

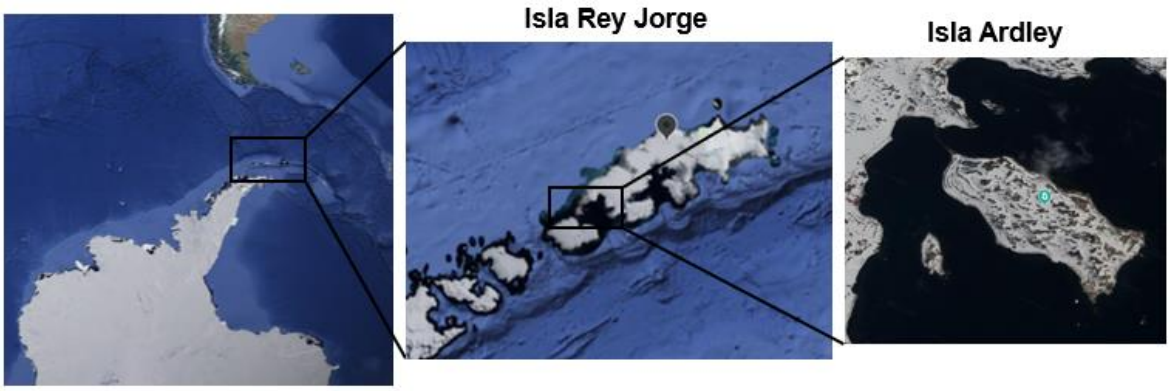


Figura 4. Ubicación de la Isla Ardley en Antártida. Imágenes satelitales obtenidas de Google Earth.

Colecta de muestras

Durante el mes de enero de 2019 se realizaron dos visitas a la Isla Ardley, en las cuales se colectaron patas de 19 carcasas pertenecientes a individuos adultos del género *Pygoscelis*. Las carcasas correspondían a individuos recientemente depredados, por lo que las patas se encontraban frescas. De cada carcasa encontrada se colectaron ambas patas de forma de asegurar no muestrear dos veces a un mismo individuo en diferentes eventos de muestreo. Una vez en el laboratorio, se extrajo la porción externa de dos uñas de cada individuo (la uña central y más larga, y la que se encuentra a la derecha de esta; ver Anexo) y se las guardó

en sobres de papel con su correcta identificación. Asimismo, se extrajo una muestra de piel de cada pata y se las guardó en tubos Eppendorf con alcohol 95%, debidamente identificados.

A partir de las muestras de piel se realizaron análisis moleculares no invasivos para confirmar la especie (COI, ADNmit., Roeder et al., 2002) y determinar el sexo (genes CHD con diferentes tamaños en los cromosomas sexuales Z y W, Zhang et al., 2013) de cada individuo. De los 19 individuos analizados, 17 pertenecían a la especie *P. papua*, de los cuales se identificó el sexo de 16 de ellos: 8 hembras y 8 machos. De un individuo no se logró amplificar el ADN para realizar el análisis de identificación de sexo. Por otra parte, 1 individuo pertenecía a la especie *P. adeliae* y 1 a la especie *P. antarctica*. Estos análisis fueron realizados de forma previa a este trabajo, en colaboración con el Departamento de Biodiversidad y Genética del Instituto de Investigaciones Biológicas Clemente Estable.

Análisis de laboratorio

Dado que las uñas son un tejido metabólicamente inerte de crecimiento continuo, conocer su tasa de crecimiento es esencial para dividirlas en porciones que nos brinden información de los hábitos alimenticios de una ventana temporal conocida. Silva et al. (2015) estimaron la tasa de crecimiento de las uñas del pingüino patagónico (*Spheniscus magellanicus*) en 3,4 mm por mes (asumiendo un crecimiento lineal y constante). Dado que esta es la información filogenéticamente más cercana disponible, se utilizó esta tasa de crecimiento para estimar la ventana temporal que integró cada porción de cada uña colectada.

Las uñas colectadas fueron lavadas con agua destilada para eliminar residuos y contaminantes, y posteriormente fueron secadas en estufa a 60ºC por 24 horas. La uña más larga de cada individuo fue medida y cortada desde el extremo basal en secciones de *ca.* 3,5 mm (Figura 5). Cada porción fue lavada y secada en estufa nuevamente. Por último, cada porción de uña se cortó en fragmentos más pequeños que fueron los utilizados para el análisis de isótopos estables de N y C. Las muestras fueron enviadas al Centro de Isótopos Estables, Universidad de Nuevo México (http://csi.unm.edu/) para dicho análisis.

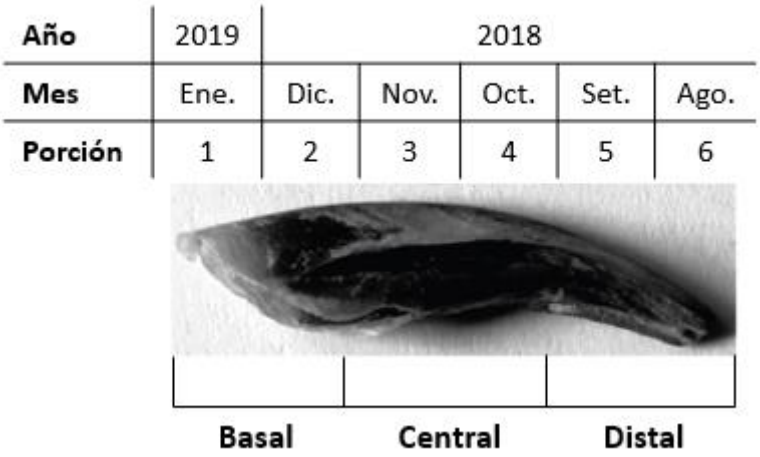


Figura 5. Esquema que indica la porción basal, central y distal de una uña de pingüino. Se muestra aproximadamente a qué mes corresponde la firma isotópica obtenida de cada porción analizada. Foto tomada de Silva et al. (2015).

Cada muestra fue analizada en un espectrómetro de masa de flujo continuo con el fin de determinar la abundancia de los isótopos de N y C con una precisión analítica de ±0.2‰. Los valores isotópicos se expresan en notación delta (δ) en partes por mil (‰) de acuerdo con la ecuación: $\delta X = [(R \text{ muestra} / R \text{ estándar}) - 1] \times 1000$, donde X corresponde a ^{13}C o ^{15}N, R muestra es el radio entre el isótopo pesado y el ligero de la muestra ($^{15}N/^{14}N$ o $^{13}C/^{12}C$) y R estándar es el radio entre el isótopo pesado y el ligero de los estándares de referencia. Los valores estándar para ^{13}C se determinan con Pee Dee Belemnite (PDB) y para el ^{15}N se utiliza el nitrógeno atmosférico (aire).

Análisis de datos

Se calculó media, desvío estándar y rango de los valores de $\delta^{15}N$ y $\delta^{13}C$ para la población, para cada sexo y para cada individuo. Las diferencias entre sexos en los valores medios de cada isótopo fueron evaluadas mediante ANOVAS de medidas repetidas. Se modelaron los valores de cada isótopo incluyendo el sexo como efecto fijo, y la identidad del individuo y la porción de la uña como efectos aleatorios, este último en la pendiente, utilizando el paquete nlme (Pinheiro et al., 2021) en el software libre R (R Core Team, 2020).

Composición de la dieta asimilada

La estimación de la dieta asimilada a nivel poblacional y para cada sexo se realizó por medio de modelos de mezcla, para diferentes ventanas temporales:

1. Para el período que integra toda la uña (5-6 meses), se utilizó el paquete MixSIAR (Stock et al., 2018), ya que permite incorporar una estructura de dependencia entre los datos pertenecientes al mismo individuo.
2. Para cada una de las porciones (dieta de los diferentes meses), se utilizó el paquete simmr (Parnell et al., 2010, 2013). En este caso, se omitió la porción 6 (i.e., la porción más distal) al tener valores de sólo 5 individuos.

Además, se estimó la composición de la dieta asimilada para cada individuo con el paquete simmr (Parnell et al., 2010, 2013). Ambos paquetes se utilizaron en el software libre R (R Core Team, 2020). Se emplearon los TEFs de $\delta^{13}C$ ($\Delta^{13}C$ = 1,18 ± 0,39‰) y $\delta^{15}N$ ($\Delta^{15}N$ = 2,76 ± 0,55‰) calculados a partir de uñas de crías de *P. papua*, empleando krill como dieta (Ceia et al., 2021).

La selección inicial de especies presa para incluir en los modelos de mezcla se basó en los resultados del análisis de contenido estomacal, reportados por Polito et al. (2015), para la población de *P. papua* de Isla Livingston, considerando aquellas especies cuyo porcentaje de masa en la dieta fuera mayor al 1%. A partir de dicha información se realizó una revisión bibliográfica y en las bases de datos de SCAR (https://www.scar.org/) para obtener los valores isotópicos (promedio y desvío estándar) de cada potencial especie presa (Tabla 1). Dentro del área formada por el biplot $\delta^{15}N$-$\delta^{13}C$, se entiende por paisaje isotópico a cómo se distribuyen los valores isotópicos de diversas especies de una comunidad. En este contexto, en el paisaje isotópico formado por los individuos de *P. papua* y las potenciales presas inicialmente seleccionadas, se observó que una de ellas -*Notothenia rossii*- presenta valores promedio que se alejan *ca.* 3 ‰ tanto en $\delta^{15}N$ como en $\delta^{13}C$, de los valores isotópicos de *P. papua*. Considerando la posición relativa de esta especie presa con los valores de los TEFs

de δ^{15}N y δ^{13}C sumados (ver Figura A1), resulta poco probable que contribuya en forma significativa a la dieta asimilada de esta población de *P. papua*. Por tanto, se decidió no incluirla en los modelos de mezcla. De esta forma, las especies seleccionadas como potenciales presas fueron 6: un crustáceo (krill, *Euphausia superba*) y 5 peces (*Champsocephalus gunnari, Gymnoscopelus nicholsi, Lepidonotothen squamifrons, Pleuragramma antarcticum, Trematomus newnesi*) (Figura A1).

Dado el extenso solapamiento entre las firmas isotópicas de las potenciales especies presa de peces seleccionadas, se las dividió en 2 grupos utilizando un criterio taxonómico: Orden Perciformes y Orden Myctophiformes (https://fishbase.mnhn.fr/search.php; Tabla 2, Figura A2).

Tabla 1. Firmas isotópicas de δ^{15}N y δ^{13}C de las potenciales presas del pingüino papúa (*Pygoscelis papua)*, expresadas como media ± desvío estándar, indicando la fuente bibliográfica.

Especie	**δ^{15}N (‰)**	**δ^{13}C (‰)**	**Fuente**
Champsocephalus gunnari	8,5 ± 0,3	-25,1 ± 0,3	Polito et al., 2011b
Euphausia superba	3,3 ± 0,6	-26,4 ± 1,4	Polito et al., 2011b
Gymnoscopelus nicholsi	9,4 ± 0,3	-22,6 ± 0,8	Polito et al., 2011b
Lepidonotothen squamifrons	9,6 ± 0,8	-24,2 ± 0,7	Polito et al., 2011b
Notothenia rossii	10,2 ± 0,7	-21,5 ± 1,1	Cipro et al., 2017
Pleuragramma antarcticum	9,4 ± 0,5	-24,7 ± 0,4	Polito et al., 2011b
Trematomus newnesi	8,2 ± 0,5	-24,8 ± 0,5	Polito et al., 2011b

Tabla 2. Firmas isotópicas de δ^{15}N y δ^{13}C de las potenciales presas de peces del pingüino papúa (*Pygoscelis papua)*, separadas taxonómicamente. Se indica la media ± desvío estándar de cada grupo.

Especie	**Orden**	**δ^{15}N (‰)**	**δ^{13}C (‰)**
Gymnoscopelus nicholsi	Myctophiformes	9,4 ± 0,3	-22,6 ± 0,8
Champsocephalus gunnari *Lepidonotothen squamifrons* *Pleuragramma antarcticum* *Trematomus newnesi*	Perciformes	8,9 ± 0,7	-24,7 ± 0,4

Métricas del nicho isotópico

Se estimaron 6 métricas (conocidas como métricas de Layman) que permiten cuantificar diversos aspectos de los hábitos tróficos de una población a partir de la distribución de las firmas isotópicas de los individuos en el espacio isotópico (biplot δ^{15}N-δ^{13}C) (Layman et al., 2007). El rango de δ^{15}N (NR) y el rango de δ^{13}C (CR) son la distancia entre el mayor valor y el menor valor de δ^{15}N y δ^{13}C, respectivamente. El NR refleja el número de pasos en la red trófica, mientras que el CR refleja la diversidad de recursos basales; valores altos de NR o CR indican mayor grado de diversidad trófica. El área convexa (TA), es el área del biplot estimada a partir de la unión los valores extremos del espacio isotópico e indica el grado de diversidad trófica mediante la cuantificación de la amplitud del nicho isotópico de la población en el biplot. La distancia media al centroide (CD) representa la distancia euclidiana promedio de cada individuo al centroide δ^{15}N-δ^{13}C (valor medio de δ^{15}N y δ^{13}C del conjunto de individuos de la población); esta métrica cuantifica el grado promedio de diversidad trófica de la población. La distancia media al vecino más cercano (NND) es el promedio de las distancias euclidianas de cada individuo con su vecino (individuo) más cercano en el biplot δ^{15}N-δ^{13}C; a valores menores de NND, mayor es el grado de empaquetamiento trófico de los individuos. La desviación estándar de la distancia media al vecino más cercano (SDNND) indica qué tan uniforme es la distribución de los nichos tróficos de los individuos y es menos influenciada por el tamaño de la muestra. Mientras que NR, CR, TA y CD son métricas de la población, NND y SDNND brindan información acerca de la posición relativa de los individuos de la población entre sí dentro del espacio isotópico (Layman et al., 2007). Las métricas de Layman se calcularon a nivel poblacional y para cada sexo.

Dado que las áreas convexas son la unión de los valores más extremos presentes en el biplot (Layman et al., 2007), éstas son sensibles a la presencia de valores extremos y al tamaño de la muestra (a mayor tamaño de muestra, mayor será el TA de la población), y no permiten realizar comparaciones entre áreas convexas calculadas a partir de un diferente tamaño muestral (Jackson et al., 2011). El área de elipse estándar (SEA) puede calcularse a diferentes

proporciones, conteniendo diferente porcentaje de los datos, independientemente del tamaño de la muestra (Jackson et al., 2011). A su vez, el empleo de inferencia Bayesiana para el cálculo del área del nicho isotópico mostró no ser sensible al tamaño de la muestra, permitiendo realizar comparaciones robustas entre conjuntos de datos de diferente tamaño (Jackson et al., 2011). Por ello, se calculó el área de elipse estándar Bayesiana (SEA_B) -indicador de diversidad trófica- para la población y para cada sexo, utilizando tres proporciones de los datos (0,25; 0,40; 0,99) y 1000 réplicas, a partir de las cuales se obtuvo el valor medio y el intervalo de confianza de 95%. El SEA_B calculado con el 99% de los datos representa el área total del nicho isotópico utilizado por la población, por los individuos del mismo sexo o por cada individuo; el SEA_B calculado con el 40% de los datos representa el núcleo del nicho isotópico de la población (sexo o individuo) (Jackson et al., 2011); el SEA_B calculado con el 25% de los datos representa el área del nicho isotópico que es más frecuentemente utilizada por la población (sexo o individuo). Por otra parte, dado que el SEA tiende a ser subestimado a tamaños de muestra menor a 30, Jackson et al. (2011) propusieron una corrección del SEA (SEAc), que se aplica cuando el tamaño de muestra es pequeño, contrarrestando la subestimación. A partir del cálculo de las SEAc para machos y hembras utilizando tres proporciones de los datos (0,25; 0,40; 0,99), se estimó el grado de solapamiento entre las elipses de cada sexo (Jackson et al., 2012). Las métricas del nicho isotópico fueron estimadas con el paquete SIBER (Jackson et al., 2011) en el software libre R (R Core Team, 2020), utilizando el valor promedio de las 5-6 porciones de uña de cada individuo para evitar la redundancia de información asociada a cada uno.

Especialización trófica individual

El grado de ITS se estimó a nivel poblacional y para cada sexo, utilizando el índice BIC/TNW (Bolnick et al., 2007) mediante dos abordajes. Por un lado, un enfoque multidimensional que incorpora la información de ambos isótopos, constituyendo cada uno un eje del nicho (Ingram et al., 2018). Se utilizó un modelo mixto lineal generalizado de respuesta múltiple (MGLMM) para estimar los componentes de varianza intra e interindividual, modelando la identidad del

individuo como un efecto aleatorio, siguiendo la metodología de Ingram et al. (2018). Se utilizó el paquete MCMCglmm (Hadfield, 2010), el cual emplea un enfoque Bayesiano de cadenas de Markov Monte Carlo, para estimar los componentes de varianza (WIC y BIC) con un intervalo de confianza de 95%. A partir de los mismos se estimó TNW y el grado de ITS con un intervalo de confianza de 95%. Por otro lado, se utilizó un enfoque unidimensional, estimando el grado de ITS para cada isótopo por separado. La estimación de los componentes de varianza (WIC y BIC), TNW e ITS, tanto para los valores de δ^{13}C como de δ^{15}N, se realizaron utilizando el paquete RInSp (Zaccarelli et al., 2013), el cual realiza un remuestreo Monte Carlo (1000 réplicas), para evaluar la significancia estadística del índice frente a la hipótesis nula de que la población está compuesta por individuos generalistas (Zaccarelli et al., 2013).

Finalmente, el grado de ITS se estimó calculando el promedio y desvío estándar del área de elipse estándar (SEAc) para el total de individuos y para los individuos de cada sexo, utilizando dos proporciones de los datos, 0,25 y 0,99 (Jackson et al., 2012). Todos estos análisis se realizaron en el software libre R (R Core Team, 2020).

RESULTADOS

El largo promedio de las 17 uñas analizadas de *P. papua* fue de 19,62 mm (SD = 1,55), obteniéndose 5 y 6 porciones de uña de 12 y 5 individuos, respectivamente. Dado que cada porción integra aproximadamente un mes, las uñas de las que se obtuvieron 5 porciones integraron desde setiembre 2018 a enero 2019 y las uñas de las que se obtuvieron 6 porciones integraron desde agosto 2018 a enero 2019.

Los valores promedio, desvío estándar y valores extremos (mínimo y máximo) de δ^{15}N y δ^{13}C para la población de *P. papua* se muestran en la Tabla 3. Considerando el sexo de los individuos, tanto la media de δ^{15}N como la de δ^{13}C fue mayor en machos que en hembras, pero sin diferencias significativas (p = 0,26 y p = 0,39, respectivamente) (Tabla 3, Figura 6, Figura A3).

Tabla 3. Valores isotópicos (δ^{15}N y δ^{13}C) de 90 porciones de uñas de 17 individuos adultos (8 hembras, 8 machos, 1 NA) de *Pygoscelis papua* de la Isla Ardley, Antártida. Se muestra la media ($\bar{x}$), el desvío estándar (SD), y el valor mínimo y máximo de δ^{15}N y δ^{13}C para la población y para cada sexo.

		δ^{15}N (‰)				**δ^{13}C (‰)**			
Grupo	**Porciones**	**$\bar{x}$**	**SD**	**Mín.**	**Máx.**	**$\bar{x}$**	**SD**	**Mín.**	**Máx.**
Población	90	7,30	0,52	6,42	9,04	-24,24	0,37	-25,31	-23,21
Hembras	42	7,21	0,57	6,42	9,04	-24,32	0,39	-25,31	-23,51
Machos	42	7,42	0,49	6,59	8,44	-24,20	0,36	-24,76	-23,21

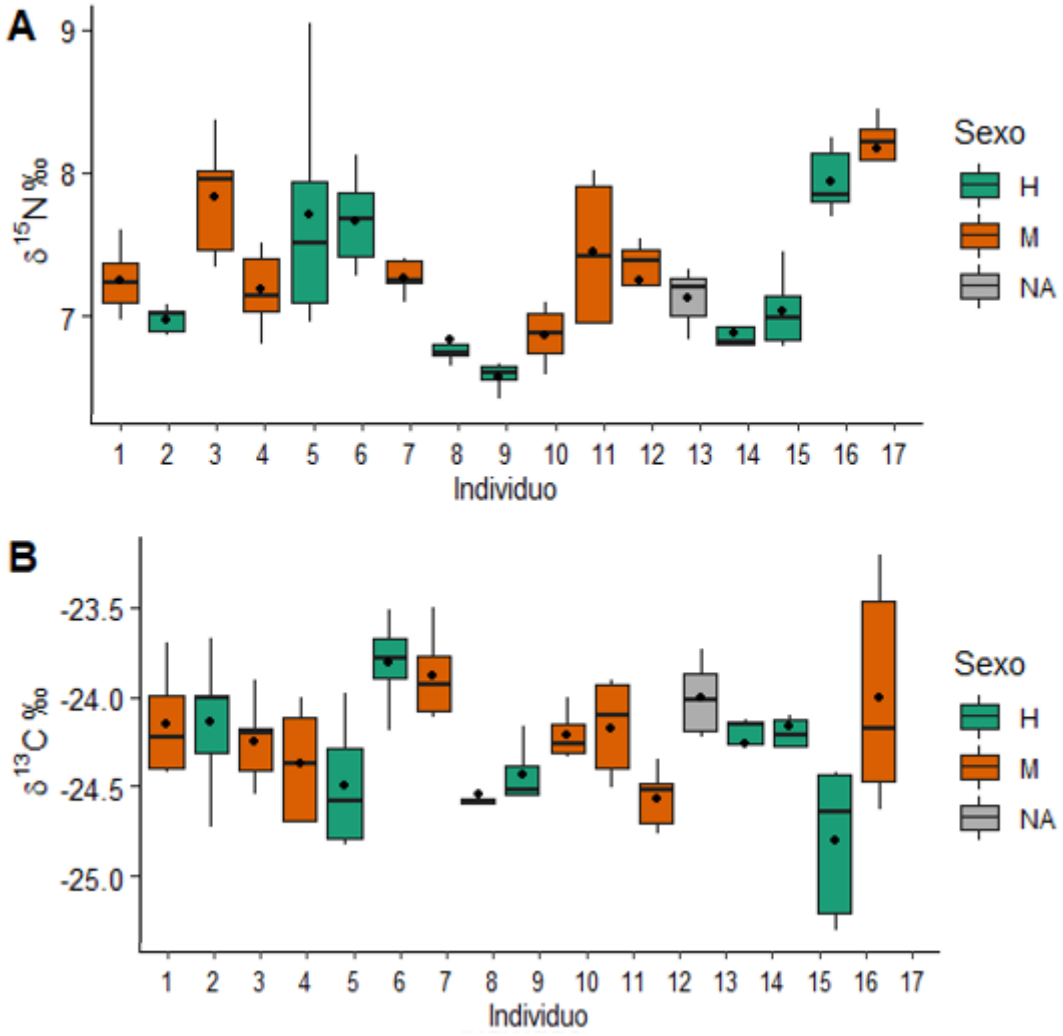


Figura 6. Boxplot de los valores isotópicos de δ^{15}N (A) y δ^{13}C (B) para uñas de 17 individuos adultos (8 hembras, 8 machos, 1 NA) de la población de *Pygoscelis papua* de la Isla Ardley, Antártida, indicando el sexo según la referencia. Se indica la media con un punto.

Composición de la dieta asimilada

La composición de la dieta asimilada a nivel poblacional y para cada sexo, analizando el total de porciones juntas, dio como resultado que la principal presa consumida por los tres grupos es el krill, constituyendo más del 75% de la dieta. Para las hembras el valor medio de krill en la dieta asimilada (80,4%) fue mayor que para los machos (77,5%). Respecto a los peces, las hembras no mostraron diferencias en la contribución media de ambos órdenes a su dieta asimilada, mientras que para los machos el Orden Myctophiformes contribuyó un 3,7% más que el Orden Perciformes a su dieta asimilada (Tabla 4).

Al estimar la dieta asimilada para cada mes entre setiembre, 2018 y enero, 2019, se obtuvo que la contribución media de krill en la dieta poblacional aumentó a lo largo del tiempo, pasando de ser 72,2% a ser 79,4%. Respecto a las hembras, la contribución media de krill en la dieta pasó de ser 69,3% a alcanzar valores mayores a 80%, aumentando a lo largo del tiempo. En cambio, en los machos la contribución media de krill pasó de ser 70,6% en setiembre-octubre, a mantenerse entre 74,7-76,4% en los meses siguientes (Tabla 5).

Tabla 4. Composición de la dieta de la población (n = 17 adultos) de *Pygoscelis papua* de Isla Ardley, Antártida, y de cada sexo (8 hembras, 8 machos, 1 NA), estimada por medio de modelos de mezcla de isótopos estables (MixSIAR, R) a partir de uñas. Se muestra la importancia relativa media y el intervalo de confianza al 95% entre paréntesis de cada especie/Orden presa en la dieta asimilada durante el período comprendido entre agosto/setiembre de 2018 a enero de 2019.

Especie/Orden	Población	Hembras	Machos
Euphausia superba	78,9% (74,3-83,4%)	80,4% (74,0-86,1%)	77,5% (72,1-84,1%)
Myctophiformes	10,6% (2,9-19,8%)	9,9% (2,0-19,3%)	13,1% (2,4-23,5%)
Perciformes	10,4% (1,0-20,0%)	9,7% (1,1-20,0%)	9,4% (0,5-22,3%)

Tabla 5. Importancia relativa de krill antártico (*Euphausia superba*) en la dieta asimilada de la población de *Pygoscelis papua* (n = 17 adultos) de Isla Ardley, Antártida, y de cada sexo (hembras = 8, machos = 8, NA = 1), estimada utilizando modelos de mezcla de isótopos estables (simmr, R) a partir de uñas. Se muestra el valor medio y el intervalo de confianza al 95% entre paréntesis, para cada mes analizado.

	Grupo		
Mes/Año	**Población**	**Hembras**	**Machos**
Set./2018	72,2% (65,8-77,8%)	69,3% (52,9-80,6%)	70,6% (61,9-78,5%)
Oct./2018	74,4% (68,8-79,7%)	75,5% (65,1-84,2%)	70,6% (60,8-78,8%)
Nov./2018	77,6% (72,0-83,0%)	77,4% (67,0-86,0%)	75,1% (64,0-83,8%)
Dic./2018	77,8% (72,4-83,2%)	79,2% (68,8-87,8%)	74,7% (63,8-83,4%)
Ene./2019	79,4% (74,3-84,8%)	80,6% (70,7-89,2%)	76,4% (64,7-85,1%)

A nivel individual, el krill fue la principal especie presa para todos los individuos. Sin embargo, mientras que para algunos individuos (n = 5) la contribución de krill en la dieta asimilada representó menos del 70%, para otros (n = 2) fue igual o mayor al 80%. En lo que respecta a los grupos de peces, la contribución de cada Orden en la dieta asimilada de la mayoría de los individuos fue similar entre sí, a excepción de 2 individuos para los cuales el Orden Perciformes tuvo una representación en la dieta un 5-6% mayor que el Orden Myctophiformes (Figura 7).

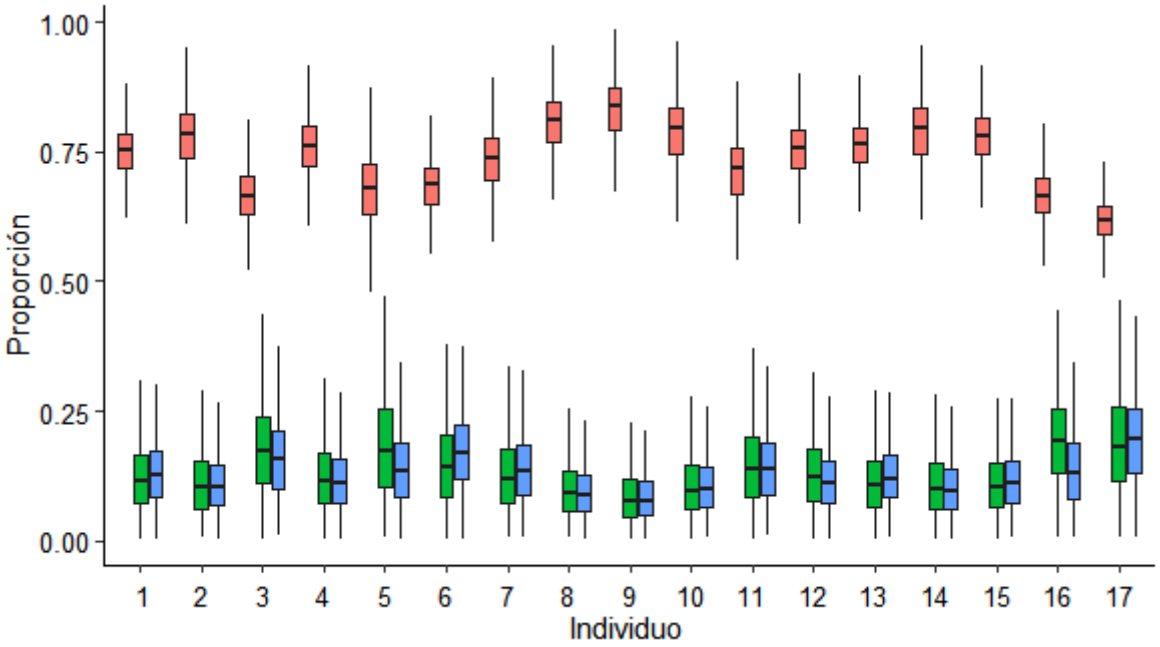


Figura 7. Boxplots de la proporción de krill antártico (*Euphausia superba*, rosado), peces del Orden Myctophiformes (azul) y peces del Orden Perciformes (verde) en la dieta de 17 individuos adultos (8 hembras, 8 machos, 1 NA) de la población de *Pygoscelis papua* de la Isla Ardley, Antártida, estimada por medio de modelos de mezcla (simmr, R) a partir de porciones de uñas.

Métricas del nicho isotópico

Tanto a nivel poblacional como para cada sexo, el rango de δ^{15}N fue mayor que el rango de δ^{13}C. El área convexa (TA) poblacional fue mayor que la observada para cada sexo por separado. Las hembras presentaron valores mayores que los machos en todas las métricas de Layman. Cabe destacar que el valor de SDNND -uniformidad en la distribución de los nichos tróficos de los individuos- de las hembras fue 0,21, mientras que para los machos fue 0,09 (Tabla 6).

Tabla 6. Valor de las métricas de Layman a nivel poblacional y para cada sexo, de 17 individuos adultos de la población de *Pygoscelis papua* (8 hembras, 8 machos, 1 NA), de Isla Ardley, Antártida. TA: área convexa; CD: distancia media al centroide; NND: distancia media al vecino más cercano; SDNND: desvío estándar de la distancia al vecino más cercano (SIBER, R).

Métricas	**Población**	**Hembras**	**Machos**
Rango de δ^{15}N	2,62	2,62	1,86
Rango de δ^{13}C	2,10	1,80	1,55
TA	0,96	0,69	0,46
CD	0,44	0,50	0,37
NND	0,22	0,29	0,28
SDNND	0,12	0,21	0,09

En la Tabla 7 se muestran los valores del área de elipse estándar Bayesiana (SEA_B) para la población (Figura 8) y para ambos sexos (Figura 9), usando tres proporciones de los datos (0,25; 0,40 y 0,99) y un IC de 95%. El valor medio de SEA_B de las hembras fue mayor que el de los machos. Al evaluar el grado de solapamiento entre las elipses (SEAc) de hembras y machos (proporción de los datos de 0,25; 0,40 y 0,99), se obtuvo que las hembras poseen una mayor área exclusiva (Tabla 8). Mientras que el área exclusiva de los machos no supera el 40%, el área exclusiva de las hembras llega a superar el 65%.

Tabla 7. Áreas de elipse estándar Bayesiana (SEA_B; nº réplicas = 1000) a nivel poblacional y para cada sexo, de 17 individuos adultos de la población de *Pygoscelis papua* (8 hembras, 8 machos, 1 NA), de Isla Ardley, Antártida, calculadas con tres proporciones de los datos: 0,25; 0,40; 0,99 (SIBER, R). Se muestra la media y el intervalo de confianza de 95% entre paréntesis.

	Grupo		
	Población	**Hembras**	**Machos**
SEA_B-0,25	0,216 (0,213 - 0,219)	0,312 (0,304 - 0,319)	0,174 (0,170 - 0,179)
SEA_B-0,40	0,385 (0,379 - 0,391)	0,553 (0,540 - 0,567)	0,309 (0,302 - 0,317)
SEA_B-0,99	3,475 (3,420 - 3,529)	4,987 (4,865 - 5,109)	2,790 (2,723 – 2,857)

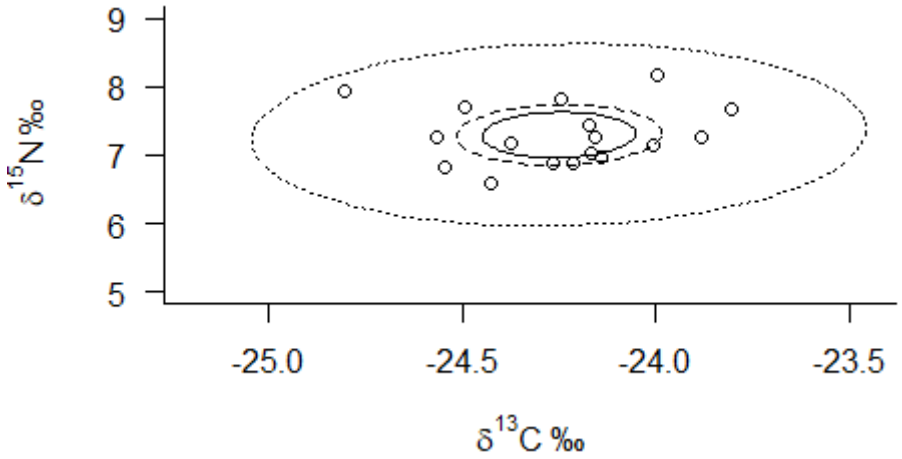


Figura 8. Áreas de elipse estándar generadas a partir de los valores isotópicos (δ^{15}N y δ^{13}C) de uñas de 17 individuos adultos de la población de *Pygoscelis papua* de la Isla Ardley, Antártida, utilizando tres proporciones de los datos (SIBER, R): 0,25 (línea continua); 0,40 (línea discontinua); 0,99 (línea punteada).

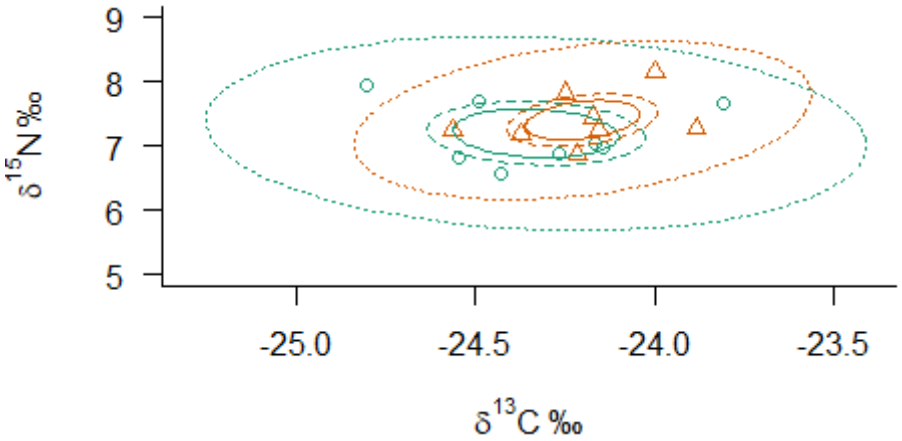


Figura 9. Áreas de elipse estándar generadas a partir de los valores isotópicos (δ^{15}N y δ^{13}C) de uñas de 8 hembras (círculos, verde) y 8 machos (triángulos, naranja) adultos de la población de *Pygoscelis papua* de Isla Ardley, Antártida, utilizando tres proporciones de los datos (SIBER, R): 0,25 (línea continua); 0,40 (línea discontinua); 0,99 (línea punteada).

Tabla 8. Porcentaje del área de elipse estándar corregida (SEAc) que cada sexo solapa con el otro. Los valores isotópicos de δ^{15}N y δ^{13}C fueron obtenidos a partir de uñas de 8 hembras y 8 machos adultos de la población de *Pygoscelis papua* de la Isla Ardley, Antártida. Se muestra el área de solapamiento utilizando tres proporciones de los datos: 0,25; 0,40 y 0,99 (SIBER, R).

	% de SEAc solapada con el otro sexo, para:	
	Hembras	**Machos**
SEAc – 0,25	33,26	61,39
SEAc – 0,40	40,09	74,01
SEAc – 0,99	52,19	96,33

Especialización trófica individual

- Análisis multidimensional

A nivel poblacional, el valor medio de ITS calculado con un intervalo de confianza del 95%, fue de 0,65. Además, el grado medio de ITS de hembras y machos fue similar entre sí. Las hembras tuvieron una amplitud de nicho mayor que los machos, explicado por una mayor varianza interindividual (Tabla 9).

Tabla 9. Valores de los componentes de varianza intra (WIC) e interindividual (BIC), amplitud total del nicho (TNW) y valor de especialización trófica individual multidimensional (ITS = BIC/TNW) para los valores isotópicos (δ^{15}N y δ^{13}C) de la población de *Pygoscelis papua* (n = 17 adultos) de la Isla Ardley, Antártida, y de cada sexo (hembras = 8, machos = 8, NA = 1), calculados con un intervalo de confianza de 95% (MCMCglmm, R). Los valores isotópicos se obtuvieron a partir de uñas. Se muestra media (mínimo-máximo).

	Población	**Hembras**	**Machos**
WIC	0,002 (0,001-0,003)	0,002 (0,001-0,003)	0,002 (0,001-0,003)
BIC	0,004 (0,001-0,007)	0,006 (0,001-0,016)	0,005 (0,001-0,010)
TNW	0,006 (0,003-0,010)	0,008 (0,002-0,019)	0,007 (0,002-0,013)
ITS	0,645 (0,480-0,717)	0,732 (0,408-0,821)	0,711 (0,404-0,800)

- Análisis unidimensional

El grado de ITS poblacional fue mayor para el δ^{15}N (0,67) que para el δ^{13}C (0,49). A nivel intrapoblacional, el grado de ITS para el δ^{15}N fue similar entre sexos. Para δ^{13}C, el grado de ITS de las hembras fue mayor (0,57) que el de los machos (0,31). En todos los casos el índice

de ITS fue significativo (con respecto al modelo nulo), excepto por el índice de $\delta^{13}C$ para los machos (Tabla 10).

Tabla 10. Valores de los componentes de varianza intra (WIC) e interindividual (BIC), amplitud total del nicho (TNW) y valor de especialización trófica individual unidimensional (ITS = BIC/TNW) para los valores isotópicos ($\delta^{15}N$ y $\delta^{13}C$) de la población de *Pygoscelis papua* (n = 17 adultos) de la Isla Ardley, Antártida, y de cada sexo (hembras = 8, machos = 8, NA = 1). Los valores isotópicos se obtuvieron a partir de uñas. Significancia estadística del índice ITS frente a la H_0 de que la población se compone de individuos generalistas (RInSp, R): *$p \leq 0,05$, ** $p \leq 0,01$, *** $p \leq 0,001$.

	$\delta^{15}N$			**$\delta^{13}C$**		
	Población	**Hembras**	**Machos**	**Población**	**Hembras**	**Machos**
WIC	0,09	0,11	0,08	0,07	0,06	0,08
BIC	0,18	0,22	0,14	0,06	0,09	0,03
TNW	0,27	0,32	0,22	0,13	0,15	0,11
ITS	0,67***	0,67***	0,64***	0,49***	0,57***	0,31

- Elipses estándar

Finalmente, el cálculo de las elipses estándar (SEAc) mostró que el promedio a nivel individual, utilizando el 99% de los datos, fue 1,87 (SD = 1,37); al utilizar el 25% de los datos dicha área se redujo a 0,12 (SD = 0,09). Al estimar el área de nicho isotópico con el 99% de los datos para cada individuo, se observa un elevado solapamiento entre las mismas (Figura 10 A). Cuando se obtiene el área de nicho isotópico más frecuentemente utilizada (con el 25% de los datos), se observa que algunos individuos muestran poco o ningún solapamiento con el resto (Figura 10 B). En relación a las SEAc de los individuos de cada sexo, para los machos el área promedio, utilizando el 99% de los datos, fue mayor (2,44 ± 1,79) que para las hembras (1,36 ± 0,61). Este patrón se mantiene al usar el 25% de los datos (machos = 0,15 ± 0,11, hembras = 0,08 ± 0,04).

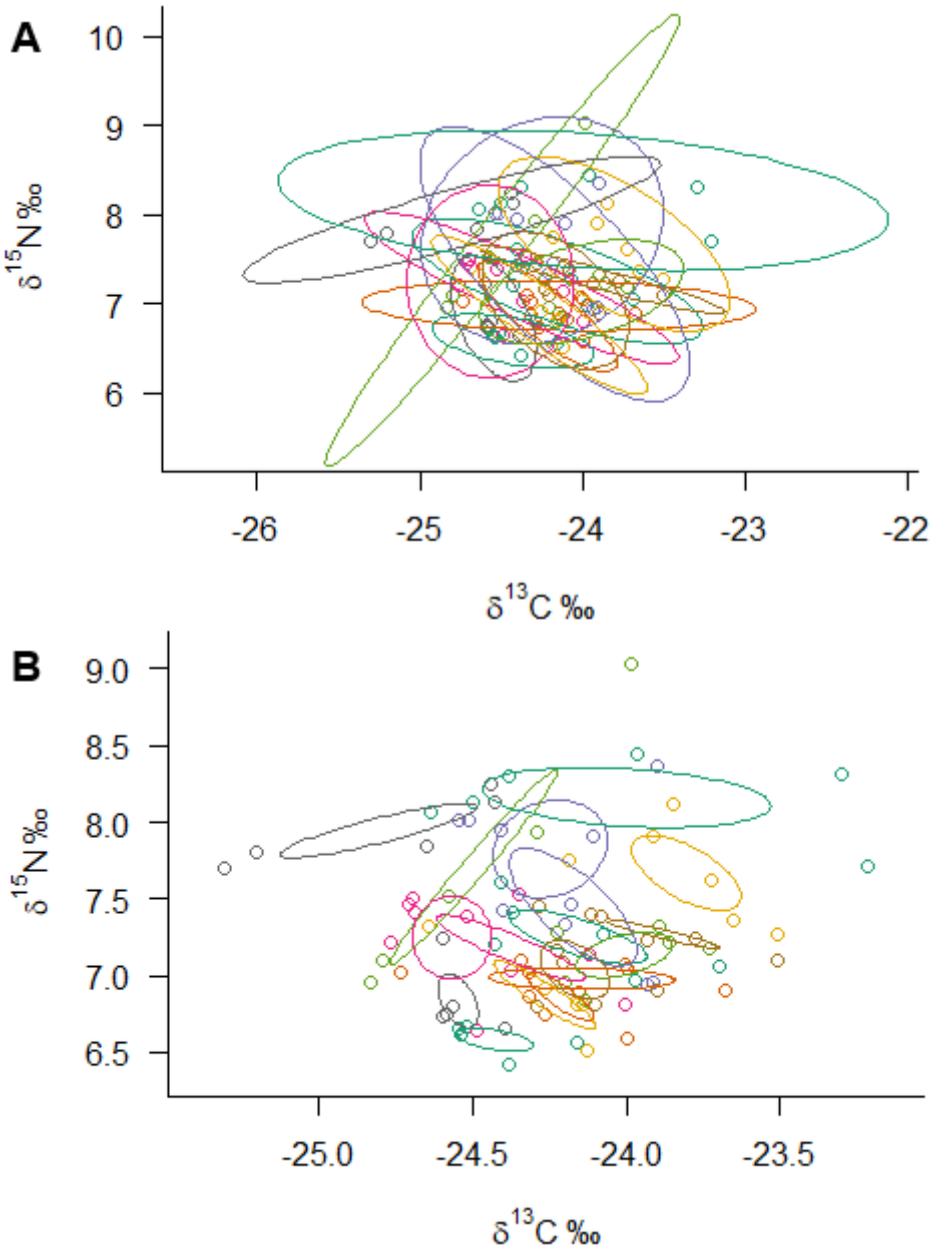


Figura 10. Áreas de elipse estándar generadas a partir de los valores isotópicos (δ^{15}N y δ^{13}C) de uñas de 17 individuos adultos de la población de *Pygoscelis papua* de la Isla Ardley, Antártida, utilizando: A) 99% y B) 25% de los datos.

DISCUSIÓN

La importancia de estudiar la ecología trófica en poblaciones silvestres radica en que sus hábitos alimenticios determinan las conexiones de la red trófica y en consecuencia, la estructura comunitaria (Araújo et al., 2011; Black, 2016; Dall et al., 2012; Pusch et al., 2004; van der Putten et al., 2004). Este trabajo aporta conocimiento sobre diversos aspectos de la ecología trófica del pingüino papúa, utilizando la técnica de isótopos estables en uñas. Se describe la composición de la dieta asimilada y el grado de especialización trófica individual a diferentes niveles, en la población de Isla Ardley, Isla Rey Jorge, Antártida.

Composición de la dieta asimilada

Dado que se obtuvieron 5-6 porciones de cada uña analizada y que las mismas abarcaron desde agosto/setiembre de 2018 a enero de 2019, la información sobre los hábitos tróficos de cada individuo refleja parte del período no-reproductivo y el reproductivo (ver Tabla 11).

Tabla 11. Etapas del período no-reproductivo (o pre-reproductivo) y el período reproductivo de las cuales se obtuvo información de los hábitos tróficos de 17 individuos adultos de la población de *Pygoscelis papua* en Isla Ardley, Antártida. Se indica a qué mes, período y eventos dentro del mismo corresponde cada porción de uña analizada. Referencias: Hinke et al., 2012; Lynch, 2013; Trivelpiece et al., 1987.

Porción	Mes/Año	Período	Eventos dentro del período
6	Ago./2018	No-reproductivo	Final de la invernada.
5	Set./2018		
4	Oct./2018	Ambos	Regreso a la colonia. Cortejo. Puesta. Incubación.
3	Nov./2018	Reproductivo	Puesta. Incubación. Eclosión.
2	Dic./2018		Incubación. Eclosión.
1	Ene./2019		Cuidado de las crías.

Estudios realizados en otras poblaciones antárticas, reportaron al krill antártico como la principal especie presa consumida a nivel poblacional, tanto durante el período reproductivo (Dimitrijević et al., 2018; Juáres et al., 2016; Kokubun et al., 2010; Panasiuk et al., 2020; Pickett et al., 2018; Polito et al., 2011b; Volkman et al., 1980) como el no-reproductivo (Juáres et al., 2016), lo cual coincide con los resultados obtenidos para la población de Isla Ardley. La importancia del krill en la dieta de la población de Isla Ardley durante el período no-reproductivo, pasó de ser menos del 35% en 1982-1984, a más del 60% en 2009-2011 (Negrete et al., 2016). En el presente estudio se reportó un porcentaje de consumo de krill del 72,2% durante el período no-reproductivo (porción 5). Por otra parte, Negrete et al. (2016) reportaron durante el período reproductivo de 2009/10, un consumo de krill en Isla Ardley menor al 30%. En el presente estudio, dicho consumo fue mayor al 77% durante las distintas etapas del período reproductivo analizadas (porciones 3-1). Dado que sólo se contaba con los datos mencionados, este trabajo aporta información actual que indica que continúa la aparente tendencia en aumento para el consumo de krill, tanto durante el período no-reproductivo como el reproductivo.

Por otra parte, se encontró que el consumo medio de krill a nivel poblacional aumentó desde el período no-reproductivo (porción 5) al reproductivo y a lo largo de este último (porciones 3-1), coincidente con lo reportado para la población de Punta Stranger, Isla Rey Jorge, donde se encontró un mayor consumo de krill durante el período reproductivo, respecto al período no-reproductivo (Juáres et al., 2016). En Isla Rey Jorge (bahía Almirantazgo) se reportó que la abundancia de krill es mayor durante los meses de primavera y verano, el momento de desove (Stępnik, 1982). Esto podría explicar el aumento en la importancia del krill en la dieta poblacional de *P. papua* en Isla Ardley durante el período reproductivo (primavera/verano). A su vez, es probable que dicho incremento de la importancia del krill en la dieta asimilada poblacional se deba a la contribución de las hembras (ver más adelante).

La contribución media de krill en la dieta asimilada durante el total del período estudiado (agosto 2018-enero 2019) fue 3% mayor para las hembras respecto a los machos,

presentando un amplio solapamiento entre los intervalos de confianza de ambos sexos. Al mirar en detalle los períodos no-reproductivo y reproductivo, se observa que hembras y machos mostraron diferencias en la importancia del krill en su dieta asimilada. La contribución media de krill en la dieta asimilada de los machos pasó de ser 71% durante el período no-reproductivo y la transición entre ambos períodos, a mantenerse en 75-76% durante el período reproductivo. Las hembras aumentaron su consumo de krill en la transición entre el período no-reproductivo y el reproductivo (de 69 a 75,5%) y continuaron aumentando dicho consumo a lo largo del mismo. La variación estacional en la abundancia de krill previamente mencionada podría explicar que tanto hembras como machos consuman un mayor porcentaje de krill durante el período reproductivo (meses de verano). Asimismo, el aumento progresivo en el consumo de krill durante el período reproductivo en las hembras podría explicar el aumento progresivo en el consumo de krill a nivel poblacional durante el mismo. Estos resultados difieren de los de Polito et al. (2011a), quienes reportaron una contribución de krill menor al 50% en la dieta de hembras de varias poblaciones de Islas Shetland del Sur durante el período pre-reproductivo, estimada mediante modelos de mezcla. Por otra parte, el menor consumo de krill por parte de las hembras durante el período no-reproductivo, podría deberse a varios motivos, no excluyentes entre sí. A diferencia de los machos, las hembras de *P. papua* ayunan aproximadamente una semana durante el cortejo y se ha reportado en Isla Rey Jorge, una disminución en su masa los días previos a poner el primer huevo (Trivelpiece & Trivelpiece, 1990). Una menor importancia de krill en la dieta asimilada está relacionada con valores de δ^{15}N más elevados, reflejando un consumo en niveles tróficos superiores (e.g., peces). Por un lado, es posible que los tejidos de las hembras se vean enriquecidos en δ^{15}N por el ayuno y la consecuente metabolización de sus propias reservas (Doi et al., 2017; Hobson et al., 1993), y que en consecuencia, esto se refleje como un mayor consumo de presas de nivel trófico superior en el modelo de mezcla. De todas formas, es posible que un ayuno de una semana sea poco tiempo para registrar un aumento en la firma isotópica de δ^{15}N obtenida a partir de uñas (Cherel et al., 2005; Doi et al., 2017; Hobson et al., 1993). Por

otra parte, es posible que dado el costo energético asociado al ayuno, a la puesta de huevos y a la primera incubación (Black, 2016), sumado a la menor abundancia de krill durante los meses de invierno, las hembras consuman un mayor porcentaje de peces durante el final del período no-reproductivo/inicio del período reproductivo. Mientras que estos resultados coinciden con lo reportado para otras poblaciones (Isla Rey Jorge e Isla Livingston; Miller et al., 2010; Volkman et al., 1980), difieren de los reportado por Polito et al. (2015) para la población de Isla Livingston, quienes no encontraron diferencias entre sexos.

Métricas del nicho isotópico

El mayor rango reportado para el δ^{15}N (2,62‰) en relación al δ^{13}C (2,10‰), sugiere que la población de *P. papua* presenta una mayor diversidad alimenticia asociada con la posición trófica de las presas consumidas, que con el hábitat utilizado. Por otra parte, los valores de NND y SDNND, indican que los individuos de la población se distribuyen de forma poco uniforme en el espacio isotópico, por lo que se forman grupos de individuos más cercanos entre sí, que con el resto.

Ambos sexos mostraron el mismo patrón que la población en relación al rango de δ^{15}N y de δ^{13}C, por tanto, hembras y machos presentan mayor diversificación en lo que respecta al nivel trófico de las presas consumidas. Un mayor valor de las métricas de Layman -rango de δ^{15}N y δ^{13}C, TA, CD- y una mayor área de elipse bayesiana -SEA_B (proporción de los datos: 0,25; 0,40; 0,99)- en las hembras, sugiere que estas ocupan un área mayor del nicho isotópico, por lo que poseen mayor diversidad en sus hábitos tróficos que los machos. A su vez, un mayor NND, SDNND y área de nicho isotópica exclusiva de las hembras respecto a los machos, indica que éstas presentan un menor grado de redundancia trófica y que su distribución en el espacio isotópico es considerablemente menos uniforme. Asimismo, indica que las hembras utilizan recursos tróficos y áreas de forrajeo que los machos no. La mayor segregación entre los individuos hembra y su mayor área exclusiva a nivel de grupo podría estar asociada a la inversión que este sexo realiza durante el comienzo del período reproductivo. Cada individuo hembra podría modificar sus hábitos tróficos respecto a los otros individuos de la población

(de ambos sexos), y disminuir el solapamiento, mitigando así la potencial competencia intraespecífica por el acceso a los recursos. Asimismo, una mayor área de nicho isotópica de las hembras respecto a los machos, sugiere que son el sexo que contribuye en mayor medida a la diversificación del nicho isotópico poblacional.

Especialización trófica individual

Si bien para todos los individuos de la población analizada la principal especie presa fue el krill, hubo un amplio rango de variación en la importancia relativa la misma. Es decir que para algunos individuos otras especies presa, como los peces, llegaron a representar casi el 40% de su dieta asimilada. La variación interindividual en la composición de la dieta es concordante con los resultados obtenidos para el área de elipse, dado que se encontró una importante variación en el tamaño de la misma entre los individuos. A nivel poblacional, la estimación de ITS, tanto en la aproximación multidimensional como la unidimensional indicaron que la población de *P. papua* de Isla Ardley presenta un grado moderado-alto de especialización, estando principalmente compuesta por individuos especialistas. El análisis unidimensional indicó que esta población presenta un mayor grado de ITS asociado a la posición trófica de los recursos consumidos (δ^{15}N), que al hábitat de forrajeo (bentónico/pelágico, δ^{13}C). Mientras que el grado de especialización en δ^{15}N de la población no estaría afectado por los hábitos tróficos de los individuos de un sexo en particular, a nivel de δ^{13}C, el grado de ITS poblacional estaría más influenciado por los hábitos de las hembras (ver más adelante). Estudios en Isla Livingston han reportado un mayor grado de ITS en δ^{15}N (0,53) que en δ^{13}C (0,44) durante el invierno (Herman, 2016). En esta misma población se reportó durante el período reproductivo, una mayor variación interindividual en δ^{15}N que en δ^{13}C (Polito et al., 2015). La mayor especialización a nivel de δ^{15}N, reportada tanto en este estudio como en Herman (2016), podría relacionarse con que el pingüino papúa se caracteriza por forrajear cerca de la costa/zonas bentónicas (Kokubun et al., 2010; Polito et al., 2011a), por lo que el grado de diferenciación en los valores isotópicos que pueden alcanzar los individuos en el hábitat de forrajeo no es tanto como la segregación trófica que puede generarse a nivel de las presas

consumidas. Asimismo, dado que el krill antártico posee una firma isotópica unas dos veces menor a las especies de peces consideradas, la variación en el porcentaje de consumo de krill entre los individuos da lugar a que estos presenten una diferenciación mayor entre sí en lo que respecta al δ^{15}N. Esto es concordante con los mayores rangos de variación en δ^{15}N, que en δ^{13}C, de las presas reportadas en la Tabla 1. Es de destacar que un valor de ITS cercano a 0,70 (tanto en el análisis multidimensional como en δ^{15}N), en una población donde el 75% de su dieta es el krill (y es la principal presa para todos los individuos), indica fuertemente que existe una diferenciación entre los individuos en el consumo de recursos secundarios. Asimismo, dada la gran importancia del krill en la dieta poblacional, un valor del índice ITS cercano a 0,70 para esta población, debe tomarse como alto.

Considerando los sexos por separado, la estimación multidimensional de ITS indicó un grado moderado-alto de especialización tanto para hembras como para machos. Sin embargo, las hembras se diferenciaron más entre sí (mayor BIC), lo que se refleja en su mayor amplitud total del nicho. En el análisis unidimensional para el δ^{15}N, las hembras tuvieron varianza intraindividual (WIC) e interindividual (BIC) mayores que los machos, indicando que estas presentan una mayor segregación en la posición trófica de los recursos consumidos en relación a los machos. Para el δ^{13}C, las hembras tuvieron un componente intraindividual menor que los machos, pero mostraron mayor diferenciación entre sí. Dentro de cada sexo, el grado de ITS de las hembras fue mayor respecto al nivel trófico de las presas consumidas que al hábitat de forrajeo, mientras que los machos están especializados en la posición trófica de las presas que consumen, pero sin algún grado de diversificación respecto al hábitat de forrajeo. Las diferencias en el grado de especialización de hembras y machos son concordantes con el cálculo de las áreas de elipse, dado que los individuos hembra utilizan con mayor frecuencia (SEAc – 0,25) un área isotópica más pequeña que los individuos macho. El hecho de que se haya encontrado un grado moderado-alto de ITS multidimensional en los machos, mientras que en el análisis unidimensional esto se reportó para el δ^{15}N, pero no para

el δ^{13}C, puede deberse a que el análisis multidimensional contempla cómo se distribuyen los valores pareados de δ^{15}N y δ^{13}C de cada individuo en el espacio isotópico.

Si bien varios trabajos han estudiado la variación intrapoblacional en los hábitos tróficos de *P. papua* a través del coeficiente de variación de las firmas isotópicas, métricas de nicho como TNW, o el agrupamiento de individuos de cada sexo según sus firmas isotópicas (Herman et al., 2017; Polito et al., 2015; Xavier et al., 2017), sólo dos estudios previos (Handley et al., 2017; Herman, 2016) realizaron estimaciones directas de ITS a nivel poblacional. Por lo tanto, este trabajo es, conforme a mi conocimiento, el primer estudio en estimar el grado de ITS en Isla Ardley a nivel poblacional y el primero en evaluar ITS *per se* para cada sexo. Se destaca la importancia de realizar estas estimaciones utilizando el mismo índice (ej. el propuesto por Roughgarden, 1974), de forma de que los distintos trabajos sean comparables entre sí.

En las últimas décadas el cambio climático en la Península Antártica Oeste y el Mar de Scotia ha causado un aumento en la temperatura y en la acidificación del agua, así como una disminución de la cubierta de hielo marino (Flores et al., 2012; Trivelpiece et al., 2011). Estos cambios han afectado negativamente el reclutamiento del krill antártico, eslabón esencial en la red trófica de la Antártida (Flores et al., 2012), así como han afectado diferencialmente las tendencias poblaciones de los pingüinos del género *Pygoscelis* (Clucas et al., 2014; Trivelpiece et al., 2011). El aumento poblacional de *P. papua* en Isla Ardley, indica que al contrario de sus congéneres, no se ve afectado de forma negativa por estos cambios, logrando dispersarse y aumentar su tamaño poblacional (Clucas et al., 2014). Es posible que el éxito que esto refleja tenga que ver con característica de la especie asociadas con aspectos tróficos y reproductivos. Mientras que la reducción en la cubierta de hielo marino le beneficia al aumentar el área de cría de la especie (dado que no depende del hielo para reproducirse, Juáres et al., 2020); la disminución en la abundancia de krill, el principal recurso trófico de esta especie en Antártida probablemente incida de manera negativa. El grado de ITS encontrado en esta población podría constituir uno de los mecanismos adoptados por los individuos para hacer frente a la disminución en la abundancia de krill, así como también

permitiría mitigar la potencial competencia intraespecífica dada por el aumento poblacional sostenido de *P. papua* en Isla Ardley. Esta diversificación ocurriría principalmente mediante una diferenciación en la proporción de krill y peces/calamares/anfípodos consumida por los individuos. Por otra parte, la diferenciación entre hembras y machos respecto al grado de ITS en el hábitat de forrajeo indicaría que aspectos como el costo asociado al período reproductivo, influirían en que un sexo busque diferenciarse aún más que el otro del resto de individuos.

Consideraciones metodológicas

En relación al análisis para estimar la composición de la dieta a nivel poblacional, para cada sexo y para cada individuo, el hecho de que varias especies de peces posean firmas isotópicas muy similares y solapadas en el espacio de nicho, no permitió evaluar la importancia en la dieta de cada especie presa por separado. Métodos clásicos como el análisis de contenido estomacal, realizados en Isla Ardley en período reproductivo y no-reproductivo, permitirían conocer la identidad de las presas consumidas. Esta información puede incorporarse a los modelos de mezcla, contribuyendo a discernir la importancia relativa de cada presa a pesar de que presenten firmas isotópicas similares, obteniendo resultados más precisos (Franco-Trecu et al., 2013).

Si bien el tamaño muestral puede resultar bajo, el depender del hallazgo de carcasas de animales muertos recolectados en un período muy acotado de tiempo, no permitió obtener muestras un número de individuos mayor. Dado que la Isla Ardley es un Área Protegida Antártica (ASPA No. 150 Ardley Island, King George Island: Management Plan, 2009), para ingresar a la misma se debe contar con permisos debidamente justificados, lo que impide que se realicen muestreos frecuentes. De todas formas, se destaca que ambos sexos estuvieron representados de forma balanceada. Finalmente, vale remarcar que la metodología utilizada en el presente estudio brinda la posibilidad de estudiar la consistencia en los hábitos tróficos de un amplio número de individuos (crías y adultos) tanto de especies de pingüinos como de otras especies, a lo largo de una amplia ventana temporal, a partir del hallazgo de carcazas

de individuos muertos (en los que no se pueda identificar la especie ni el sexo). En función del momento de colecta de las uñas, éstas permitirían el estudio de exclusivamente el período no-reproductivo o el período reproductivo, así como el estudio de parte de ambos períodos a partir de una única muestra.

CONCLUSIONES

- En lo que respecta a la composición de la dieta de *P. papua* en Isla Ardley, tanto para la población como para cada sexo, la principal especie presa consumida fue el krill antártico, constituyendo más del 77% de la dieta. A nivel individual, el krill fue la principal especie presa para todos los individuos, pero su importancia relativa mostró un amplio rango de variación entre los mismos (62% a 82%).
- La población presentó un grado moderado-alto de especialización trófica individual, dado principalmente por la diferenciación entre los individuos en el consumo de recursos secundarios, como los peces.
- A nivel intrapoblacional, las hembras presentaron una mayor área de nicho isotópico y mayor área isotópica exclusiva que los machos. Asimismo, las áreas de nicho isotópico de los individuos hembra fueron menores que las de los machos, lo que junto con un bajo solapamiento sería consistente con su mayor grado de especialización trófica individual.

BIBLIOGRAFÍA

Angerbjörn, A., Hersteinsson, P., Lidén, K., & Nelson, E. (1994). Dietary variation in arctic foxes (*Alopex lagopus*)-an analysis of stable carbon isotopes. *Oecologia*, *99*(3–4), 226–232. https://doi.org/10.1007/BF00627734

Araújo, M. S., Bolnick, D. I., & Layman, C. A. (2011). The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, *14*(9), 948–958. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01662.x

Araújo, M. S., & Gonzaga, M. O. (2007). Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon* (*Trypargilum*) *albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *61*(12), 1855–1863. https://doi.org/10.1007/s00265-007-0425-z

Arim, M., & Naya, D. E. (2003). Pinniped diets inferred from scats: analysis of biases in prey occurrence. *Canadian Journal of Zoology*, *81*(1), 67–73. https://doi.org/10.1139/z02-221

ASPA No. 150 Ardley Island, King George Island: Management Plan, 1 (2009).

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*(7013), 100–103. https://doi.org/10.1038/nature02996

Barbosa, A., Benzal, J., de León, A., & Moreno, J. (2012). Population decline of chinstrap penguins (*Pygoscelis antarctica*) on Deception Island, South Shetlands, Antarctica. *Polar Biology*, *35*(9), 1453–1457. https://doi.org/10.1007/s00300-012-1196-1

Barrett, R. T., Camphuysen, K., Anker-Nilssen, T., Chardine, J. W., Furness, R. W., Garthe, S., Hüppop, O., Leopold, M. F., Montevecchi, W. A., & Veit, R. R. (2007). Diet studies of seabirds: a review and recommendations. *ICES Journal of Marine Science*, *64*(9), 1675–1691. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsm152

Baylis, A. M. M., Orben, R. A., Arnould, J. P. Y., Peters, K., Knox, T., Costa, D. P., & Staniland, I. J. (2015). Diving deeper into individual foraging specializations of a large marine predator, the southern sea lion. *Oecologia*, *179*(4), 1053–1065. https://doi.org/10.1007/s00442-015-3421-4

Bearhop, S., Phillips, R. A., Mcgill, R., Cherel, Y., Dawson, D. A., & Croxall, J. P. (2006). Stable isotopes indicate sex-specific and long-term individual foraging specialisation in diving seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, *311*, 157–164.

Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). *Ecology: From Individuals to Ecosystems*. Blackwell Publishing.

Ben-David, M., & Flaherty, E. A. (2012). Stable isotopes in mammalian research: a beginner's guide. *Journal of Mammalogy*, *93*(2), 312–328. https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-166.1

Ben-David, M., Flynn, R. W., & Schell, D. M. (1997). Annual and seasonal changes in diets of martens: evidence from stable isotope analysis. *Oecologia*, *111*(2), 280–291. https://doi.org/10.1007/s004420050236

Bison, M., Ibanez, S., Redjadj, C., Boyer, F., Coissac, E., Miquel, C., Rioux, D., Said, S., Maillard, D., Taberlet, P., Yoccoz, N. G., & Loison, A. (2015). Upscaling the niche variation hypothesis from the intra- to the inter-specific level. *Oecologia*, *179*(3), 835–842. https://doi.org/10.1007/s00442-015-3390-7

Black, C. E. (2016). A comprehensive review of the phenology of *Pygoscelis* penguins. *Polar Biology*, *39*(3), 405–432. https://doi.org/10.1007/s00300-015-1807-8

Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Araújo, M. S., & Persson, L. (2007). Comparative support for the niche variation hypothesis that more generalized populations also are more heterogeneous. *Proceedings*

of the National Academy of Sciences of the United States of America, *104*(24), 10075–10079. https://doi.org/10.1073/pnas.0703743104

Bolnick, D. I., Svanbäck, R., Fordyce, J. A., Yang, L. H., Davis, J. M., Hulsey, C. D., & Forister, M. L. (2003). The Ecology of Individuals: Incidence and Implications of Individual Specialization. *American Naturalist*, *161*(1), 1–28. https://doi.org/10.1086/343878

Bolnick, D. I., Yang, L. H., Fordyce, J. A., Davis, J. M., & Svanbäck, R. (2002). Measuring Individual-Level Resource Specialization. *Ecology*, *83*(10), 2936–2941. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2936:MILRS]2.0.CO;2

Bryan, J. E., & Larkin, P. A. (1972). Food Specialization By Individual Trout. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, *29*(11), 1615–1624. https://doi.org/https://doi.org/10.1139/f72-248

Camprasse, E. C. M., Cherel, Y., Bustamante, P., Arnould, J. P. Y., & Bost, C. A. (2017). Intra-and inter-individual variation in the foraging ecology of a generalist subantarctic seabird, the gentoo penguin. *Marine Ecology Progress Series*, *578*, 227–242. https://doi.org/10.3354/meps12151

Caut, S., Angulo, E., & Courchamp, F. (2009). Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}N$ and $\Delta^{13}C$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, *46*(2), 443–453. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x

Ceia, F. R., Cherel, Y., Seco, J., Barbosa, A., Chipev, N., & Xavier, J. C. (2021). Variability in tissue-specific trophic discrimination factors ($\Delta^{13}C$ and $\Delta^{15}N$) between Antarctic krill *Euphausia superba* and free-ranging *Pygoscelis* penguins. *Polar Biology*, *44*(8), 1541–1551. https://doi.org/10.1007/s00300-021-02889-2

Ceia, F. R., & Ramos, J. A. (2015). Individual specialization in the foraging and feeding strategies of seabirds: a review. *Marine Biology*, *162*(10), 1923–1938. https://doi.org/10.1007/s00227-015-2735-4

Cherel, Y., Hobson, K. A., Bailleul, F., & Groscolas, R. (2005). Nutrition, Physiology, and Stable Isotopes: New Information from Fasting and Molting Penguins. *Ecology*, *86*(11), 2881–2888. https://doi.org/10.1890/05-0562

Cherel, Y., Hobson, K. A., Guinet, C., & Vanpe, C. (2007). 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*(4), 826–836. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01238.x

Cipro, C. V. Z., Montone, R. C., & Bustamante, P. (2017). Mercury in the ecosystem of Admiralty Bay, King George Island, Antarctica: Occurrence and trophic distribution. *Marine Pollution Bulletin*, *114*(1), 564–570. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.09.024

Clucas, G. v., Dunn, M. J., Dyke, G., Emslie, S. D., Naveen, R., Polito, M. J., Pybus, O. G., Rogers, A. D., & Hart, T. (2014). A reversal of fortunes: climate change ′winners′ and ′losers′ in Antarctic Peninsula penguins. *Scientific Reports*, *4*, 1–7. https://doi.org/10.1038/srep05024

Connan, M., Bonnevie, B. T., Hagen, C., van der Lingen, C. D., & McQuaid, C. (2017). Diet specialization in a colonial seabird studied using three complementary dietary techniques: effects of intrinsic and extrinsic factors. *Marine Biology*, *164*(8), 1–20. https://doi.org/10.1007/s00227-017-3201-2

Dall, S. R. X., Bell, A. M., Bolnick, D. I., & Ratnieks, F. L. W. (2012). An evolutionary ecology of individual differences. *Ecology Letters*, *15*(10), 1189–1198. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01846.x

DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *42*(5), 495–506. https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0

DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *45*(3), 341–351. https://doi.org/10.1016/0016-7037(81)90244-1

Dimitrijević, D., Paiva, V. H., Ramos, J. A., Seco, J., Ceia, F. R., Chipev, N., Valente, T., Barbosa, A., & Xavier, J. C. (2018). Isotopic niches of sympatric Gentoo and Chinstrap Penguins: evidence of competition for Antarctic krill? *Polar Biology*, *41*(9), 1655–1669. https://doi.org/10.1007/s00300-018-2306-5

Doi, H., Akamatsu, F., & González, L. (2017). Starvation effects on nitrogen and carbon stable isotopes of animals: an insight from meta-analysis of fasting experiments. *Royal Society Open Science*, *4*(8). https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1098/rsos.170633

Dunn, M. J., Forcada, J., Jackson, J. A., Waluda, C. M., Nichol, C., & Trathan, P. N. (2019). A long-term study of gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) population trends at a major Antarctic tourist site, Goudier Island, Port Lockroy. *Biodiversity and Conservation*, *28*(1), 37–53. https://doi.org/10.1007/s10531-018-1635-6

Dunn, M. J., Jackson, J. A., Adlard, S., Lynnes, A. S., Briggs, D. R., Fox, D., & Waluda, C. M. (2016). Population Size and Decadal Trends of Three Penguin Species Nesting at Signy Island, South Orkney Islands. *PLoS ONE*, *11*(10), 1–15. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0164025

Durell, S. E. A. Le. V. dit (2000). Individual feeding specialisation in shorebirds: population consequences and conservation implications. *Biological Reviews*, *75*(4), 503–518. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2000.tb00053.x

Estes, J. A., Riedman, M. L., Staedler, M. M., Tinker, M. T., & Lyon, B. E. (2003). Individual variation in prey selection by sea otters: patterns, causes and implications. *Journal of Animal Ecology*, *72*(1), 144–155. https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2003.00690.x

Firla, M., Mustafa, O., Pfeifer, C., Senf, M., & Hese, S. (2019). INTRASEASONAL VARIABILITY OF GUANO STAINS IN A REMOTELY SENSED PENGUIN COLONY USING UAV AND SATELLITE. *ISPRS Annals of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, *4*(2/W5), 111–118. https://doi.org/10.5194/isprs-annals-IV-2-W5-111-2019

Flores, H., Atkinson, A., Kawaguchi, S., Krafft, B. A., Milinevsky, G., Nicol, S., Reiss, C., Tarling, G. A., Werner, R., Bravo Rebolledo, E., Cirelli, V., Cuzin-Roudy, J., Fielding, S., Groeneveld, J. J., Haraldsson, M., Lombana, A., Marschoff, E., Meyer, B., Pakhomov, E. A., … Werner, T. (2012). Impact of climate change on Antarctic krill. *Marine Ecology Progress Series*, *458*, 1–19. https://doi.org/10.3354/meps09831

France, R. L. (1995). Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnology and Oceanography*, *40*(7), 1310–1313. https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.7.1310

Franco-Trecu, V., Aurioles-Gamboa, D., & Inchausti, P. (2014). Individual trophic specialisation and niche segregation explain the contrasting population trends of two sympatric otariids. *Marine Biology*, *161*(3), 609–618. https://doi.org/10.1007/s00227-013-2363-9

Franco-Trecu, V., Drago, M., Riet-Sapriza, F. G., Parnell, A., Frau, R., & Inchausti, P. (2013). Bias in Diet Determination: Incorporating Traditional Methods in Bayesian Mixing Models. *PLoS ONE*, *8*(11), 1–8. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080019

Hadfield, J. D. (2010). MCMC Methods for Multi-response Generalized Linear Mixed Models: The MCMCglmm R Package. *Journal of Statistical Software*, *33*(2), 1–22. https://doi.org/10.18637/jss.v033.i02

Handley, J. M., Connan, M., Baylis, A. M. M., Brickle, P., & Pistorius, P. (2017). Jack of all prey, master of some: Influence of habitat on the feeding ecology of a diving marine predator. *Marine Biology*, *164*(4), 1–15. https://doi.org/10.1007/s00227-017-3113-1

Herman, R. W. (2016). Investigating Species and Population Level Foraging Variation and Individual Specialization in Pygoscelis Penguins Using Stable Isotope Analysis. (etd-07062016-143033) [Master's Theses, Louisiana State University] https://digitalcommons.lsu.edu/gradschool_theses/315

Herman, R., Borowicz, A., Lynch, M., Trathan, P., Hart, T., & Lynch, H. (2020). Update on the global abundance and distribution of breeding Gentoo Penguins (*Pygoscelis papua*). *Polar Biology*, *43*(12), 1947–1956. https://doi.org/10.1007/s00300-020-02759-3

Herman, R. W., Valls, F. C. L., Hart, T., Petry, M. v., Trivelpiece, W. Z., & Polito, M. J. (2017). Seasonal consistency and individual variation in foraging strategies differ among and within *Pygoscelis* penguin species in the Antarctic Peninsula region. *Marine Biology*, *164*(5). https://doi.org/10.1007/s00227-017-3142-9

Hinke, J. T., Polito, M. J., Reiss, C. S., Trivelpiece, S. G., & Trivelpiece, W. Z. (2012). Flexible reproductive timing can buffer reproductive success of *Pygoscelis* spp. penguins in the Antarctic Peninsula region. *Marine Ecology Progress Series*, *454*(Perrins 1970), 91–104. https://doi.org/10.3354/meps09633

Hobson, K. A., Alisauskas, R. T., & Clark, R. G. (1993). Stable-Nitrogen Isotope Enrichment in Avian Tissues Due to Fasting and Nutritional Stress: Implications for Isotopic Analyses of Diet. *The Condor*, *95*(2), 388. https://doi.org/10.2307/1369361

Hutchinson, G. E. (1957). Concluding remarks: Cold Spring Harbor symposium. *Quantitative Biology*, *22*, 415–477.

Inger, R., & Bearhop, S. (2008). Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *Ibis*, *150*(3), 447–461. https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2008.00839.x

Ingram, T., Costa-Pereira, R., & Araújo, M. S. (2018). The dimensionality of individual niche variation. *Ecology*, *99*(3), 536–549. https://doi.org/10.1002/ecy.2129

Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, *80*(3), 595–602. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x

Jackson, M. C., Donohue, I., Jackson, A. L., Britton, J. R., Harper, D. M., & Grey, J. (2012). Population-Level Metrics of Trophic Structure Based on Stable Isotopes and Their Application to Invasion Ecology. *PLoS ONE*, *7*(2), 1–12. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0031757

Jaeger, A., Connan, M., Richard, P., & Cherel, Y. (2010). Use of stable isotopes to quantify seasonal changes of trophic niche and levels of population and individual specialisation in seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, *401*, 269–277. https://doi.org/10.3354/meps08380

Juáres, M. A., Casaux, R., Corbalán, A., Blanco, G., Pereira, G. A., Perchivale, P. J., Coria, N. R., & Santos, M. M. (2018). Diet of Adélie penguins (*Pygoscelis adeliae*) at Stranger Point (25 de Mayo/King George Island, Antarctica) over a 13-year period (2003–2015). *Polar Biology*, *41*(2), 303–311. https://doi.org/10.1007/s00300-017-2191-3

Juáres, M. A., Casaux, R., Negrete, J., Rios, A., Castillo, M., Coria, N. R., & Santos, M. M. (2020). Update of the population size and breeding performance of gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) at Stranger Point/Cabo Funes, South Shetland Islands. *Polar Biology*, *43*(2), 123–129. https://doi.org/10.1007/s00300-019-02614-0

Juáres, M. A., Santos, M., Mennucci, J. A., Coria, N. R., & Mariano-Jelicich, R. (2016). Diet composition and foraging habitats of Adélie and gentoo penguins in three different stages of their annual cycle. *Marine Biology*, *163*(5). https://doi.org/10.1007/s00227-016-2886-y

Kelly, J. F. (2000). Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Canadian Journal of Zoology*, *78*(1), 1–27. https://doi.org/10.1139/z99-165

Kernaléguen, L., Dorville, N., Ierodiaconou, D., Hoskins, A. J., Baylis, A. M. M., Hindell, M. A., Semmens, J., Abernathy, K., Marshall, G. J., Cherel, Y., & Arnould, J. P. Y. (2016). From video recordings to whisker stable isotopes: a critical evaluation of timescale in assessing individual foraging specialisation in Australian fur seals. *Oecologia*, *180*(3), 657–670. https://doi.org/10.1007/s00442-015-3407-2

Knox, T. C., Callahan, D. L., Kernaléguen, L., Baylis, A. M. M., & Arnould, J. P. Y. (2019). Blubber fatty acids reveal variation in the diet of male Australian fur seals. *Marine Biology*, *166*(9), 1–11. https://doi.org/10.1007/s00227-019-3552-y

Kokubun, N., Takahashi, A., Mori, Y., Watanabe, S., & Shin, H. C. (2010). Comparison of diving behavior and foraging habitat use between chinstrap and gentoo penguins breeding in the South Shetland Islands, Antarctica. *Marine Biology*, *157*(4), 811–825. https://doi.org/10.1007/s00227-009-1364-1

Layman, C. A., Araujo, M. S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C. M., Harrison, E., Jud, Z. R., Matich, P., Rosenblatt, A. E., Vaudo, J. J., Yeager, L. A., Post, D. M., & Bearhop, S. (2012). Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biological Reviews*, *87*(3), 545–562. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x

Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, *88*(1), 42–48. https://doi.org/10.1890/08-0167.1

Lescroël, A., Bajzak, C., & Bost, C. A. (2009). Breeding ecology of the gentoo penguin *Pygoscelis papua* at Kerguelen Archipelago. *Polar Biology*, *32*(10), 1495–1505. https://doi.org/10.1007/s00300-009-0647-9

Loeb, V., Siegel, V., Holm-Hansen, O., Hewitt, R., Fraser, W., Trivelpiece, W., & Trivelpiece, S. (1997). Effects of sea-ice extent and krill or salp dominance on the Antarctic food web. *Nature*, *387*, 897–900. https://doi.org/https://doi.org/10.1038/43174

Lynch, H. J. (2013). Gentoo penguin. In P. G. Borboroglu & P. Dee Boersma (Eds.), *Penguins: natural history and conservation.* (pp. 73–88). University of Washington Press.

McMahon, K. W., Michelson, C. I., Hart, T., McCarthy, M. D., Patterson, W. P., & Polito, M. J. (2019). Divergent trophic responses of sympatric penguin species to historic anthropogenic exploitation and recent climate change. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *116*(51), 25721–25727. https://doi.org/10.1073/pnas.1913093116

Miller, A. K., Kappes, M. A., Trivelpiece, S. G., & Trivelpiece, W. Z. (2010). Foraging-Niche Separation of Breeding Gentoo and Chinstrap Penguins, South Shetland Islands, Antarctica. *Condor*, *112*(4), 683–695. https://doi.org/10.1525/cond.2010.090221

Muschick, M. (2013). Convergence and plasticity in the adaptive radiation of cichlid fishes. (10331) [Doctoral Thesis, University of Basel, Faculty of Science] http://edoc.unibas.ch/diss/DissB_10331

Negrete, P., Sallaberry, M., Barceló, G., Maldonado, K., Perona, F., McGill, R. A. R., Quillfeldt, P., & Sabat, P. (2016). Temporal variation in isotopic composition of *Pygoscelis* penguins at Ardley Island, Antarctic: Are foraging habits impacted by environmental change? *Polar Biology*, *40*(4), 903–916. https://doi.org/10.1007/s00300-016-2017-8

Newsome, S. D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *5*(8), 429–436. https://doi.org/https://doi.org/10.1890/060150.1

Panasiuk, A., Wawrzynek-Borejko, J., Musiał, A., & Korczak-Abshire, M. (2020). *Pygoscelis* penguin diets on King George Island, South Shetland Islands, with a special focus on the krill *Euphausia superba*. *Antarctic Science*, *32*(1), 21–28. https://doi.org/10.1017/S0954102019000543

Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S., & Jackson, A. L. (2010). Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *PLoS ONE*, *5*(3), 1–5. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009672

Parnell, A. C., Phillips, D. L., Bearhop, S., Semmens, B. X., Ward, E. J., Moore, J. W., Jackson, A. L., Grey, J., Kelly, D. J., & Inger, R. (2013). Bayesian Stable Isotope Mixing Models. *Environmetrics*, *24*(6), 387–399. https://doi.org/10.1002/env.2221

Phillips, D. L. (2012). Converting isotope values to diet composition: the use of mixing models. *Journal of Mammalogy*, *93*(2), 342–352. https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-158.1

Pickett, E. P., Fraser, W. R., Patterson-Fraser, D. L., Cimino, M. A., Torres, L. G., & Friedlaender, A. S. (2018). Spatial niche partitioning may promote coexistence of *Pygoscelis* penguins as climate-induced sympatry occurs. *Ecology and Evolution*, *8*(19), 9764–9778. https://doi.org/10.1002/ece3.4445

Pinheiro, J., Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & R Core Team (2021). nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models. R package version 3.1-153. https://cran.r-project.org/package=nlme

Polito, M. J., & Goebel, M. E. (2010). Investigating the use of stable isotope analysis of milk to infer seasonal trends in the diets and foraging habitats of female Antarctic fur seals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, *395*(1–2), 1–9. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2010.08.015

Polito, M. J., Lynch, H. J., Naveen, R., & Emslie, S. D. (2011a). Stable isotopes reveal regional heterogeneity in the pre-breeding istribution and diets of sympatrically breeding *Pygoscelis* spp. penguins. *Marine Ecology Progress Series*, *421*, 265–277. https://doi.org/10.3354/meps08863

Polito, M. J., Trivelpiece, W. Z., Karnovsky, N. J., Ng, E., Patterson, W. P., & Emslie, S. D. (2011b). Integrating Stomach Content and Stable Isotope Analyses to Quantify the Diets of Pygoscelid Penguins. *PLoS ONE*, *6*(10). https://doi.org/10.1371/journal.pone.0026642

Polito, M. J., Trivelpiece, W. Z., Patterson, W. P., Karnovsky, N. J., Reiss, C. S., & Emslie, S. D. (2015). Contrasting specialist and generalist patterns facilitate foraging niche partitioning in sympatric populations of *Pygoscelis* penguins. *Marine Ecology Progress Series*, *519*, 221–237. https://doi.org/10.3354/meps11095

Post, D. M. (2002). Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions. *Ecology*, *83*(3), 703–718. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2

Pusch, C., Hulley, P. A., & Kock, K. H. (2004). Community structure and feeding ecology of mesopelagic fishes in the slope waters of King George Island (South Shetland Islands, Antarctica). *Deep-Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers*, *51*(11), 1685–1708. https://doi.org/10.1016/j.dsr.2004.06.008

R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.r-project.org/

Roberts, S. J., Monien, P., Foster, L. C., Loftfield, J., Hocking, E. P., Schnetger, B., Pearson, E. J., Juggins, S., Fretwell, P., Ireland, L., Ochyra, R., Haworth, A. R., Allen, C. S., Moreton, S. G., Davies, S. J., Brumsack, H. J., Bentley, M. J., & Hodgson, D. A. (2017). Past penguin colony

responses to explosive volcanism on the Antarctic Peninsula. *Nature Communications*, *8*. https://doi.org/10.1038/ncomms14914

Roeder, A. D., Ritchie, P. A., & Lambert, D. M. (2002). New DNA markers for penguins. *Conservation Genetics*, *3*, 341–344. https://doi.org/10.1023/A

Roughgarden, J. (1972). Evolution of Niche Width. *The American Naturalist*, *106*(952), 683–718. https://doi.org/10.1086/282892

Roughgarden, J. (1974). Niche Width: Biogeographic Patterns Among Anolis Lizard Populations. *The American Naturalist*, *108*(962), 429–442.

Sander, M., Balbão, T. C., Costa, E. S., dos Santos, C. R., & Petry, M. V. (2007). Decline of the breeding population of *Pygoscelis antarctica* and *Pygoscelis adeliae* on Penguin Island, South Shetland, Antarctica. *Polar Biology*, *30*(5), 651–654. https://doi.org/10.1007/s00300-006-0218-2

Schofield, O., Ducklow, H. W., Martinson, D. G., Meredith, M. P., Moline, M. A., & Fraser, W. R. (2010). How Do Polar Marine Ecosystems Respond to Rapid Climate Change? *Science*, *328*(5985), 1520–1523. https://doi.org/10.1126/science.1185779

Silva, L. A., Siles, L., Cardona, L., Tavares, M., Crespo, E., & Gandini, P. (2015). Diferencias estacionales en la dieta de individuos juveniles del Pingüino Patagónico (*Spheniscus magellanicus*) reveladas en base al análisis de isótopos estables en uñas. *Hornero*, *30*(2), 45–54.

Stephens, D. W., & Krebs, J. R. (1986). *Foraging Theory*. Princeton University Press.

Stępnik, R. (1982). All-year population studies of *Euphausiacea* (*Crustacea*) in the Admiralty Bay (King George Island, South Shetland Island, Antarctic). *Polish Polar Research*, *3*(1–2), 49–68.

Stock, B. C., Jackson, A. L., Ward, E. J., Parnell, A. C., Phillips, D. L., & Semmens, B. X. (2018). Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ*, *6*(e5096). https://doi.org/https://doi.org/10.7717/peerj.5096

Tierney, M., Southwell, C., Emmerson, L. M., & Hindell, M. A. (2008). Evaluating and using stable-isotope analysis to infer diet composition and foraging ecology of Adélie penguins *Pygoscelis adeliae*. *Marine Ecology Progress Series*, *355*, 297–307. https://doi.org/10.3354/meps07235

Trivelpiece, W. Z., Hinke, J. T., Miller, A. K., Reiss, C. S., Trivelpiece, S. G., & Watters, G. M. (2011). Variability in krill biomass links harvesting and climate warming to penguin population changes in Antarctica. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *108*(18), 7625–7628. https://doi.org/10.1073/pnas.1016560108

Trivelpiece, W. Z., & Trivelpiece, S. G. (1990). Courtship Period of Adélie, Gentoo, and Chinstrap Penguins. In L. S. Davis & J. T. Darby (Eds.), *Penguin Biology* (pp. 113–127). Academic Press, Inc.

Trivelpiece, W. Z., Trivelpiece, S. G., & Volkman, N. J. (1987). Ecological Segregation of Adelie, Gentoo, and Chinstrap Penguins at King George Island, Antarctica. *Ecology*, *68*(2), 351–361.

van der Putten, W. H., de Ruiter, P. C., Bezemer, T. M., Harvey, J. A., Wassen, M., & Wolters, V. (2004). Trophic interactions in a changing world. *Basic and Applied Ecology*, *5*(6), 487–494. https://doi.org/10.1016/j.baae.2004.09.003

Vander Zanden, H. B., Bjorndal, K. A., Reich, K. J., & Bolten, A. B. (2010). Individual specialists in a generalist population: results from a long-term stable isotope series. *Biology Letters*, *6*(5), 711–714. https://doi.org/10.1098/rsbl.2010.0124

Vasil, C. A., Polito, M. J., Patterson, W. P., & Emslie, S. D. (2012). Wanted: dead or alive? Isotopic analysis (δ^{13}C and δ^{15}N) of *Pygoscelis* penguin chick tissues supports opportunistic sampling. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, *26*(5), 487–493. https://doi.org/10.1002/rcm.5340

Volkman, N. J., Presler, P., & Trivelpiece, W. (1980). Diets of Pygoscelid Penguins at King George Island, Antarctica. *The Condor*, *82*(4), 373. https://doi.org/10.2307/1367558

Votier, S. C., Bearhop, S., Witt, M. J., Inger, R., Thompson, D., & Newton, J. (2010). Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. *Journal of Applied Ecology*, *47*(2), 487–497. https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01790.x

West, L. (1986). Interindividual Variation in Prey Selection by the Snail *Nucella (= Thais) Emarginata*. *Ecology*, *67*(3), 798–809. http://www.jstor.org/stable/1937702

Xavier, J. C., Trathan, P. N., Ceia, F. R., Tarling, G. A., Adlard, S., Fox, D., Edwards, E. W. J., Vieira, R. P., Medeiros, R., Broyer, C. de, & Cherel, Y. (2017). Sexual and individual foraging segregation in Gentoo penguins *Pygoscelis papua* from the Southern Ocean during an abnormal winter. *PLoS ONE*, *12*(3), 1–25. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0174850

Zaccarelli, N., Bolnick, D. I., & Mancinelli, G. (2013). RInSp: an R package for the analysis of individual specialization in resource use. *Methods in Ecology and Evolution*, *4*(11), 1018–1023. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12079

Zhang, P., Han, J., Liu, Q., Zhang, J., & Zhang, X. (2013). Sex Identification of Four Penguin Species Using Locus-Specific PCR. *Zoo Biology*, *32*, 257–261. https://doi.org/10.1002/zoo.21005

ANEXO

Con el objetivo de evaluar la consistencia de la firma isotópica entre las uñas de un individuo de *P.* papua, las dos uñas colectadas fueron procesadas para su análisis.

La normalidad de los valores isotópicos de δ^{15}N y δ^{13}C de cada uña se evaluó mediante el test de Shapiro-Wilk. Posteriormente, se utilizó el coeficiente de correlación de Pearson para evaluar el grado de correlación entre los valores isotópicos de cada porción de cada uña. Además, se realizó un ANOVA para evaluar diferencias los valores medios de δ^{15}N y δ^{13}C de dichas uñas.

El coeficiente de correlación de Pearson entre las porciones de las dos uñas fue 0,68 para δ^{15}N ($p = 0,20$) y 0,65 para δ^{13}C ($p = 0,23$). Por otra parte, no se encontraron diferencias significativas de la firma isotópica media entre uñas, ni para δ^{15}N ($p = 0,66$), ni para δ^{13}C ($p = 0,65$).

Si bien en este estudio se analizó siempre la uña más larga, para el individuo que se analizaron 2 uñas diferentes no se encontraron diferencias significativas entre las medias de las firmas isotópicas de las mismas. Además, los valores isotópicos de las porciones mostraron correlación entre sí, indicando que es posible comparar resultados obtenidos a partir de diferentes uñas. Sin embargo, es de destacar que el valor de correlación de Pearson no fue significativo ni para δ^{15}N ni para δ^{13}C. Esto posiblemente se haya debido al bajo número de muestra y a que pequeñas diferencias entre los valores isotópicos de las porciones tuvieron un efecto grande. Realizar el mismo análisis comparando las uñas de un mayor número de individuos permitiría corroborar estos resultados y corroborar que es posible utilizar cualquier uña para el SIA.

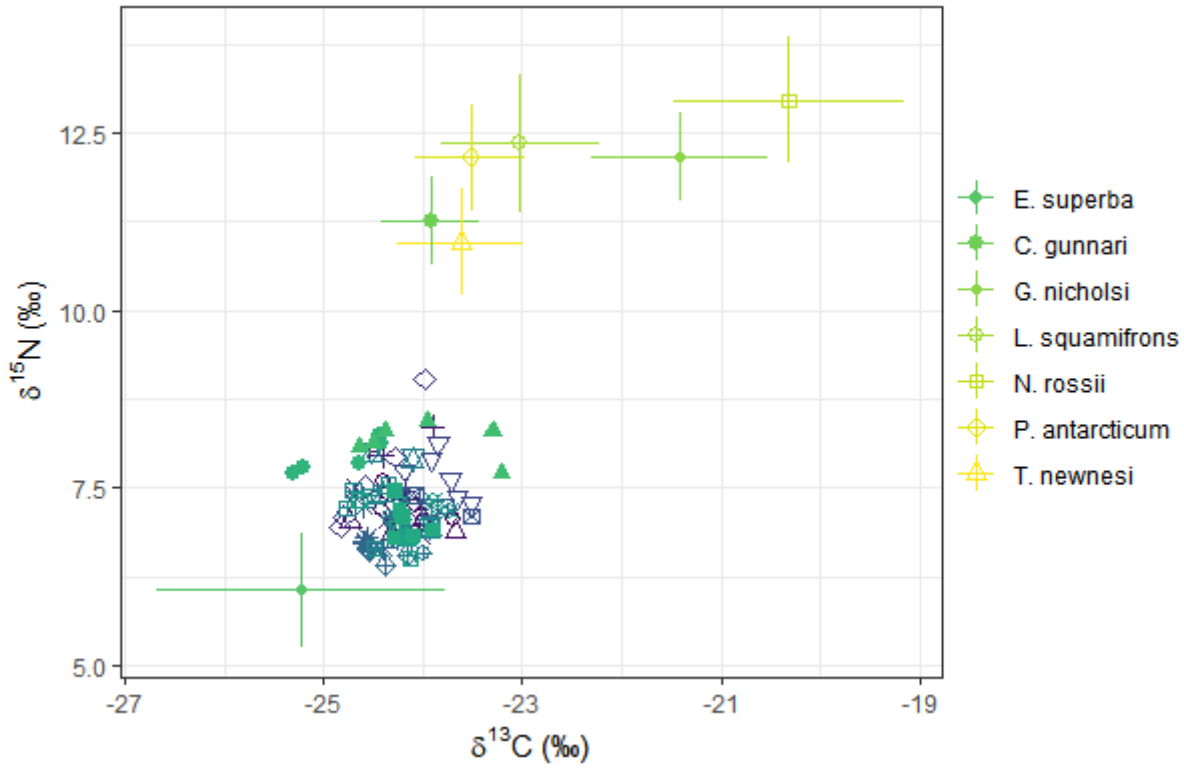


Figura A1. Biplot de δ^{15}N y δ^{13}C que contiene la firma isotópica de porciones de uñas de 17 individuos adultos de la población de *Pygoscelis papua* de la Isla Ardley, Antártida y de sus potenciales presas: 1 especie de crustáceo y 6 especies de peces. Cada individuo de *P. papua* se representa con un símbolo diferente. Para cada especie presa se representa la media con un símbolo y el desvío estándar como barras de error. Tanto los valores de *P. papua* como los de las especies de peces tienen sumado los valores de los factores de enriquecimiento trófico de δ^{15}N y δ^{13}C. Los nombres completos de cada especie presa se encuentran en la Tabla 1.

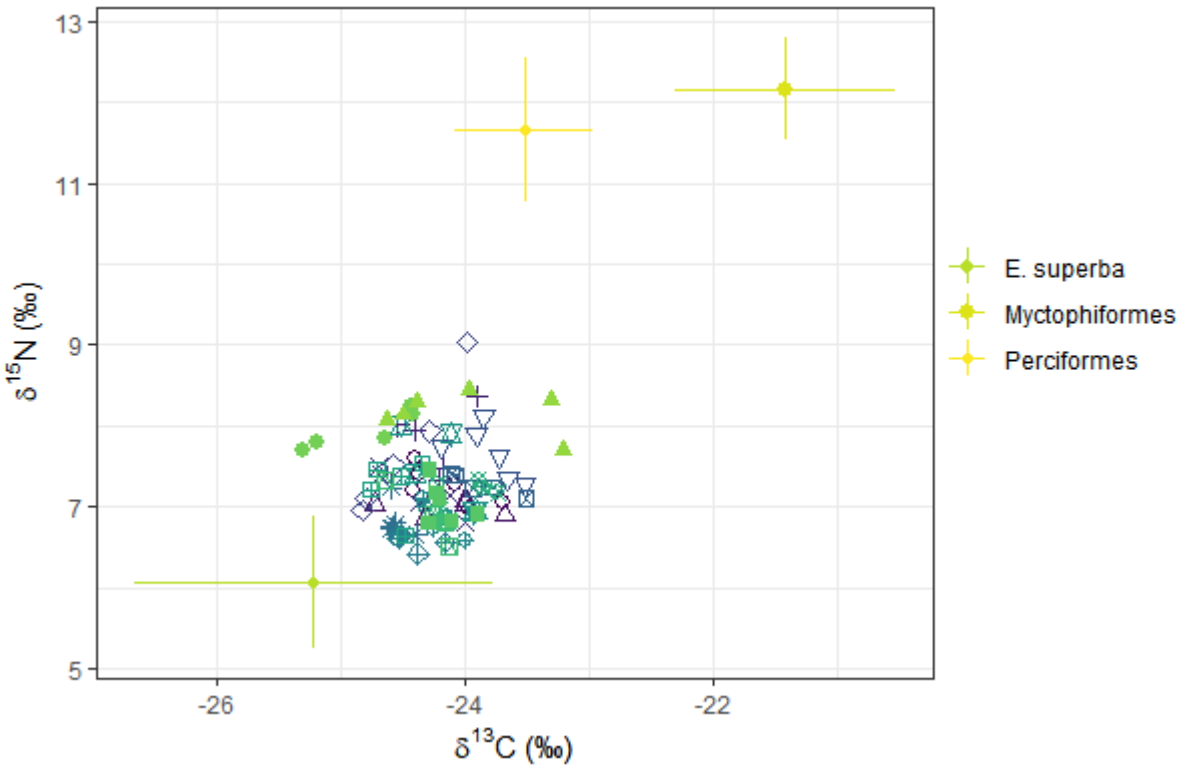


Figura A2. Biplot de δ^{15}N y δ^{13}C que contiene la firma isotópica de porciones de uñas de 17 individuos adultos de la población de *Pygoscelis papua* de la Isla Ardley, Antártida y de las potenciales especies/grupos presa seleccionados para el análisis de composición de dieta: 1 especie de crustáceo y 2 órdenes de peces (Perciformes y Myctophiformes). Cada individuo de *P. papua* se representa con un símbolo diferente. Para cada especie presa se representa la media con un símbolo y el desvío estándar como barras de error. Tanto los valores de *P. papua* como los de las especies de peces tienen sumado los valores de los factores de enriquecimiento trófico de δ^{15}N y δ^{13}C. Los nombres completos de cada especie presa se encuentran en la Tabla 1.

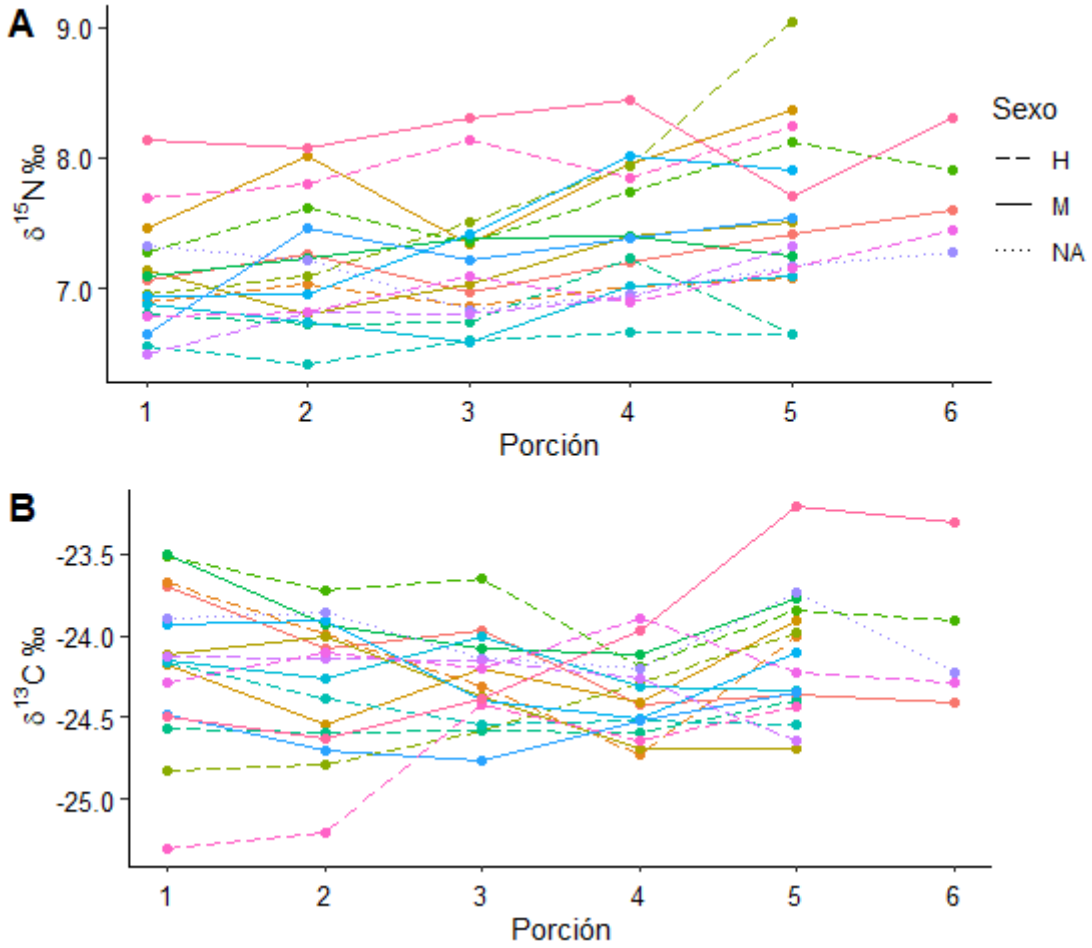


Figura A3. Valores isotópicos δ^{15}N (A) y δ^{13}C (B) de 17 individuos adultos (8 hembras, 8 machos, 1 NA) de la población de *Pygoscelis papua* en la Isla Ardley, Antártida, en función de las porciones de uña analizadas. Cada color representa a un individuo y el tipo de línea indica el sexo según la referencia.