

# Wydział Biologii

Uniwersytetu Gdańskiego

**Anne Norbertine Maria Andrea Ausems**

Streszczenie rozprawy doktorskiej pt.

## **Rekonstrukcja istotnych faz cyklu życiowego czterech gatunków oceanników i nawałników przy wykorzystaniu analizy stabilnych izotopów oraz ptilochronologii**

Praca przedstawiona  
Radzie Dyscypliny Nauki biologiczne Uniwersytetu Gdańskiego  
celem uzyskania stopnia doktora  
w dziedzinie nauk ścisłych i przyrodniczych  
w dyscyplinie nauki biologiczne

Promotor: prof. dr hab. Dariusz Jakubas,  
Katedra Ekologii i Zoologii Kręgowców

GDĄŃSK 2021

## Wstęp

Ptaki morskie, stanowiące istotną część morskich sieci troficznych<sup>1</sup> oraz transportujące biogeny i zanieczyszczenia pomiędzy siedliskami<sup>2</sup>, łączą ekosystemy morza, wybrzeża i lądu<sup>3</sup>. Obecnie, populacje ptaków morskich są zagrożone przez szereg czynników (m.in., przełowienie zasobów w morzach, zmiany klimatu, pojawienie się gatunków inwazyjnych<sup>4</sup>). Zmiany w środowisku wywierają wpływ na produktywność na wszystkich poziomach troficznych łańcucha pokarmowego, z ptakami morskimi włącznie<sup>5</sup>, poprzez zmiany w składzie i fenologii fitoplanktonu<sup>6</sup>. Zmiany w dynamice liczebności populacji ptaków morskich wywierające bezpośredni wpływ na przepływ biogenów<sup>7,8</sup>, mogą mieć nieoczekiwane konsekwencje dla ekosystemów wybrzeżowych. Z tego powodu ptaki morskie mogą być wykorzystywane jako wskaźniki kondycji i produktywności ekosystemu morskiego<sup>9,10</sup>. Dla przełożenia fluktuacji liczebności oraz sukcesu reprodukcyjnego ptaków morskich na wskaźniki stanu ekosystemu morskiego, potrzeba jednak zrozumieć jakim wyzwaniom ptaki morskie muszą sprostać na wszystkich etapach swojego życia.

Roczny cykl życiowy ptaków można podzielić na kilka ważnych etapów, które częściowo zachodzą na siebie. U pelagicznych ptaków morskich cykl roczny można podzielić na dwie części: sezon lęgowy (jedyny okres kiedy ptaki powracają na ląd), oraz sezon pozalęgowy, najczęściej wypełniający większość cyklu rocznego. Oprócz energetycznie wymagającego sezonu lęgowego (szczególnie na etapach inkubacji i opieki nad pisklętami<sup>11,12</sup>), kolejną ważną i kosztowną fazą cyklu rocznego ptaków jest okres pierzenia (obniżającą sprawność lotu z powodu ubytków w upierzeniu<sup>13,14</sup>), a u niektórych ptaków morskich również migracja. Wiedza na temat ekologii ptaków w czasie kolejnych etapów rocznego cyklu życiowego jest kluczowa dla zrozumienia wyzwań, jakim muszą sprostać w czasie roku, szczególnie zważywszy na fakt, że efekty zdarzeń podczas jednego etapu mogą przenosić się (ang. *carry-over effect*) na kolejne etapy<sup>15-18</sup>.

W niniejszej rozprawie badano cztery gatunki ptaków rurkonosych gniazdujących sympatrycznie – dwa gatunki na półkuli północnej z rodziny *Hydrobatidae* (nawałnik burzowy, *Hydrobates pelagicus*, NBU oraz nawałnik duży, inaczej nawałnik Leacha, *Oceanodroma leucorhoa*, NLE) oraz dwa gatunki z półkuli południowej z rodziny *Oceanitidae* (oceannik czarnobrzuchy, *Fregetta tropica*, OCB; oraz oceannik żółtopłetwy, *Oceanites oceanicus*, OZP). Badane gatunki jako typowe pelagiczne ptaki morskie powinny być wysoce mobilne w ciągu całego roku<sup>19</sup>. W związku z tym podczas pierzenia zrzucają jednorazowo ograniczoną liczbę piór, a ich wzrost zajmuje do kilku tygodni<sup>20,21</sup>. Ze względu na ich wysoką liczebność<sup>22</sup>, badane gatunki stanowią integralną część ekosystemów morskich zarówno jako drapieżniki jak i ofiary<sup>23</sup>. Badania ekologii żerowania, rozrodu i przemieszczania się w ciągu roku pozostaje badawczym wyzwaniem u wszystkich czterech gatunków, ponieważ najczęściej gniazdują one w trudno dostępnych norach lub szczelinach i po wykluciu piskląt ptaki dorosłe odwiedzają kolonię tylko nocą<sup>24,25</sup>. Ponadto, badane gatunki, podobnie jak inne rurkonose, mogą przekształcać część zawartości żołądka w bogaty w pierwiastki biogenne olej<sup>26,27</sup>, komplikując tym samym analizy składu diety. Ze względu na niewielkie rozmiary nawałników i oceanników, urządzenia pozycjonujące dopiero od niedawna stały się na tyle zminiaturyzowane aby umożliwić badania przemieszeń tych ptaków w skali lokalnej<sup>19,28-31</sup>. Tak więc do zbadania ekologii tej grupy ptaków morskich konieczne jest zastosowanie alternatywnych metod.

Analiza stabilnych izotopów jest szeroko wykorzystywana w badaniach ekologicznych ptaków morskich<sup>32-34</sup>. Proporcje stabilnych izotopów węgla ( $\delta^{13}\text{C}$ ) wahają się nieznacznie pomiędzy poziomami troficznymi dzięki czemu mogą być użyte do rekonstrukcji siedlisk żerowiskowych<sup>35</sup>. Implikacje troficzne zmienności proporcji stabilnych izotopów tlenu ( $\delta^{18}\text{O}$ ) są mniej poznane, ale wiadomo, że zależą od diety i lokalizacji geograficznej<sup>36</sup>, a stopień wzbogacenia troficznego (ang. *trophic enrichment factor*) pomiędzy wodą morską i piórami może być obliczony bazując na różnicach pomiędzy próbkami wody oraz piór (np. świeżo odrośniętych po usunięciu). W odróżnieniu od dwóch wspomnianych izotopów, wartości stabilnych izotopów azotu ( $\delta^{15}\text{N}$ ) różnią się znacząco i przewidywalnie pomiędzy drapieżcami i ofiarami (o 3 – 4 ‰)<sup>37</sup>, i w związku z tym mogą być użyte

do uzyskania informacji na temat poziomu troficznego konsumowentów<sup>38</sup>. Skład izotopów stabilnych w różnych tkankach odzwierciedla ekologię żerowania na różnych etapach życia i skalach czasowych; stabilne izotopy we krwi odzwierciedlają poziomy troficzne oraz obszary żerowiskowe eksplorowane w ciągu ostatnich kilku tygodni<sup>39</sup>, podczas gdy pióra odzwierciedlają ekologię żerowania tylko w okresie wzrostu pióra<sup>40</sup>.

Ptilochronologia może być użyta do rekonstrukcji dostępności energii dla ptaków w czasie wzrostu piór. Metoda ta wykorzystuje prążki wzrostu piór jako wskaźnik tempa ich wzrostu<sup>41,42</sup>. W czasie wzrostu piór formują się naprzemiennie jasne i ciemne prążki, których powstawanie skorelowane jest z okresami aktywności i spoczynku (np. cyklu dnia i nocy<sup>43</sup>; aktywność związana z okresami ciemności i jasności<sup>44</sup>). Zakłada się, że osobniki z relatywnie szerszymi prążkami wzrostu piór mają więcej energii dostępnej do syntezy piór w porównaniu z osobnikami z węższymi prążkami<sup>41,45</sup>.

### **Cele i hipotezy**

Celem niniejszej rozprawy była rekonstrukcja ekologii żerowania oraz przemieszczeń oceanników i nawałników w różnych fazach cyklu rocznego, z wykorzystaniem analizy stabilnych izotopów oraz ptilochronologii.

Po pierwsze, porównano dostępność energii w czasie pierzenia dla badanych gatunków nawałników i oceanników. Ponieważ wiadomo, że u NBU i NLE koniec okresu lęgowego częściowo pokrywa się z początkiem pierzenia piór ogona (tj. skrajnej sterówki)<sup>46-49</sup> a OCB i OZP pierzą się w okresie pozalęgowym<sup>25</sup>, można oczekiwać, że nawałniki będą miały mniej dostępnej energii na pierzenie (co będzie odzwierciedlone w węższych prążkach wzrostu piór) w porównaniu z oceannikami.

Po drugie, zbadano rozdział nisz izotopowych w okresie lęgowym u oceanników z półkuli południowej, oraz sprawdzono jak żerowanie na różnych poziomach troficznych wpływa na ptaki dorosłe oraz na wzrost piskląt. Ponieważ w diecie OCB stwierdzono większą proporcję ryb niż u OZP (którego dieta składa się głównie z skorupiaków)<sup>24,50-52</sup>, można oczekiwać, że sygnatury izotopowe prób od OCB będą charakterystyczne dla wyższego poziomu troficznego niż u OZP. Co więcej, można oczekiwać, że pisklęta będą karmione pokarmem z wyższego poziomu troficznego niż ptaki dorosłe żerujące na własne potrzeby<sup>53-55</sup>, ale zobacz też 56.

Po trzecie, zbadano różnice w rozmieszczeniu pierzowisk nawałników i oceanników w powiązaniu ze zróżnicowaniem w ich morfologii, tempie wzrostu piór oraz zawartości  $\delta^{15}\text{N}$ . Oczekiwano znaleźć różnice w rozmieszczeniu pierzowisk w obrębie par gatunków gniazdujących na poszczególnych półkulach (jako że sezony lęgowe i pozalęgowe na obydwóch półkulach czasowo są wzajemnym lustrzanym odbiciem i w konsekwencji okresy pozalęgowe tylko częściowo zachodzą na siebie, nie porównano par gatunków między półkulami). Dodatkowo oczekiwano znaleźć zróżnicowanie wewnątrzgatunkowe w rozmieszczeniu pierzowisk powiązane z morfologią ciała z większymi osobnikami migrującymi na pierzowiska na dalsze dystanse w porównaniu z mniejszymi osobnikami<sup>34</sup>. Ponadto spodziewano się, że różnice w rozmieszczeniu pierzowisk, i co za tym idzie w dostępności pokarmu, będą wpływać na tempo wzrostu piór oraz sygnatury izotopowe  $\delta^{15}\text{N}$ .

### **Metody**

Prace terenowe były prowadzone w dwóch lokalizacjach w ciągu dwóch kolejnych sezonów lęgowych. W czasie antarktycznego lata w 2017 i 2018 roku (styczeń – kwiecień) chwymano dorosłe osobniki OCB i OZP w sieci ornitologiczne bądź wysiadujące w norach gniazdowych w koloniach lęgowych w pobliżu Polskiej Stacji Polarnej im. Arctowskiego na Wyspie Króla Jerzego na Szetlandach Południowych w Antarktyce (62°09'S, 58°27'W). Każdy schwymany osobnik został zważony z dokładnością do 0,1 g i zmierzony (długość skoku z dokładnością do 0,1 mm oraz długość skrzydła z dokładnością do 1 mm). Od każdego osobnika pobrano próbki tkanek (pióra i krew) na potrzeby badań stabilnych izotopów oraz ptilochronologii. Ponadto mierzono tempo wzrostu piskląt (tj. masę ciała, długość skoku oraz długość skrzydła) obydwu gatunków oceanników co około trzy dni

(działania terenowe były pogodo-zależne), oraz zebrano próbki piór do analiz izotopowych. W sierpniu 2018 i 2019 chwymano w sieci ornitologiczne dorosłe osobniki NBU i NLE, w mieszanej kolonii lęgowej na wyspie Mykines na Wyspach Owczych (62°05'N, 07°39'W). Schwymane osobniki były ważone i mierzone (długość skoku i skrzydła) oraz pobrano od nich próbki krwi oraz piór, na analizy izotopowe i ptilochronologiczne.

Skład izotopowy ( $\delta^{15}\text{N}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$  i  $\delta^{18}\text{O}$ ) próbek piór i krwi był analizowany przy pomocy spektrometru masowego. Długość piór była mierzona od szczytu do nasady za pomocą suwmiarki z dokładnością do 0.1 mm. Szerokość prążków wzrostu była mierzona z dokładnością do 0.1 mm (według zaleceń literaturowych<sup>41</sup>). Przyjęto średnią szerokość prążka wzrostu jako wskaźnik tempa wzrostu pióra.

Wszystkie analizy statystyczne wykonano w programie R<sup>57</sup>. Metody statystyczne były odpowiednio dobrane dla testowanych hipotez i są dokładnie opisane w poszczególnych pracach.

## **Wyniki i dyskusja**

Artykuł nr 1 – Różnice w tempie wzrostu piór: Analizy wykazały wyraźne różnice w tempie wzrostu piór pomiędzy gatunkami gniazdującymi na obydwu półkulach. Część tych różnic może być związana z wielkością ciała ponieważ większe gatunki charakteryzują się generalnie szybszym tempem wzrostu piór. Oceniono spodziewane tempo wzrostu piór u oceanników i nawałników bazując na danych literaturowych na ten temat, pochodzących od wielu gatunków ptaków z różnych rodzin. Nie stwierdzono liniowej zależności pomiędzy tempem wzrostu piór i długością piór; tak więc większe gatunki miały relatywnie niższe tempo wzrostu piór w odniesieniu do długości pióra. Stwierdzono, że spodziewane tempo wzrostu piór u nawałników i oceanników było różne od faktycznie obserwowanego. Nawałniki charakteryzowały się istotnie niższym od spodziewanego obserwowanym tempem wzrostu piór, podczas gdy oceanniki miały istotnie wyższe tempo od oczekiwanego. Te wyniki sugerują, że nawałniki w porównaniu z oceannikami mają mniej energii dostępnej do syntezy piór. Te różnice mogą być spowodowane częściowym zachodzeniem w czasie okresów lęgowego i pierzenia u nawałników, co zmusza je do alokacji energii pomiędzy obydwa procesy, podczas gdy pierzące się oceanniki są wolne od wydatków na rozród i mogą alokować więcej energii na pierzenie.

Artykuł nr. 2 – Rozdział nisz w czasie sezonu lęgowego: Praca wykazała, że pokarm piskląt, zarówno OZP jak i OCB, pochodził z wyższego poziomu troficznego w porównaniu z pokarmem ptaków dorosłych; wynikało to prawdopodobnie z konieczności zaspokojenia wysokich potrzeb energetycznych u rozwijających się piskląt. Jednakże podczas gdy pisklęta OCB były karmione pokarmem z wyższego poziomu troficznego niż pozostałe badane grupy ptaków, nisze izotopowe ptaków dorosłych obydwu gatunków oceanników i piskląt OZP w znacznym stopniu się pokrywały. Co więcej, wykazano, że samice w okresie przed złożeniem jaja (na podstawie sygnatur izotopowych puchu piskląt) miały szersze nisze izotopowe niż pisklęta czy ptaki dorosłe w czasie okresu opieki nad pisklętami. Samice w okresie przed złożeniem jaja swobodnie eksplorują ocean podczas gdy osobniki dorosłe w okresie opieki nad pisklętami są zmuszone do regularnego powracania do gniazda w celu nakarmienia piskląt. U obydwu gatunków oceanników, tempo wzrostu piskląt malało wraz z rosnącymi wartościami sygnatur izotopowych  $\delta^{15}\text{N}$  wskazując na możliwość wystąpienia stresu żywieniowego. Ów stres może wynikać z użycia nie diety-pochodnych lecz endogennych aminokwasów w procesie syntezy białek, wpływając na obniżenie wartości sygnatur  $\delta^{15}\text{N}$ . Sygnatury izotopowe piór piskląt OCB wskazujące na wyższy poziom troficzny mogą wynikać z wyższych wymagań żywieniowych w związku z dłuższym przebywaniem w gnieździe i relatywnie większymi rozmiarami ciała w porównaniu z OZP, pomimo podobnego tempa wzrostu piskląt u obydwu oceanników. Sympatryczne gniazdowanie obydwu oceanników powinno prowadzić do rozdzielenia nisz w celu uniknięcia konkurencji o zasoby. Istotne zachodzenie nisz pokarmowych, na co wskazuje zachodzenie nisz izotopowych, może wynikać ze wspólnego korzystania przez obydwa gatunki oceanników z tego samego gatunku ofiar oraz z relatywnie uproszczonej struktury sieci troficznych Antarktyki, gdzie zaledwie kilka gatunków ofiar (np. kryl oraz ryby świetlikowate)<sup>58-60</sup> zajmuje

kluczową pozycję w diecie wielu drapieżników, tym samym ograniczając wykrywalność rozdziału nisz metodą analizy stabilnych izotopów.

Artykuł nr 3 – Rozmieszczenie pierzowisk nawałników i oceanników: Praca wykazała różnice w rozmieszczeniu pierzowisk oceanników i nawałników bazując na różnicach w sygnaturach izotopowych  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{18}\text{O}$ . Pokazano, że u trzech spośród czterech badanych gatunków (tj. u NBU, NLE i OZP), osobniki można rozdzielić na grupy o różnym rozmieszczeniu pierzowisk bazując na szeregu zmiennych. U wszystkich wspomnianych trzech gatunków sygnatury izotopowe  $\delta^{13}\text{C}$  i  $\delta^{18}\text{O}$  różniły się między latami wskazując na różnice w lokalizacji pierzowisk lub w wartościach sygnatur izotopowych  $\delta^{13}\text{C}$  oraz  $\delta^{18}\text{O}$  na pierzowiskach. Co więcej, u NBU i OZP można było wydzielić grupy bazując na cechach morfologicznych, co wskazuje na wpływ morfologii na strategię migracyjną (tj. dystans do łęgówisk) lub na zachowania żerowiskowe (np. żerowanie w różnych strefach oceanicznych). Dodatkowo, u OZP stwierdzono różnice w sygnaturach  $\delta^{15}\text{N}$  spowodowane przez różnice w lokalizacji pierzowisk wpływające na sygnatury izotopowe  $\delta^{15}\text{N}$  u podstawy łańcucha pokarmowego, lub przez różnice w poziomie troficznym ofiar. Dzięki zastosowaniu modeli predykcyjnych przewidujących rozmieszczenie geograficzne bazujących na oceanicznych krajobrazach izotopowych (ang. *isoscapes*)  $\delta^{13}\text{C}$  oraz  $\delta^{18}\text{O}$  w połączeniu z mapami koncentracji chlorofilu *a* (wskaźnik, produkcji pierwotnej) oraz danymi o obserwacjach ptaków na morzu przewidziano rozmieszczenie potencjalnych pierzowisk badanych gatunków. Analizy wykazały, że spodziewane tereny pierzowiskowe nawałników zlokalizowane są w umiarkowanej i tropikalnej strefie Atlantyku, podczas gdy spodziewane pierzowiska OCB leżą na półkuli południowej, na północ od Frontu Subtropikalnego. OZP wykazywały większe zróżnicowanie w rozmieszczeniu pierzowisk, z grupami pierzającymi się na południe od Frontu Subtropikalnego jak i grupami pierzającymi się daleko na północy globu – aż w Arktyce i północnym Pacyfiku.

### **Podsumowanie**

Niniejsza praca doktorska pokazała: (1) że metody pośrednie takie jak analiza stabilnych izotopów i ptilochronologia mogą dostarczyć istotnych informacji na temat różnych etapów rocznego cyklu życiowego ptaków morskich, trudnych do zbadania innymi metodami; (2) istnienie znaczących różnic w strategiach pierzenia i lokalizacji pierzowisk pomiędzy ptakami gniazdującymi na przeciwnych półkulach (3) obecność znaczących różnic w żerowaniu, karmieniu piskląt oraz strategiach pierzenia pomiędzy sympatrycznie gniazdującymi gatunkami. Wykazano, że odmienne wzorce czasowe pierzenia i rozrodu mogą wpływać na alokację energii na syntezę piór, a na zmienność w rozmieszczeniu pierzowisk mogą wpływać różne czynniki wewnątrzgatunkowe. Dodatkowo, wykazano, że zakres zmienności w rozmieszczeniu pierzających się ptaków może różnić się między gatunkami. Pokazano, że wbrew oczekiwanej konieczności rozdziału nisz pomiędzy sympatrycznie gniazdującymi gatunkami w celu uniknięcia konkurencji międzygatunkowej, wysoce produktywne ekosystemy morskie Antarktyki mogą umożliwić zachodzenie nisz sympatrycznie występujących gatunków. Niniejsza praca stanowi podstawę do dalszych badań ekologii żerowania i przemieszczeń nawałników i oceanników w mniejszej skali, możliwych dzięki aktualnemu rozwojowi metod pozycjonowania zwierząt oraz analiz stabilnych izotopów. Co więcej, wyniki pracy mogą być wykorzystane w celu odpowiedniego wyznaczenia kluczowych obszarów chronionych, podejmowania decyzji o miejscach podjęcia konkretnych zabiegów ochronnych i do efektywnego planowania ochrony rozległych obszarów morskich.



## References

1. Mancini, P. L. & Bugoni, L. Resources partitioning by seabirds and their relationship with other consumers at and around a small tropical archipelago. *ICES J. Mar. Sci.* **71**, 2599–2607 (2014).
2. Blais, J. M. *et al.* Arctic seabirds transport marine-derived contaminants. *Science* **309**, 445 (2005).
3. Culhane, F. E., Frid, C. L. J., Royo Gelabert, E., White, L. & Robinson, L. A. Linking marine ecosystems with the services they supply: what are the relevant service providing units? *Ecol. Appl.* **28**, 1740–1751 (2018).
4. Dias, M. P. *et al.* Threats to seabirds: A global assessment. *Biol. Conserv.* **237**, 525–537 (2019).
5. Ballerini, T. *et al.* Productivity and linkages of the food web of the southern region of the western Antarctic Peninsula continental shelf. *Prog. Oceanogr.* **122**, 10–29 (2014).
6. Bers, A. V., Momo, F., Schloss, I. R. & Abele, D. Analysis of trends and sudden changes in long-term environmental data from King George Island (Antarctica): Relationships between global climatic oscillations and local system response. *Clim. Change* **116**, 789–803 (2013).
7. Duda, M. P. *et al.* Long-term changes in terrestrial vegetation linked to shifts in a colonial seabird population. *Ecosystems* (2020). doi:10.1007/s10021-020-00494-8
8. Michelutti, N. *et al.* Seabird-driven shifts in Arctic pond ecosystems. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **276**, 591–596 (2009).
9. Furness, R. W. & Camphuysen, C. J. Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES J. Mar. Sci.* **54**, 726–737 (1997).
10. Cairns, D. K. Seabirds as indicators of marine food supplies. *Biol. Oceanogr.* **5**, 261–271 (1988).
11. Green, J. A. *et al.* An increase in minimum metabolic rate and not activity explains field metabolic rate changes in a breeding seabird. *J. Exp. Biol.* **216**, 1726–1735 (2013).
12. Crossin, G. T., Phillips, R. A., Lattin, C. R., Romero, L. M. & Williams, T. D. Corticosterone mediated costs of reproduction link current to future breeding. *Gen. Comp. Endocrinol.* **193**, 112–120 (2013).
13. Hedenström, A. & Sunada, S. On the aerodynamics of moult gaps in birds. *J. Exp. Biol.* **202**, 67–76 (1999).
14. Edwards, A. E. Large-scale variation in flight feather molt as a mechanism enabling biennial breeding in albatrosses. *J. Avian Biol.* **39**, 144–151 (2008).
15. Reiertsen, T. K. *et al.* Prey density in non-breeding areas affects adult survival of black-legged kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **509**, 289–302 (2014).
16. Bogdanova, M. I. *et al.* Multi-colony tracking reveals spatio-temporal variation in carry-over effects between breeding success and winter movements in a pelagic seabird. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **578**, 167–181 (2017).
17. Pacyna, A. D. *et al.* Storm petrels as indicators of pelagic seabird exposure to chemical elements in the Antarctic marine ecosystem. *Sci. Total Environ.* **692**, 382–392 (2019).
18. Pacyna-Kuchta, A. D., Jakubas, D., Frankowski, M., Polkowska, Ż. & Wojczulanis-Jakubas, K. Exposure of a small Arctic seabird, the little auk (*Alle alle*) breeding in Svalbard, to selected elements throughout the course of a year. *Sci. Total Environ.* **732**, 139103 (2020).
19. Halpin, L. R., Pollet, I. L., Lee, C., Morgan, K. H. & Carter, H. R. Year-round movements of sympatric Fork-tailed (*Oceanodroma furcata*) and Leach's (*O. leucorhoa*) storm-petrels. *J. F. Ornithol.* **89**, 207–220 (2018).
20. Rohwer, S., Ricklefs, R. E., Rohwer, V. G. & Copple, M. M. Allometry of the duration of flight feather molt in birds. *PLoS Biol.* **7**, e1000132 (2009).
21. Ausems, A. N. M. A., Wojczulanis-Jakubas, K. & Jakubas, D. Differences in tail feather growth rate in storm-petrels breeding in the Northern and Southern hemisphere: a ptilochronological approach. *PeerJ* **7**, e7807 (2019).
22. BirdLife International. IUCN Red List for birds. (2020). Available at: <http://www.birdlife.org>. (Accessed: 30th September 2020)
23. Büßer, C., Hahn, S., Gladbach, A. & Lorenz, S. A decade of fundamental ecological research on storm-petrels at the Tres Hermanos colony, Potter Peninsula, King George Island. *Reports Polar Mar. Res.* **571**, 168–175 (2008).
24. Beck, J. R. & Brown, D. W. Breeding biology of the black-bellied storm-petrel. *Ibis (Lond. 1859)*. **113**, 73–90 (1971).
25. Beck, J. R. & Brown, D. W. The biology of Wilson's storm petrel, *Oceanites oceanicus* (Kuhl), at Signy Island, South Orkney Islands. *Br. Antarct. Surv. Sci. Reports* **69**, 1–54 (1972).
26. Warham, J., Watts, R. & Dainty, R. J. The composition, energy content and function of the stomach oils of petrels (order, Procellariiformes). *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* **23**, 1–13 (1976).
27. Obst, B. S. & Nagy, K. A. Stomach oil and the energy budget of Wilson's storm-petrel nestlings. *Condor* **95**, 792–805 (1993).
28. Pollet, I. L., Hedd, A., Taylor, P. D., Montevecchi, W. A. & Shutler, D. Migratory movements and wintering areas of Leach's storm-petrels tracked using geolocators. *J. F. Ornithol.* **85**, 321–328 (2014).
29. Pollet, I. L., Ronconi, R. A., Leonard, M. L. & Shutler, D. Migration routes and stopover areas of Leach's storm petrels *Oceanodroma leucorhoa*. *Mar. Ornithol.* **47**, 53–63 (2019).
30. Pollet, I. L. *et al.* Foraging movements of Leach's storm-petrels *Oceanodroma leucorhoa* during incubation. *J. Avian Biol.* **45**, 001–010 (2014).
31. Bolton, M. GPS tracking reveals highly consistent use of restricted foraging areas by European Storm-petrels *Hydrobates pelagicus* breeding at the largest UK colony: implications for conservation management. *Bird Conserv. Int.* 1–18 (2020). doi:10.1017/S0959270920000374
32. Hobson, K. A., Piatt, J. F. & Pitocchelli, J. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *J. Anim. Ecol.* **63**, 786–798 (1994).
33. Newsome, S. D., Rio, Martinez del, C., Bearhop, S. & Phillips, D. L. A niche for isotope ecology. *Front. Ecol. Environ.* **5**, 429–436 (2007).

34. Phillips, R. A., Bearhop, S., McGill, R. A. R. & Dawson, D. A. Stable isotopes reveal individual variation in migration strategies and habitat preferences in a suite of seabirds during the nonbreeding period. *Oecologia* **160**, 795–806 (2009).
35. Michener, R. H. & Schell, D. M. Stable isotopes as tracers in marine aquatic food webs. in *Stable isotopes in ecology and environmental science* (eds. Lajtha, K. & Michener, R. H.) 138–157 (Blackwell Scientific Publications, 1994).
36. Magozzi, S., Vander Zanden, H. B., Wunder, M. B. & Bowen, G. J. Mechanistic model predicts tissue–environment relationships and trophic shifts in animal hydrogen and oxygen isotope ratios. *Oecologia* **191**, 777–789 (2019).
37. Minagawa, M. & Wada, E. Stepwise enrichment of  $\delta^{15}\text{N}$  along food chains: Further evidence and the relation between  $\delta^{15}\text{N}$  and animal age. *Geochim. Cosmochim. Acta* **48**, 1135–1140 (1984).
38. Deniro, M. J. & Epstein, S. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim. Cosmochim. Acta* **45**, 341–351 (1981).
39. Bearhop, S., Waldron, S., Votier, S. C. & Furness, R. W. Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiol. Biochem. Zool.* **75**, 451–458 (2002).
40. Mizutani, H., Fukuda, M. & Kabaya, Y.  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  enrichment factors of feathers of 11 species of adult birds. *Ecology* **73**, 1391–1395 (1992).
41. Grubb, T. C. Ptilochronology: feather growth bars as indicators of nutritional-status. *Auk* **106**, 314–320 (1989).
42. Grubb, T. C. *Ptilochronology*. (Oxford University Press, 2006).
43. Jovani, R., Blas, J., Navarro, C. & Mougeot, F. Feather growth bands and photoperiod. *J. Avian Biol.* **42**, 1–4 (2011).
44. Langston, N. E. & Rohwer, S. Molt-breeding tradeoffs in albatrosses: life history implications for big birds. *Oikos* **76**, 498–510 (1996).
45. Hill, G. E. & Montgomerie, R. Plumage colour signals nutritional condition in the house finch. *Proc. Biol. Sci.* **258**, 47–52 (1994).
46. Ainley, D. G., Lewis, J. & Morrell, S. Molt in Leach's and Ashy storm-petrels. *Wilson Bull.* **88**, 76–95 (1976).
47. Amengual, J. F. *et al.* The Mediterranean storm petrel *Hydrobates pelagicus melitensis* at Cabrera archipelago (Balearic Islands, Spain): Breeding moult, biometry and evaluation of the population size by mark and recapture techniques. *Ring. Migr.* **19**, 181–190 (1999).
48. Arroyo, B., Mínguez, E., Palomares, L. & Pinilla, J. The timing and pattern of moult of flight feathers of European storm-petrel *Hydrobates pelagicus* in Atlantic and Mediterranean breeding areas. *Ardeola* **51**, 365–373 (2004).
49. Bolton, M. & Thomas, R. Moult and ageing of storm petrels *Hydrobates pelagicus*. *Ring. Migr.* **20**, 193–201 (2001).
50. Hahn, S. The food and chick feeding of blackbellied stormpetrel (*Fregatta tropica*) at King George Island, South Shetlands. *Polar Biol.* **19**, 354–357 (1998).
51. Ridoux, V. The diets and dietary segregation of seabirds at the subantarctic Crozet Islands. *Mar. Ornithol.* **22**, 1–192 (1994).
52. Quillfeldt, P. Seasonal and annual variation in the diet of breeding and non-breeding Wilson's storm-petrels on King George Island, South Shetland Islands. *Polar Biol.* **25**, 216–221 (2002).
53. Forero, M. G. *et al.* Food resource utilisation by the Magellanic penguin evaluated through stable-isotope analysis: segregation by sex and age and influence on offspring quality. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **234**, 289–299 (2002).
54. Hodum, P. J. & Hobson, K. A. Trophic relationships among Antarctic fulmarine petrels: Insights into dietary overlap and chick provisioning strategies inferred from stable-isotope ( $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$ ) analyses. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **198**, 273–281 (2000).
55. Rosciano, N. G., Polito, M. J. & Raya Rey, A. What's for dinner mom? Selective provisioning in southern rockhopper penguins (*Eudyptes chrysocome*). *Polar Biol.* **42**, 1529–1535 (2019).
56. Booth, J. M. & McQuaid, C. D. Northern rockhopper penguins prioritise future reproduction over chick provisioning. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **486**, 289–304 (2013).
57. R Core Team. R: A language and environment for statistical computing. (2020).
58. Murphy, E. J. *et al.* Understanding the structure and functioning of polar pelagic ecosystems to predict the impacts of change. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* **283**, 20161646 (2016).
59. Trathan, P. N. & Hill, S. The Importance of krill predation in the Southern Ocean. in *Biology and Ecology of Antarctic Krill. Advances in Polar Ecology* (ed. Siegel, V.) (Springer, Cham, 2016). doi:10.1007/978-3-319-29279-3
60. Saunders, R. A., Hill, S. L., Tarling, G. A. & Murphy, E. J. Myctophid fish (family Myctophidae) are central consumers in the food web of the Scotia Sea (Southern Ocean). *Front. Mar. Sci.* **6**, 1–22 (2019).

