

Universidad de Buenos Aires
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

**ECOLOGÍA REPRODUCTIVA Y TRÓFICA DEL
CORMORÁN CUELLO NEGRO (*Phalacrocorax magellanicus*)
EN RELACIÓN A LAS CARACTERÍSTICAS
DE SU FUENTE DE ALIMENTO**



Lic. Alexandra Sapoznikow
Director: Dr. Flavio Quintana
Consejero de estudios: Dr. Juan Carlos Reboreda

Centro Nacional Patagónico - CONICET

Tesis presentada para optar al título de
Doctor en Ciencias Biológicas
de la Universidad de Buenos Aires

2006

**ECOLOGÍA REPRODUCTIVA Y TRÓFICA DEL
CORMORÁN CUELLO NEGRO (*Phalacrocorax magellanicus*)
EN RELACIÓN A LAS CARACTERÍSTICAS
DE SU FUENTE DE ALIMENTO**

*Al Pampa's Team, por recordarme siempre
la importancia de trabajar en equipo.*

A Chris, por reordenar mi escala de valores.

AGRADECIMIENTOS

Durante estos cinco años esperé ansiosa el momento de escribir los agradecimientos. Y no es porque no hubiera agradecido en su oportunidad a cada una de las personas que colaboraron en este trabajo o que me acompañaron durante todo este tiempo. Simplemente me da mucha felicidad poder agradecerles de manera pública. Espero que luego de leer los agradecimientos, los lectores puedan imaginar la trastienda de esta tesis y a cada uno de sus personajes.

En primer lugar quiero agradecer a mi director, Flavio Quintana, por haberme dado esta oportunidad prácticamente sin conocerme. También, por la posibilidad que me brindó de comenzar mi trabajo en el Cenpat mucho antes de ser becaria del Conicet. Por todo el apoyo durante el trabajo, en particular, por el esfuerzo puesto en la etapa de redacción y corrección de la tesis. Y por seguir ayudando a mi crecimiento profesional. Van también mis ¡FELICITACIONES! Creo que cada director se doctora de nuevo con sus becarios... A toda la familia Quintana le agradezco el haberme cuidado como lo hicieron durante mi primer año en Puerto Madryn.

Un grupo de gente se doctora hoy también conmigo. Son mis amigos pajarólogos, compañeros de oficina (y oficinas vecinas), siempre con el mate listo, dispuestos a plantear hipótesis, intercambiar bibliografía, aconsejar sobre análisis estadísticos (y por qué no, colaborar en el campo, hacer las compras para la campaña, o construir un refugio). Ellos tuvieron que soportar mis cambios de humor, contracturas y luchas contra la computadora y la impresora. A cambio, yo me quedo con su amistad. Por eso, va un millón de gracias a Sofía Copello, Alejandro Gatto, Diego González Zevallos, Walter Svagelj (Tito), Graciela Escudero, Pablo García Borboroglu (Popi) y Laura Reyes. También quiero agradecer a los amigos no pajarólogos que me acompañaron y ayudaron en más de un problema estadístico o de uso de programas: Leo Venerus, David Galván, Ricardo Amoroso y Eugenia Bogazzi. A Gustavo Morales, por su amistad y por dar sus primeros pasos en la carpintería al armar mi refugio.

Observar aves (o escuchar una señal a través de un radio receptor) suele ser una tarea solitaria. Sin embargo, me sentí menos sola al saber que a un par de kilómetros

siempre había alguien más haciendo la misma tarea, y que al finalizar el día compartiríamos nuestra experiencia. Muchas personas participaron activamente en el trabajo de campo y laboratorio, proponiendo nuevas ideas y jugándose al borde del acantilado. Por todo el esfuerzo y la buena onda estoy en deuda con Federico Márquez, Yanina Idaszkin, Eloisa Berrier, Romina Palacio, María Laura Agüero, Claudia Serrago, Valeria Osorio, Patricia Blua, Socorro Doldán, Silvana Finochiaro, Mónica Torres, Vanesa Peretti, Pedro Demarchi, Nora Lisnizer, Mauricio De Amo, Erica Zárate, Andrea Fortini, Martina Keller, Fabián Perez, Nicolás Suarez y Valeria Retana.

Miguel Ángel Díaz (Hormiga), Ricardo Vera (Bebo), Nestor Ortiz, Julio Rúa (Bocha) y Sergio Sanz (Pocholo) del Área de Náutica y Automotores del Cenpat, hicieron que llegara sana y salva de mis viajes por tierra y por mar. A ellos les agradezco infinitamente el haber compartido conmigo sus conocimientos y experiencia en la zona. Gracias a ellos fue posible pasar de la teoría a la práctica en el momento de relevar las características del ambiente marino cercano a Punta Loma. El Capítulo 6 de esta tesis no hubiera sido posible sin su participación. Por sobre todas las cosas, les agradezco los asados y los buenos momentos compartidos (aunque pensándolo bien, ¡cómo me hicieron sufrir!)

Gracias a los Guardafaunas de la Reserva Punta Loma por su ayuda y hospitalidad. En especial, al Bambino Neira, su esposa Ana y sus nietos Flor y Nahuel. A la Dirección de Fauna y la Secretaría de Turismo de Chubut por los permisos otorgados para realizar el trabajo.

Gonzalo Lana, Anibal Jiménez, Daniel Jindra y Anibal Lezcano arriesgaron sus vidas (bueno, también aprovecharon para practicar un poco sus técnicas de escalada) mientras instalaron los colectores de pellets en las paredes de los acantilados de Punta Loma. Gracias a su ayuda, hoy conocemos un poco más acerca del menú de los cormoranes

Quiero agradecer a Patricia Dell' Arciprete, por sus pases mágicos que lograron que el Arc View y algunos otros programitas no se revelaran ante la tarea asignada (y

por enseñarme un poco de su magia, para que en el futuro yo misma pueda dominarlos).
¡Gracias Patri!

Miguel Pascual, Ana Parma y Andrés Rivas siempre estuvieron dispuestos a orientarme en el análisis de los datos. Mauro Novara guió mis primeros pasos en el Arc View e hizo posible relevar las zonas costeras en kayak. María Rosa Marin facilitó el análisis de datos de buceo a través de la creación de un programa específico.

Gracias a Atila Gozstonyi y Luisa Kuba por alfabetizarme en el reconocimiento de peces y estructuras diagnósticas. A los dos les agradezco la buena disposición para atender mis dudas, y en particular a Luisa, su paciencia y meticulosidad en el análisis de las muestras de dieta. También a Lobo Orenzans, por compartir su sabiduría “poliquetiana”, y por sus consejos.

No puedo dejar de agradecer a Pablo Yorio, por facilitarme el acceso a material bibliográfico y equipo de campaña. También, por sus consejos y comentarios sobre algunos aspectos de este trabajo.

¡Gracias Totales a Pablo Salomón por las ilustraciones que alegran este trabajo!

Muchas personas, aunque no estuvieron directamente relacionadas con mi trabajo, influyeron en mi modo de pensar y hacer ciencia. Especialmente quiero agradecer a Luis Marone y Javier López de Casenave por contagiarme su espíritu crítico. A Peter Feisinger y todos los amigos de la EEPE (en especial a Andrea Caselli Cecilia Ramírez, Raquel Zorzi y Martín de la Reta), por ayudarme a acercar la ciencia al rincón más alejado de la estepa patagónica. A mis amigos del Área de Antropología y Arqueología del Cenpat, Florencia Del Castillo, Julio Vezub, Analía Andrade, Blanca Videla y Eduardo Moreno les agradezco haberme acercado a las ciencias sociales. A Inés Elías le doy las gracias por el incentivo brindado para cubrir aspectos sociales en mi trabajo en el futuro.

Agradezco al Conicet por la Beca de Postgrado y al Centro Nacional Patagónico, por el apoyo institucional brindado para la ejecución de este proyecto. Al Ecocentro

Puerto Madryn por el apoyo logístico durante algunas etapas del trabajo de campo. A Wildlife Conservation Society por haber subsidiado parcialmente esta investigación.

Gracias al Coro Universitario de Puerto Madryn, por alegrar mi espíritu y por la contención brindada. A Pedro Núñez, por ayudarme a manejar mi energía.

Finalmente, quiero agradecer a mi familia y amigos que desde Buenos Aires y otros lugares del mundo me alentaron en todo momento. Más de uno planeó unas tranquilas vacaciones en Puerto Madryn y finalmente se encontró madrugando para censar cormoranes. Como siempre, ¡gracias por estar!

ECOLOGÍA REPRODUCTIVA Y TRÓFICA DEL CORMORÁN CUELLO NEGRO (*Phalacrocorax magellanicus*) EN RELACIÓN A LAS CARACTERÍSTICAS DE SU FUENTE DE ALIMENTO

RESUMEN

Entre diciembre de 2001 y 2003 se estudiaron distintos aspectos de la ecología reproductiva y trófica del Cormorán Cuello Negro (CCN) en Punta Loma, Chubut, en el marco de las teorías de regulación poblacional de aves marinas que consideran a las características de las fuentes de alimento como uno de los principales factores responsables del mantenimiento de las poblaciones. Los cormoranes se encontraron presentes todo el año en la colonia, presentaron una gran asincronía de puesta, un alto porcentaje de reposición de la nidada y una baja o nula relación entre el éxito reproductivo de las parejas y la fecha de puesta. La dieta del CCN en Punta Loma estuvo compuesta básicamente por especies bentónicas y fue similar entre las dos estaciones del año estudiadas. Las aves utilizaron las mismas áreas de alimentación durante las épocas reproductivas y no reproductivas. El total de horas por día que dedicaron a alimentarse fue similar entre temporadas aunque la eficiencia de buceo fue mayor durante la temporada reproductiva. Los principales peces presa del CCN se encontraron presentes todo el año en la zona. Las características físicas de las áreas de alimentación de esta especie podrían ser indicadoras de la presencia de peces presa. Los resultados obtenidos apoyan la idea de la existencia y utilización por parte del CCN de fuentes de alimento cercanas a la colonia y relativamente permanentes, pero de baja abundancia y/o accesibilidad, y/o rendimiento energético. Estas podrían ser un factor determinante del patrón de distribución y abundancia de esta especie en la costa patagónica.

Palabras clave: aves marinas, buceo, comportamiento de alimentación, Cormorán Cuello Negro, Patagonia, *Phalacrocorax magellanicus*.

ROCK SHAGS (*Phalacrocorax magellanicus*) BREEDING AND FORAGING ECOLOGY IN RELATION TO THE CHARACTERISTICS OF THEIR FOOD SOURCES

ABSTRACT

The Rock Shag (*Phalacrocorax magellanicus*) breeds along the coast of Patagonia, Argentina, in 143 small colonies (max. 450 breeding pairs). The total population in the Atlantic coast is only 7000 pairs. A possible explanation for this distribution pattern is the existence of relatively permanent, but restricted and of low energetic value, food sources around the colonies. Based on the ideas that consider food sources characteristics as the main factors determining seabirds distribution, I studied Rock Shags trophic and reproductive ecology at Punta Loma, Chubut from 2001 to 2003. The Rock Shags were present at the colony all the year, had an asynchronous breeding period, a high percent of relaying and showed no seasonal decline in their reproductive success. There were no seasonal differences in their diet, which was based on benthic fishes. The birds used the same feeding areas during breeding and non breeding season. The total time per day they spent feeding was similar between seasons, but the diving efficiency was higher during the breeding period. Their main prey fishes were found around the colony during both studied periods. The physical characteristics of the birds feeding areas could be indicators of their main preys presence. These results support the idea of Rock Shags exploiting relatively permanent, but restricted and of low energy value, food sources near the colonies.

Key words: diving, foraging behavior, Patagonia, *Phalacrocorax magellanicus*, Rock Shag, seabirds.

ÍNDICE

CAPÍTULO 1	
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
<hr/>	
El rol del alimento en la regulación de las poblaciones de aves marinas.....	1
Distribución y abundancia de cormoranes patagónicos: el caso del Cormorán Cuello Negro.....	5
Objetivos.....	9
Estructura de la tesis.....	10
BIBLIOGRAFÍA.....	11
ANEXO	16
<hr/>	
Área de estudio.....	16
BIBLIOGRAFÍA.....	20
CAPÍTULO 2	
FLUCTUACIONES TEMPORALES DE LA ABUNDANCIA Y FIDELIDAD AL SITIO DEL CORMORÁN CUELLO NEGRO EN PUNTA LOMA	22
<hr/>	
INTRODUCCIÓN.....	22
METODOLOGÍA.....	25
Fluctuaciones en la abundancia.....	25
Diseño de muestreo.....	25
Análisis de datos.....	26
Fidelidad a la colonia y al sitio de nidificación.....	27
RESULTADOS.....	29
Variación mensual de la abundancia.....	29
Variación diaria de la abundancia.....	31
Fidelidad a la colonia y al sitio de nidificación.....	34
DISCUSIÓN.....	36
BIBLIOGRAFÍA.....	42
CAPÍTULO 3	
BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CORMORÁN CUELLO NEGRO EN PUNTA LOMA	46
<hr/>	
INTRODUCCIÓN.....	46
Supervivencia, éxito reproductivo y eficacia biológica.....	46
Sincronía y “timing” reproductivo en relación a las características de las fuentes de alimento....	47
Reposición de la nidada.....	48

Objetivos e hipótesis de trabajo.....	50
METODOLOGÍA.....	52
RESULTADOS.....	55
Biología reproductiva I: hábitat reproductivo y comportamiento de cortejo, cópula y acarreo de material al nido.....	55
Biología reproductiva II: puesta a eclosión de huevos.....	61
Biología reproductiva III eclosión a independencia de pichones.....	63
Reposición de la nidada.....	67
DISCUSIÓN.....	71
BIBLIOGRAFÍA.....	79

CAPÍTULO 4

ANÁLISIS ESTACIONAL DE LA DIETA DEL CORMORÁN CUELLO NEGRO EN PUNTA LOMA

89

INTRODUCCIÓN.....	89
METODOLOGÍA.....	92
Recolección de muestras e identificación de presas.....	92
Análisis estadístico.....	95
RESULTADOS.....	97
Descripción general.....	97
Variación estacional y anual.....	100
DISCUSIÓN.....	104
BIBLIOGRAFÍA.....	109

CAPÍTULO 5

COMPORTAMIENTO DE ALIMENTACIÓN Y BUCEO DEL CORMORÁN CUELLO NEGRO EN PUNTA LOMA

117

INTRODUCCIÓN.....	117
METODOLOGÍA.....	122
Colocación de radiotransmisores.....	122
Determinación de las áreas de alimentación.....	123
Comportamiento de alimentación y buceo.....	124
Definición de parámetros de alimentación y buceo.....	126
Análisis de datos y procedimientos estadísticos.....	128
RESULTADOS.....	129
Localización de las áreas de alimentación.....	129
Consistencia en el uso de áreas de alimentación.....	133
Comportamiento de alimentación durante la etapa reproductiva.....	135
Comportamiento de alimentación durante la etapa no reproductiva.....	138

Comportamiento de alimentación: comparación entre temporadas reproductiva y no reproductiva.....	141
Comportamiento de buceo.....	143
DISCUSIÓN.....	146
BIBLIOGRAFÍA.....	153

CAPÍTULO 6

CARACTERIZACIÓN DE LAS ÁREAS DE ALIMENTACIÓN DEL CORMORÁN CUELLO NEGRO EN PUNTA LOMA 162

INTRODUCCIÓN.....	162
METODOLOGÍA.....	164
Distribución y abundancia del Cormorán Cuello Negro en el mar.....	164
Distribución y abundancia de las principales especies presa (peces).....	166
Batimetría.....	168
Determinación del sustrato del fondo marino.....	168
RESULTADOS.....	169
Caracterización biológica del área marina en los alrededores de Punta Loma.....	169
Distribución y abundancia del Cormorán Cuello Negro.....	169
Distribución y abundancia de presas.....	173
Caracterización física del área marina en los alrededores de Punta Loma.....	181
Batimetría.....	181
Sustrato del fondo marino.....	183
DISCUSIÓN.....	185
BIBLIOGRAFÍA.....	188

CAPÍTULO 7

DISCUSIÓN GENERAL 193

BIBLIOGRAFÍA.....	196
-------------------	-----

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

El rol del alimento en la regulación de las poblaciones de aves marinas

En líneas generales, las aves marinas son especies que reproducen en la costa pero dependen exclusivamente de recursos del mar para su alimentación (Schreiber y Burguer 2002). Este hecho, sumado a sus características de historia de vida y demografía las diferencia ampliamente de las aves terrestres. Por ejemplo, la mayoría de las especies de aves marinas reproduce en colonias de tamaño variable, desde decenas a cientos de miles de parejas (Coulson 2002), son de vida larga (20 a 60 años), presentan madurez retardada (la edad de maduración alcanza los 10 años en algunas especies), producen nidadas pequeñas (de un solo huevo en muchos casos), y los periodos de crianza de pichones son extensos (hasta 6 meses) (Schreiber y Burger 2002). Las diferencias demográficas y de historia de vida respecto de las aves terrestres, reflejan adaptaciones a la vida en el mar (Schreiber y Burger 2002). De hecho, entre las distintas especies de aves marinas se observa una gran variabilidad de estrategias de vida, las que probablemente constituyan una respuesta adaptativa a las condiciones del medio marino y a las técnicas de captura de alimento y dieta particulares de cada especie (Weimerskirch 2002). Así, las características del ambiente marino en general y la distribución y abundancia del alimento, en particular, son claves en la determinación de las características de historia de vida de cada una de las especies de aves marinas.

Se han propuesto varias hipótesis que intentan explicar el modo en que las poblaciones de aves marinas son reguladas. Al menos dos de ellas, presentan al

alimento como factor determinante de los números poblacionales (“hipótesis de la limitante energética”). En primer lugar, Ashmole (1963) sugirió que el número de aves marinas en los trópicos estaría limitado por la disponibilidad de alimento durante la temporada reproductiva, a través de una reducción densodependiente en el éxito reproductivo. A altas densidades la competencia intraespecífica y la disminución del alimento en los alrededores de la colonia, impulsarían a los adultos a alimentarse en zonas más alejadas causando una reducción en la tasa de alimentación de los pichones. De esta manera, la baja disponibilidad de alimento resulta en un menor éxito reproductivo sin afectar la supervivencia de los adultos. Por su parte, Lack (1966) también propuso que la competencia por el alimento alrededor de la colonia afecta el tamaño de nidada y contribuye a una madurez reproductiva retardada. Pero al contrario de Ashmole, consideró a la mortalidad post reproductiva como el principal factor densodependiente que regula las poblaciones de aves marinas. Su principal argumento para esta afirmación fue que el alimento es localmente abundante todo el año, y que el aumento de los tamaños poblacionales luego de la temporada reproductiva acentúa la competencia por el alimento durante el invierno. Tanto Lack como Ashmole admitían que los sitios aptos para nidificar eran escasos en algunas áreas. Sin embargo, ambos pensaban que la competencia por los sitios de reproducción tenía menor importancia en la regulación de las poblaciones de aves marinas. Si bien existe evidencia de este mecanismo y de la relación directa entre la calidad del nido y el éxito reproductivo, la limitación de sitios aptos para nidificar parecería ser un factor importante en casos particulares y no un mecanismo generalizado (Birkhead y Furness 1985).

Wynne-Edwards (1962) propuso una hipótesis muy controvertida en la cual el alimento no juega un papel determinante. Dado que observó que los eventos de mortalidad masiva eran raros en aves marinas, sugirió que la competencia por el

alimento no sería un mecanismo importante en la regulación poblacional y que la regulación de las poblaciones se llevaría a cabo mediante interacciones sociales como el comportamiento territorial. Para Wynne-Edwards, una clara evidencia de esto lo constituye el hecho de que los individuos adultos más experimentados ocupan los mejores sitios de reproducción impidiendo establecerse a aquellos individuos con menos experiencia. De este modo, las poblaciones se mantendrían por debajo del límite donde comienza a actuar la competencia por el alimento. Sin embargo, para que exista este tipo de regulación poblacional es necesario que opere la selección grupal. Los estudios teóricos sobre selección grupal sugieren que las condiciones necesarias para que ésta opere son muy particulares: grupos pequeños y discretos con muy poco flujo génico (características que no poseen las aves marinas). Esta situación llevó a considerar esta hipótesis como muy poco probable.

Las hipótesis de Lack y Ashmole, si bien fueron muy discutidas y lo son aun en el presente, han sido las que brindaron el marco teórico para el desarrollo de la biología de las aves marinas y muchos estudios encontraron evidencias que las sostienen. Por ejemplo, parecería existir un patrón que relaciona las características de las áreas de alimentación con el tamaño de las colonias y el tamaño de puesta. En general, las aves marinas costeras tienen tamaños de nidada mayores que las aves pelágicas (Nelson 1983), posiblemente porque obtienen su alimento en zonas costeras altamente productivas, o porque invierten menos energía al no recorrer grandes distancias hasta sus áreas de alimentación. Incluso, para este grupo, el grado de disminución de los recursos alimenticios en los alrededores de la colonia tendría consecuencias directas sobre el éxito reproductivo de las aves (Hunt *et al.* 1986). También parecería existir una relación entre el número de parejas en una colonia y el rango máximo de forrajeo, de manera tal que especies que forman grandes colonias se alimentan a mayor distancia de

ellas (Coulson 1985, Lewis *et al.* 2001). La relación directa encontrada entre el tamaño de algunas colonias y la disponibilidad de alimento alrededor de ellas o la localización de otras colonias de la misma especie (Diamond 1978, Furness y Birkhead 1984, Ainley *et al.* 2003) son también ejemplos de cómo el alimento puede regular las poblaciones de manera densodependiente. Inclusive, existen diferencias en el grado de densodependencia que experimentan especies que se alimentan de recursos costeros o pelágicos, especialmente durante la etapa reproductiva (Birkhead y Furness 1985). Por otro lado, las similitudes en las estrategias demográficas de distintas especies que comparten características morfológicas y que explotan los recursos de la misma manera, sugieren que el tipo de alimento consumido es uno de los factores de gran importancia en la evolución de las historias de vida (Weimerskirch 2002).

En síntesis, las aves marinas se alimentan de recursos que se hallan en el mar, pero reproducen en tierra y las colonias están muchas veces alejadas de las áreas de alimentación. Los recursos alimenticios son, en general, limitados y la reproducción es costosa, por lo tanto los adultos se encuentran siempre en una situación de compromiso entre la reproducción presente y futura. La comprensión de los patrones demográficos y de historia de vida de las aves marinas es compleja, ya que requiere estudios a largo plazo, dada la longevidad de los individuos y la variabilidad de las condiciones oceanográficas. Es posible que exista una combinación de factores que contribuyen a la evolución de las historias de vida de las aves marinas, y que tal vez los mecanismos que generan los patrones observados no estén claros (Schreiber y Burger 2002), pero sin duda, no se puede descartar la importancia de la disponibilidad del alimento en la distribución y abundancia de estas aves.

Distribución y abundancia de cormoranes patagónicos: el caso del Cormorán Cuello Negro

En la costa patagónica de Argentina, el Cormorán Cuello Negro (CCN) (*Phalacrocorax magellanicus*) (Figura 1), se distribuye desde el noroeste de la Península Valdés, Chubut, hasta el Canal de Beagle, Tierra del Fuego, incluyendo Islas Malvinas e Isla de los Estados. Su población se distribuye en 143 colonias de tamaño pequeño, entre 2 y 463 nidos, y presenta una población reproductiva total de aproximadamente 7.000 parejas (Frere *et al.* 2005). Este patrón de distribución y abundancia es marcadamente diferente al de otras especies de cormoranes patagónicos. El Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*), por ejemplo, una especie de mayor tamaño corporal y requerimientos ecológicos diferentes, presenta un rango de distribución similar, pero con la existencia de pocas colonias (57 en toda la costa) muy abundantes (rango: 27-6.000 parejas) y una población total de aproximadamente 55.000 parejas reproductivas (Yorio *et al.* 1999, Frere *et al.* 2005).



Figura 1: Pareja de cormoranes cuello negro con pichones

El patrón de distribución y abundancia del CCN a lo largo de todo su rango de distribución en la costa patagónica constituye el hecho observacional básico para el desarrollo de esta tesis. Bajo el marco de las ideas de regulación poblacional de aves marinas de Ashmole (1963) y Lack (1966), donde la distribución, disponibilidad y abundancia de las fuentes de alimento, juegan un rol primordial, se generó para este trabajo una hipótesis marco que funcionará como eje transversal a lo largo del desarrollo de la tesis. Esta es: **la existencia y utilización por parte del CCN de fuentes de alimento cercanas a las colonias y relativamente permanentes, pero de baja abundancia y/o accesibilidad, y/o rendimiento energético, son determinantes importantes del patrón de distribución y abundancia observado para la especie a lo largo de la costa patagónica.** Dicha hipótesis, está fundamentada por los siguientes aspectos de la ecología del CCN:

1. Distribución en numerosas colonias de tamaño pequeño, con una población reproductiva que ha permanecido relativamente estable durante los últimos diez años (Yorio y Harris 1997, Yorio *et al.* 1998, Frere *et al.* 2005). Bajo el marco teórico anteriormente mencionado, es lógico pensar en la existencia de una alta competencia intraespecífica y un crecimiento limitado de las colonias.
2. Escasa o nula dispersión post reproductiva. Observaciones previas durante la época no reproductiva sugieren que esta especie experimenta una escasa o nula dispersión post reproductiva (Siegel-Causey 1986, Libenson 1997, Punta y Saravia 1993 y Punta *et al.* 2003a), que claramente contrasta con lo observado para el Cormorán Imperial, con el cual frecuentemente reproduce en simpatria (Yorio *et al.* 1998). Para que esto suceda, es necesario que exista una fuente de alimento disponible en los alrededores de la colonia, capaz de sostener a sus individuos durante el invierno.

3. Alimentación bentónica restringida. El CCN se alimenta principalmente de peces bentónicos mayormente *Patagonotothen sp.*, poliquetos, y en menor medida de cefalópodos y crustáceos (Punta *et al.* 1993, 2003b; Malacalza *et al.* 1997). Si bien no existe información sobre la abundancia estacional o los ciclos reproductivos de las principales especies presa del CCN, se sabe que la mayoría de los notothenidos son especies sedentarias, que viven varios años y están presentes en un mismo área durante toda su vida (Hureau 1970). Los poliquetos como *Eunice sp.* son especies con ciclos de vida multianuales, que desarrollan tubos en los cuales viven (L. Orenzans, com. pers.). Estos dos grupos de organismos bentónicos constituirían entonces un recurso relativamente predecible y permanente. Sin embargo, al vivir ocultos en cuevas, bajo piedras o en tubos, representan un alimento de baja accesibilidad. Por otro lado, el valor energético de sus principales presas es bajo y claramente inferior al de algunos peces pelágicos (Gonzalez Miri 1995).
4. Alimentación en aguas someras, cercanas a la colonia y a la costa y alto esfuerzo de forrajeo. Estudios realizados en diferentes colonias indican que el CCN se alimenta en aguas costeras, de baja profundidad (< 10 m.), ubicadas a menos de 5 Km. de las colonias (Quintana 1999, 2001, Quintana *et al.* 2002, , Punta *et al.* 2003b, Sapoznikow y Quintana 2003 Frere *et al.* 2005). Los estudios sobre comportamiento de buceo y alimentación durante la época reproductiva también muestran que el CCN realiza un alto esfuerzo de alimentación (Quintana 1999, 2001; Quintana *et al.* 2002). Dicho esfuerzo se evidencia principalmente en la extensa duración de los viajes de alimentación y el alto número de buceos que realiza en cada viaje, incluso en comparación con otras especies de cormoranes patagónicos (Quintana *et al.* 2002, Frere *et al.* 2005). También se observaron

duraciones de buceo mucho mayores e intervalos de recuperación en superficie mucho menores a los esperados de acuerdo a su tamaño corporal (Cooper 1986, Quintana 1999, Quintana *et al.* 2002) que se traducen en la alta eficiencia de buceo reportada para la especie en varias colonias de Patagonia (Quintana 1999, Quintana *et al.* 2002, Frere *et al.* 2005). La existencia de viajes de alimentación prolongados con un elevado número de buceos por viaje y una alta eficiencia de buceo, ha sido frecuentemente relacionada con una reducida disponibilidad de presas en otras aves y mamíferos marinos (Costa *et al.* 1989, Feldkamp *et al.* 1989, Monaghan *et al.* 1994, Wanless *et al.* 1998).

Finalmente, la idea de una fuente de alimento permanente, de baja accesibilidad o rendimiento energético como reguladora de la población reproductora del CCN en Patagonia, constituye la hipótesis marco de este trabajo de tesis. La puesta a prueba en forma directa de esta hipótesis es compleja especialmente por la dificultad de evaluar la disponibilidad de alimento en el mar a lo largo de todo el rango de distribución de la especie en la costa de Argentina. Sin embargo, durante los diferentes capítulos de la tesis, la hipótesis central será considerada en forma indirecta y sustentará el planteo de hipótesis secundarias relacionadas con los aspectos anteriormente mencionados de la ecología del CCN. Por otra parte, los aspectos ecológicos aquí considerados, tales como el comportamiento de alimentación y buceo, los parámetros reproductivos, etc., se encuentran directamente relacionados con la disponibilidad de alimento, constituyen buenos indicadores de la distribución y abundancia de las principales presas (ver Monaghan 1996) y son útiles a la hora de considerar la robustez de las hipótesis planteadas.

Objetivos

El objetivo general de este trabajo es contribuir al conocimiento de la biología y ecología del CCN. En particular, se profundizarán aspectos relacionados con el patrón de permanencia en la colonia, la biología reproductiva, la dieta y el comportamiento de alimentación y buceo de la especie en la colonia de Punta Loma, Chubut (ver Figura 1 Anexo). A su vez, se estudiarán las características bióticas y abióticas de las áreas de alimentación para dicha colonia y se comparará la información obtenida entre períodos reproductivos y no reproductivos. Como se mencionó anteriormente, los temas estudiados se desarrollarán en el marco de las teorías de regulación poblacional de aves marinas que consideran a las características de las fuentes de alimento como uno de los principales factores responsables del mantenimiento de las poblaciones.

Son objetivos específicos de esta tesis:

- 1) Determinar las fluctuaciones estacionales de la abundancia del CCN y su fidelidad a la colonia.
- 2) Estudiar su biología reproductiva en el marco de las hipótesis sobre las características de las fuentes de alimento.
- 3) Evaluar los posibles cambios estacionales en la dieta del CCN
- 4) Analizar la posible variación estacional en el uso de las áreas de alimentación y el comportamiento de alimentación y buceo de la especie.
- 5) Analizar la relación entre el patrón de alimentación del CCN y la distribución y abundancia de sus principales presas y otras características ambientales de las áreas de alimentación.

Estructura de la tesis

Cada capítulo de esta tesis abarca un aspecto diferente de la biología y ecología del CCN, y para cada uno se plantean hipótesis secundarias que se desprenden de la hipótesis marco (ver arriba). A continuación de esta introducción se presenta un Anexo conteniendo una breve caracterización del área de estudio. Luego, en el Capítulo 2 se presentan resultados acerca de la variación temporal de la abundancia de esta especie en Punta Loma y de la fidelidad a la colonia y al nido.

En el Capítulo 3 se describen aspectos de la biología reproductiva directamente relacionados con la disponibilidad de alimento. Si bien existe información sobre la biología reproductiva de esta especie, la misma proviene de unas pocas colonias de reproducción en años particulares (Punta y Saravia 1993, Malacalza 1995, Libenson 1997, Punta *et al.* 2003a). En este caso, la información fue obtenida de manera sistemática durante dos temporadas reproductivas. En particular, se describe el ciclo reproductivo desde el armado de los nidos hasta la independencia de los pichones, se analiza la sincronía de puesta, la posibilidad de reposición de la nidada y se compara el éxito reproductivo entre parejas que inician la puesta en diferentes momentos de la temporada.

Los Capítulos 4 y 5 son centrales en el desarrollo de la tesis. El Capítulo 4 está dedicado al estudio estacional de la dieta del CCN mientras que el Capítulo 5 ofrece información sobre sus áreas de forrajeo, viajes de alimentación y comportamiento de buceo. En este sentido, ambos capítulos complementan estudios previos realizados en la misma área de estudio en los que se describe la dieta, el comportamiento de buceo y alimentación de la especie durante la temporada reproductiva (Malacalza *et al.* 1997, Quintana 1999, 2001 y Quintana *et al.* 2002) y aporta información inédita sobre dichos aspectos durante la etapa no reproductiva. A su vez, presentan en forma comparada la

información obtenida para las dos épocas del año y relacionan de manera comparativa las características de las áreas de alimentación y el tipo de presa consumida con el patrón de buceo y alimentación observado.

En el Capítulo 6 se incluye un estudio de las características ambientales del área marina cercana a la colonia y se evalúa la relación entre la distribución de las aves en el mar y sus principales presas. Por último, el Capítulo 7 constituye la Discusión General donde se analizan y discuten los resultados obtenidos de manera integrada a la luz de las teorías de regulación poblacional y la hipótesis marco planteada como eje estructural de este trabajo.

Finalmente, desde el punto de vista aplicado a la conservación de la especie en particular y los ecosistemas costeros en general, los resultados obtenidos en este estudio permitirán elaborar mapas de uso del ambiente marino por parte de estas aves, lo que constituye una herramienta fundamental a la hora de planificar la zonificación de áreas marinas costeras protegidas y elaborar planes de manejo. Por otra parte, el estudio servirá como modelo para la realización de estudios posteriores sobre la ecología trófica de ésta y otras especies de cormoranes en otras colonias, a lo largo de todo su rango de distribución. La comparación de dichos estudios en distintas áreas geográficas permitirá una adecuada interpretación de la influencia del ecosistema marino en la ecología y conservación de los cormoranes patagónicos.

BIBLIOGRAFÍA

Ainley, D. G., Ford, R. G., Brown, E. D., Suryan, R. M y Irons, D. B. 2003. Prey resources, competition, and geographic structure of Kittiwake colonies in Prince William Sound. *Ecology* 84 (3): 709-723.

- Ashmole, N. P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103: 458-473.
- Birkhead, T. R y Furness, R. W. 1985. Regulation of seabird populations. En *Behavioural Ecology. Ecological consequences of adaptive behaviour*. R. M. Civil y R. H. Smith (Editores). Pp 145-167. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Cooper, J. 1986. Diving patterns of cormorants *Phalacrocoracidae*. *Ibis* 114:360-366.
- Costa, D., Croxall, J. O., Duck, C. D. 1989. Foraging energetics of Antarctic Fur Seals in relation to changes in prey availability. *Ecology* 70: 596-606.
- Coulson, J. C. 1985. Density regulation in colonial seabird colonies. *Proceedings of the XVIII International Ornithological Congress, Moscow*. Pp 892-899.
- Diamond, A.W. 1978. Feeding strategies and population size in tropical seabirds. *American Naturalist* 112:215-223.
- Feldkamp, S. D., DeLong, R. L., Antonelis, G. A. 1989. Diving patterns of California Sea Lions, *Zalophus californianus*. *Canadian Journal of Zoology* 67: 872-883.
- Frere, E., Quintana, F. y Gandini, P. 2005. Cormoranes de la costa patagónica: estado poblacional, ecología y conservación. *Hornero* 20: 35-52.
- Furness, R. W. y Birkhead, T. R. 1984. Seabird colony distributions suggest competition for food supplies during the breeding season. *Nature* 311:655-656.
- Gonzalez Miri, L. 1995. Calidad de la dieta del Cormorán Real (*Phalacrocorax albiventer*) durante el ciclo reproductivo en la colonia de Punta León. Seminario de Licenciatura. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Puerto Madryn.
- Hunt, G. L., Eppley Jr. Z. A., y Schneider, D. C. 1986. Reproductive performance of seabirds: the importance of population and colony size. *Auk* 103: 306-317.

- Hureau, J.C. 1970. Biologie comparée de quelques Poissons antarctiques (Nototheniidae). Bulletin de L'institut Oceanographique, Fondation Albert 1^{er}, Prince de Monaco 68, n° 1391.
- Lack, D. 1966. Population Studies of Birds. Oxford University Press, Oxford.
- Libenson, L.1997. Aspectos de la biología reproductiva de *Phalacrocorax magellanicus* y *P. albiventer* en el Puerto de Comodoro Rivadavia (Chubut: Argentina). Neotrópica 43 (109-110): 73-77
- Lewis, S. Sherratt, T. N., Hammer, K. C. y Wanless, S. 2001. Evidence of intra-specific competition for food in a pelagic seabird. Nature 412: 816-819.
- Malacalza, V. E. 1995. Aportes al conocimiento de la biología reproductiva de *Phalacrocorax magellanicus* (Aves: Phalacrocoracidae). Neotropica 41:27-30
- Malacalza, V. E., Bertellotti, N. M. y Poretti, T. 1997. Variación estacional de la dieta de *Phalacrocorax magellanicus* (Aves: Phalacrocoracidae) en Punta Loma (Chubut, Argentina). Neotrópica 43: 35-37.
- Monaghan, P. 1996. Relevance of the behaviour of seabirds to the conservation of marine environments. Oikos 77:227-237.
- Monaghan, P., Walton, P., Wanless, S., Uttley, J. D., Burns, M. D. 1994. Effects of prey abundance on the foraging behaviour, diving efficiency and time allocation of the breeding Guillemots *Uria aalga*. Ibis 136: 214-222.
- Nelson, J. B. 1983. Contrasts in breeding strategies between some tropical and temperate marine pelecániformes. Studies in Avian Biology 8: 838-850.
- Punta, G. y Saravia, J. 1993. Distribución, abundancia y aspectos de la biología reproductiva del Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*) en la provincia del Chubut, Argentina. Hornero 13: 295-298
- Punta, G. E., Saravia, J. R. C. y Yorio, P. M. 1993. The diet and foraging behavior of

- two patagonian cormorants. *Marine Ornithology* 21: 27-36.
- Punta, G., Yorio, P., Herrera, G. y Saravia, J. 2003 a. Biología reproductiva de los cormoranes imperial (*Phalacrocorax atriceps*) y cuello negro (*P. magellanicus*) en el golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *Hornero* 18 (2): 103-111.
- Punta, G., Yorio, P. y Herrera, G. 2003 b. Temporal patterns in the diet and food partitioning in Imperial Cormorants (*Phalacrocorax atriceps*) and Rock Shags (*P. magellanicus*) breeding at Bahía Bustamante, Argentina. *Wilson Bulletin* 115(3): 307-315.
- Quintana, F. 1999. Diving behavior of Rock Shags at a Patagonian colony of Argentina. *Waterbirds* 22: 446-447
- Quintana, F. 2001. Foraging behaviour and feeding locations of Rock shags *Phalacrocorax magellanicus* from a colony in Patagonia, Argentina. *Ibis* 143: 547-553.
- Quintana, F., Morelli, F. y Benedetti, Y. 2002. Buceo eficiente en aguas poco profundas: comportamiento de buceo y patrón de alimentación del Cormorán Cuello Negro, *Phalacrocorax magellanicus*, en dos colonias de la costa patagónica. *Ecología Austral* 12: 19-28.
- Sapoznikow, A. y Quintana, F. 2003. Foraging behavior and feeding locations of Imperial Cormorants and Rock Shags breeding sympatrically in Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 26: 184-191.
- Siegel-Causey, D. 1986. Behaviour and affinities of the Magellanic Cormorant. *Notornis* 33: 249-257
- Schreiber, E. A. y Burguer, J. 2002. Seabirds in the marine environment. En: *Biology of marine birds*. E. A. Schreiber, y J. Burguer (Editores). Pp1-17. CRC Press, Florida.

- Wanless, S., Gremillet, D. y Harris M. P. 1998. Foraging activity and performance of Shags *Phalacrocorax aristotelis* in relation to environmental characteristics. *J. Avian Biology* 29: 49-54.
- Weimerskirch, H. 2002. Seabird demography and its relationship with the marine environment. En: *Biology of marine birds*. E.A. Schreiber, y J. Burguer (Editores). Pp 115-135. CRC Press, Florida.
- Wynne-Edwards, V.C. 1962. *Animal dispersion in relation to social behaviour*. Oliver y Boyd, Edinburgh.
- Yorio, P, Frere, E., Gandini, P. y Harris, G. 1998. Atlas de la distribución reproductiva de aves marinas en el litoral patagónico argentino. Plan de manejo integrado de la zona costera patagónico Argentina. Fundación Patagonia Natural y Wildlife Conservation Society. Inst. Salesiano de Artes Gráficas. Buenos Aires, Argentina.
- Yorio, P., Frere, E., Gandini, P. y Conway, W. 1999. Status and Conservation of seabirds breeding in Argentina. *Bird Conservation International* 9: 299-314.

ANEXO

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo entre septiembre de 2001 y diciembre de 2003 en la Reserva Provincial de Punta Loma, Chubut ($42^{\circ} 49' S$, $64^{\circ} 53' O$). Esta colonia se encuentra en aguas del golfo Nuevo en las cercanías de la ciudad de Puerto Madryn (13 Km. al sur de la ciudad), es continental y posee alrededor de 280 nidos (ver Capítulo 3). En el golfo Nuevo se encuentran además otras tres colonias más pequeñas: Punta Arco ($42^{\circ} 42' S$, $64^{\circ} 59' O$, 173 nidos), Estancia Las Charas ($42^{\circ} 30' S$, $64^{\circ} 30' O$, 56 nidos) y Punta Pirámide ($42^{\circ} 35' S$, $64^{\circ} 17' O$, 37 nidos) (Yorio *et al.* 1998, Frere *et al.* 2005, A. Sapoznikow y F. Quintana, datos no publicados) (Figura1)



Figura 1: Localización de la colonia de Punta Loma y otras colonias de Cormorán Cuello Negro en el Golfo Nuevo

La colonia de Punta Loma, por ser una de las colonias más numerosas a lo largo de todo el rango de distribución de la especie (Yorio *et al.* 1998, Frere *et al.* 2005) constituye un sitio de estudio apropiado para obtener tamaños de muestra adecuados para cada investigación y resultados representativos. Dada la cercanía de Punta Loma a la ciudad de Puerto Madryn, resulta un sitio de fácil acceso y con posibilidades de realizar una investigación sistemática y a largo plazo.

En este lugar también reproducen algunos años alrededor de 3.200 parejas de Gaviotines Sudamericanos (*Sterna hirundinacea*) (Yorio *et al.* 1998) y 300 parejas de Gaviotín Pico Amarillo (*Sterna eurygnatha*) (A. Gatto y P. Yorio, datos no publicados) y se encuentra todo el año un asentamiento de Lobos Marinos de un Pelo *Otaria flavescens*, con una población menor durante el verano (Dans *et al.* 1996). También es importante la presencia de Cormoranes Imperiales (aunque no reproducen allí): se observaron entre 200 y 1.400 individuos durante las temporadas reproductivas y no reproductivas respectivamente (A. Sapoznikow y F. Quintana, datos no publicados).

En Punta Loma, los cormoranes nidifican sobre las paredes de acantilados verticales con alturas que varían entre los 20 y 40 metros (Figura 2). Estos corresponden a la formación Gaiman, constituida por sedimentitas marinas y piroclastitas dispuestas en bancos con estratificación normal. Se trata de limos de naturaleza cinerítica, de color general gris amarillento claro. Las sedimentitas de estos acantilados activos están afectadas por distintos juegos de fracturas. Esta característica ha favorecido la meteorización de la roca, la acción erosiva del mar y la consecuente generación de cavernas en la base de los acantilados. Asimismo, el proceso erosivo se potencia por la acción de fenómenos de remoción en masa tales como caída de bloques y reptaje de material por las pendientes. A ellos se suman las caídas de detritos encauzadas por las numerosas y profundas cárcavas que se desarrollan en el tope de los acantilados,

producto de los fenómenos de erosión hídrica (Haller *et al.* 1997). Frente a los acantilados activos suelen desarrollarse amplias plataformas de abrasión marina (restingas), que quedan total o parcialmente descubiertas durante las mareas bajas (Haller *et al.* 1997).



Figura 2: Vista de dos sectores de la colonia de Punta Loma. Se observan los nidos sobre las paredes de los acantilados

El sustrato del fondo marino en la zona está compuesto por grava, arena y arcillas limosas, intercalado con sectores de tosca cercanos a los acantilados (Mouzo *et al.* 1978, Haller *et al.* 1998, cartas náuticas H-215 y H-264). La costa en los alrededores de la colonia presenta pendientes suaves (entre 0° 21' y 0° 40') y las aguas alcanzan profundidades máximas superiores a los 20 m a distancias mayores de 2 Km. de la costa) (cartas náuticas H-215 y H-264). Las corrientes oceánicas en el interior del golfo Nuevo y en las proximidades de la costa son relativamente débiles y oscilan entre 0,25 y 0,30 nudos y la amplitud de marea promedio es de 4,6 m (Krepper y Rivas 1979).

La temperatura del agua oscila entre los 10 y 20° C aproximadamente (Rivas 1990, Rivas y Beier 1990). La variabilidad espacial de la temperatura superficial no supera los 2° C. La variación más importante de la temperatura superficial es estacional. En invierno la columna de agua presenta una distribución vertical homogénea de sus características físicas y químicas, mientras que en verano existe una estratificación marcada. Los niveles de clorofila "a" son máximos en otoño, mientras que los de nitrógeno y fósforo son máximos en invierno y mínimos en verano (Solís 1998).

La flora marina predominante en las aguas del golfo Nuevo está representada por praderas de *Codium vermilara*, acompañadas de *Ulva rigida* y *Dictyota dichotoma*. Recientemente estas comunidades se vieron afectadas por la introducción de *Undaria pinnatifida*, un alga invasora que redujo notablemente la diversidad en el área (Casas *et al.* 2004). Asociados a estas comunidades se encuentran invertebrados tales como moluscos bivalvos, crustáceos, poliquetos, equinodermos y nemertinos. En las zonas costeras se encuentran principalmente peces bentónicos de la familia Notothenidae y especies como *Ribeiroclinus eigenmanni* y *Helcogrammoides cunninghami* (ver Capítulo 6).

BIBLIOGRAFÍA

- Casas, G., Scrosati, R. y Piriz, M. L. 2004. The invasive kelp *Undaria pinnatifida* (Phaeophyceae, Laminariales) reduces native seaweed diversity in Nuevo gulf (Patagonia, Argentina). *Biological Invasions* 6 : 411-416.
- Dans, S., Crespo, E. A., Pedraza, S. N., Gonzalez, R. y García, N. 1996. Estructura y tendencia de los apostaderos de lobos marinos de un pelo (*Otaria flavescens*) en el norte de Patagonia. Informe Técnico del Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica (Puerto Madryn, Argentina) N° 13: 1-21.
- Frere, E., Quintana, F. y Gandini, P. 2005. Cormoranes de la costa patagónica: estado poblacional, ecología y conservación. *Hornero* 20: 35-52.
- Haller, M. J., Meister, C. M., Monti, A. J. A. y Weiler, N. 1997. Hoja Geológica 4377-II Puerto Madryn.
- Haller, M. J., Bertiller, M., Monti, A., Saba, S. y Zavatti, J. 1998. Estudio del impacto ambiental del Ecocentro. Puerto Madryn. U.N.P.S.J.B.
- Krepper, C. y Rivas, A. 1979. Dinámica de las aguas costeras del golfo Nuevo. *Acta Oceanográfica* 2 (2): 83-106.
- Mouzo, F. G., Garza, M. L. Izquierdo, J. F. y Zibecchi, R. O. 1978. Rasgos de la geología del golfo Nuevo (Chubut). *Acta Oceanográfica* 2 (1): 69-91
- Rivas, A. 1990. Heat balance and annual variation of mean temperature in the North Patagonian gulfs. *Oceanologica Acta*, Vol. 13, N° 3.
- Rivas, A. y Beier, E. 1990. Temperature and salinity fields in the North Patagonian gulfs. *Oceanologica Acta*, Vol 13, N° 1.
- Solís, M. 1998. Monitoring in Nuevo Gulf (Argentina): Analysis of Oceanographic

Data by Geographic Information Systems (GIS). Msc. Thesis. International Institute for Infrastructural, Hydraulic and Environmental Engineering.

Yorio, P., Frere, E., Gandini, P. y Harris, G. 1998. Atlas de la distribución reproductiva de aves marinas en el litoral patagónico argentino. Plan de manejo integrado de la zona costera patagónico Argentina. Fundación Patagonia Natural y Wildlife Conservation Society. Inst. Salesiano de Artes Gráficas. Buenos Aires, Argentina.

CAPÍTULO 2

FLUCTUACIONES TEMPORALES DE LA ABUNDANCIA Y FIDELIDAD AL SITIO DEL CORMORÁN CUELLO NEGRO EN PUNTA LOMA

INTRODUCCIÓN

Una de las características generales de las aves marinas es que dependen del mar para su alimentación, poseen sitios de reproducción en tierra y la mayoría forma colonias de nidificación (Schreiber y Burguer 2002). Entre los factores que podrían regular la distribución y el tamaño de las colonias de aves marinas se encuentran: la mortalidad densodependiente por competencia por el alimento durante el invierno (Lack 1966) o durante la época reproductiva (Ashmole 1963), la disponibilidad de sitios aptos para nidificar (Potts *et al.* 1980) y las interacciones sociales a través de las cuales, dentro de una colonia aves experimentadas fuerzan a otras a nidificar en los sitios menos aptos para la reproducción (Wynne-Edwards 1963). En la actualidad, existe aún una gran controversia sobre la identificación precisa y los mecanismos de acción de estos factores. Sin embargo, en términos generales, es comúnmente aceptado que el alimento juega tal vez el rol más importante en la regulación de la abundancia y distribución de las colonias de aves marinas (Newton 1980).

El tiempo que las aves marinas pasan en la colonia durante la época reproductiva es el resultado de una situación de compromiso entre el tiempo dedicado a la reproducción (defensa del nido, adquisición de pareja, cuidado de la nidada, etc) y el tiempo dedicado a la búsqueda del alimento (Gaston y Nettleship 1982). En la mayoría

de las especies, los adultos reproductores y juveniles abandonan las colonias una vez terminada la reproducción, dispersándose unos pocos kilómetros o migrando grandes distancias (Hamer *et al.* 2002). Estos movimientos post reproductivos podrían estar inducidos por factores climáticos que afectan directamente la supervivencia de los individuos (Armitage 1964) o indirectamente por la disponibilidad de alimento en las cercanías de la colonia. El espectro es tan variado que mientras algunas especies que reproducen en latitudes muy altas deben migrar a latitudes más bajas o incluso cruzar el Ecuador para obtener su alimento, otras permanecen en dichas latitudes y tienen sus áreas de invernada en el mar, donde las características físicas y oceanográficas les proveen de una fuente de alimento abundante (Nettleship 1996). Las especies de hábitos costeros por lo general no realizan grandes migraciones sino que se alejan del área de la colonia e incluso algunas permanecen en la colonia todo el año (Hamer *et al.* 2002). El grado de dispersión que presentan las diferentes especies afecta directamente a la dinámica de sus poblaciones a través de la mortalidad de juveniles y adultos, y la posibilidad de intercambio de individuos entre colonias (Weimerskirch 2002). El comportamiento de las aves marinas fuera de la temporada reproductiva es poco conocido debido, principalmente, a la dificultad de realizar un seguimiento de las aves durante su dispersión. Sin embargo, algunos de los aspectos referidos a mortalidad, migración o fidelidad al sitio han sido inferidos a través de estudios a largo plazo basados en la recuperación de individuos anillados durante la etapa reproductiva.

Si bien algunos trabajos sobre el CCN han sugerido que los adultos reproductores permanecen todo el año en la colonia (Siegel-Causey 1986, Punta y Saravia 1993, Libenson 1997 y Punta *et al.* 2003), no existen hasta el momento, estudios que lo hayan corroborado o que describan la fluctuación diaria y estacional de su abundancia, o la fidelidad a la colonia o al nido.

Los objetivos particulares de este capítulo son: a) estudiar la fluctuación estacional de la abundancia del CCN, b) estimar el grado de fidelidad a la colonia y al nido y c) poner a prueba hipótesis que se desprenden de la hipótesis marco planteada en la introducción. Dicha hipótesis propone la idea de la utilización de fuentes de alimento relativamente estables en espacio y tiempo y de baja accesibilidad y/o rendimiento energético, las que estarían determinando el tipo de distribución y la abundancia de las colonias de la especie a lo largo de su rango de distribución en la costa Patagónica (ver Capítulo 1). Relacionadas con la temática de este capítulo, se plantean dos hipótesis secundarias y sus predicciones, en el marco de la hipótesis general anteriormente mencionada:

- 1) La presencia de una fuente de alimento permanente en las cercanías de la colonia condiciona la dispersión post reproductiva del CCN en Punta Loma. Si la existencia y utilización de dicha fuente de alimento es cierta, entonces es razonable pensar que los cormoranes permanezcan todo el año en la colonia o en sus alrededores.
- 2) La presencia y uso de una fuente de alimento permanente y de similares características (en cuanto a tipo de presa, disponibilidad y rendimiento energético) durante todo el año en las cercanías de la colonia condiciona el número de adultos presentes a lo largo del año. Si además de la presencia y uso, la fuente de alimento no presenta variaciones estacionales marcadas, se espera que el número de individuos adultos presentes en la colonia sea similar durante todo el año.

METODOLOGÍA

Fluctuaciones en la abundancia

Diseño de muestreo

Se estudió la fluctuación de la abundancia del CCN en Punta Loma entre octubre de 2001 y septiembre de 2003. Para ello se realizó un total de 89 visitas semanales a la colonia. La frecuencia promedio de visitas fue de 8 ± 3 días. Durante cada visita se contabilizó el número de cormoranes presentes en dos sectores que reunían aproximadamente el 80 % de los nidos de toda la colonia. En todas las ocasiones, los conteos se realizaron desde dos puntos fijos en tierra. Esta estandarización del método de conteo permitió obtener estimaciones de la abundancia en la colonia, fácilmente comparables a lo largo de todo el periodo de estudio. Se realizaron en total 512 conteos (252 durante la temporada 2001-2002 y 260 durante la temporada 2002-2003) (Tabla 1).

En cada visita, los conteos se distribuyeron de acuerdo a la cantidad de horas de luz en los distintos meses del año. Durante los meses de primavera y verano se establecieron siete horarios de conteo por día: crepúsculo matutino, 7:00, 10:00, 13:00, 16:00, 19:00 h. y crepúsculo vespertino. En otoño e invierno se realizaron cinco conteos por día: crepúsculo matutino, 10:00, 13:00, 16:00 h. y crepúsculo vespertino (Tabla 1). En cada uno de ellos se distinguió el número de adultos, juveniles e individuos recientemente independizados, todos claramente diferenciados por su fisonomía y plumaje (Johnsgard 1993). Los clasificados como “individuos recientemente independizados” son pichones que abandonaron el nido en la última temporada reproductiva (aunque los adultos continúan alimentándolos en las playas cercanas a la colonia durante unos meses más (ver Capítulo 3)). Estos se diferencian fácilmente de los juveniles nacidos en temporadas anteriores por su plumaje: los independizados son

negros inicialmente, luego marrones y con presencia de pequeñas manchas blancas en el vientre. Los juveniles son negros, con la parte superior del pecho marrón y el vientre blanco, negrusco o una mezcla de estos dos colores (Johnsgard 1993). Los individuos adultos se identificaron por su plumaje típico sin diferenciar si se encontraban en un nido o en la periferia de la colonia.

Hora	2001-2002				2002-2003				Total
	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	Primavera	Verano	Otoño	Invierno	
CM	9	10	13	8	11	13	12	8	84
7	10	9			11	8			38
10	9	11	13	8	11	11	12	8	83
13	19	11	13	7	11	13	12	9	95
16	10	11	13	8	11	13	12	9	87
19	10	10			9	12			41
CV	9	11	13	7	10	13	12	9	84
Total	76	73	65	38	74	83	60	43	512

Tabla 1: Número de conteos realizados por hora del día y estación del año durante dos años completos.

CM: crepúsculo matutino. CV: crepúsculo vespertino

A partir de abril del año 2002 y hasta septiembre de 2003 (n = 64 visitas) también se registró el número de individuos en un sitio de descanso cercano al sector donde se hallan los nidos, dentro del área de Punta Loma, donde principalmente se reúnen los juveniles e independizados. Todas las observaciones se realizaron con prismáticos 12 x 50 y un telescopio 25 X.

Análisis de datos

Variación mensual de la abundancia

Los valores de los conteos simultáneos registrados en los dos sectores de la colonia fueron sumados para obtener el número total de individuos adultos presentes en

el área estudiada en cada horario de conteo. Se utilizó el promedio mensual de los máximos valores diarios (aquella hora del día con el mayor número de individuos) como un estimador de la abundancia. La significación estadística de las fluctuaciones mensuales observadas en la abundancia fue puesta a prueba mediante la Prueba de Rachas de una sola muestra (Siegel y Castellan 1988), que mide el grado de dependencia entre muestras sucesivas. La variación mensual de la abundancia relativa según distintas clases de edad (adultos, juveniles e independizados) se describió mediante métodos gráficos.

Variación diaria de la abundancia

En cada estación del año se calculó la abundancia promedio de individuos adultos para cada horario de conteo y se describió el patrón de fluctuación diaria de manera gráfica. Las comparaciones entre estaciones del año se realizaron mediante la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis, debido a que no se cumplieron los supuestos del Anova. Tanto para la variación diaria de la abundancia como para la variación mensual, los resultados se expresan como valores promedios con sus correspondientes desvíos estándar.

Fidelidad a la colonia y al sitio de nidificación

Entre diciembre de 2001 y junio de 2003 se capturaron y anillaron un total de 37 individuos adultos, tanto durante temporadas reproductivas como no reproductivas. (Tabla 2). Todas las aves fueron capturadas en sus nidos en las temporadas reproductivas y en sectores utilizados previamente para nidificar, durante las temporadas no reproductivas. Cada individuo se identificó con un anillo metálico

(National Band and Tag, Inc., USA) en el tarso derecho y uno plástico de color (Pro-Touch Engraving, Inc., Canada) en el tarso izquierdo. Para los primeros se utilizó un código individual de letras y números, mientras que para los últimos, tres letras en colores contrastantes con el resto del anillo de manera de facilitar la identificación de las aves a distancia (Figura 1).

Temporada	Año	Individuos	Parejas
Reproductiva	2001	15	3
	2002	12	3
No reproductiva	2002	5	
	2003	5	
Total		37	6

Tabla 2: Número de individuos anillados en Punta Loma entre diciembre de 2001 y junio de 2003.



Figura 1: Pareja de CCN identificada con anillos plásticos y metálicos.

En cada temporada reproductiva se fotografiaron los distintos sectores de la colonia, de manera de individualizar cada nido y evaluar la fidelidad de los individuos a los mismos. En cada visita semanal entre diciembre de 2001 y octubre de 2003 se registró la presencia de los individuos anillados en la colonia, indicándose el nido que utilizaban. La identidad de los individuos anillados se determinó leyendo los anillos de colores con binoculares 12 x 50 y un telescopio 25 X.

RESULTADOS

Variación mensual de la abundancia

Los CCN adultos estuvieron presentes en la colonia de Punta Loma durante todo el año. Su abundancia fue relativamente poco variable y no se encontraron tendencias estacionales estadísticamente significativas en ninguna de las dos temporadas de estudio (Prueba de Rachas, $p > 0,05$). En la primer temporada, la menor abundancia se observó

en el mes de agosto (264 ± 3 individuos) y el valor máximo en marzo (335 ± 12 individuos). En la temporada 2002-2003 la abundancia osciló entre 273 ± 9 individuos en febrero y 332 ± 20 individuos en septiembre (Figura 2).

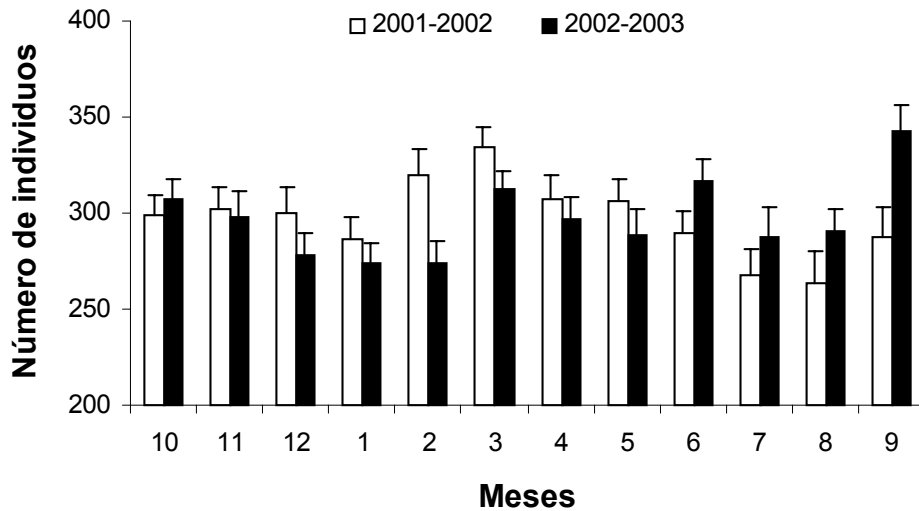


Figura 2: Variación mensual de la abundancia de cormoranes cuello negro en la colonia de Punta Loma durante dos años completos. Para cada mes, se presenta el promedio (\pm ds) de los máximos diarios (número de adultos) registrados (ver texto).

Aunque los individuos adultos dominaron ampliamente en términos de abundancia a lo largo de todo el año (70 – 90 % del total), en todos los meses se registró la presencia de juveniles e independizados. La proporción de adultos, juveniles e independizados presentes en la colonia varió a lo largo del año (Figura 3). Así, los individuos recientemente independizados estuvieron en mayor proporción durante los últimos meses del verano (febrero - marzo, aproximadamente 10 % de la abundancia total) y disminuyeron entre agosto y diciembre. Por su parte, los juveniles presentaron un patrón de presencia diferente al de los independizados, observándose un aumento en su proporción a partir de agosto, con valores máximos entre diciembre y febrero (30 % de la abundancia general) y mínimos en los meses de otoño.

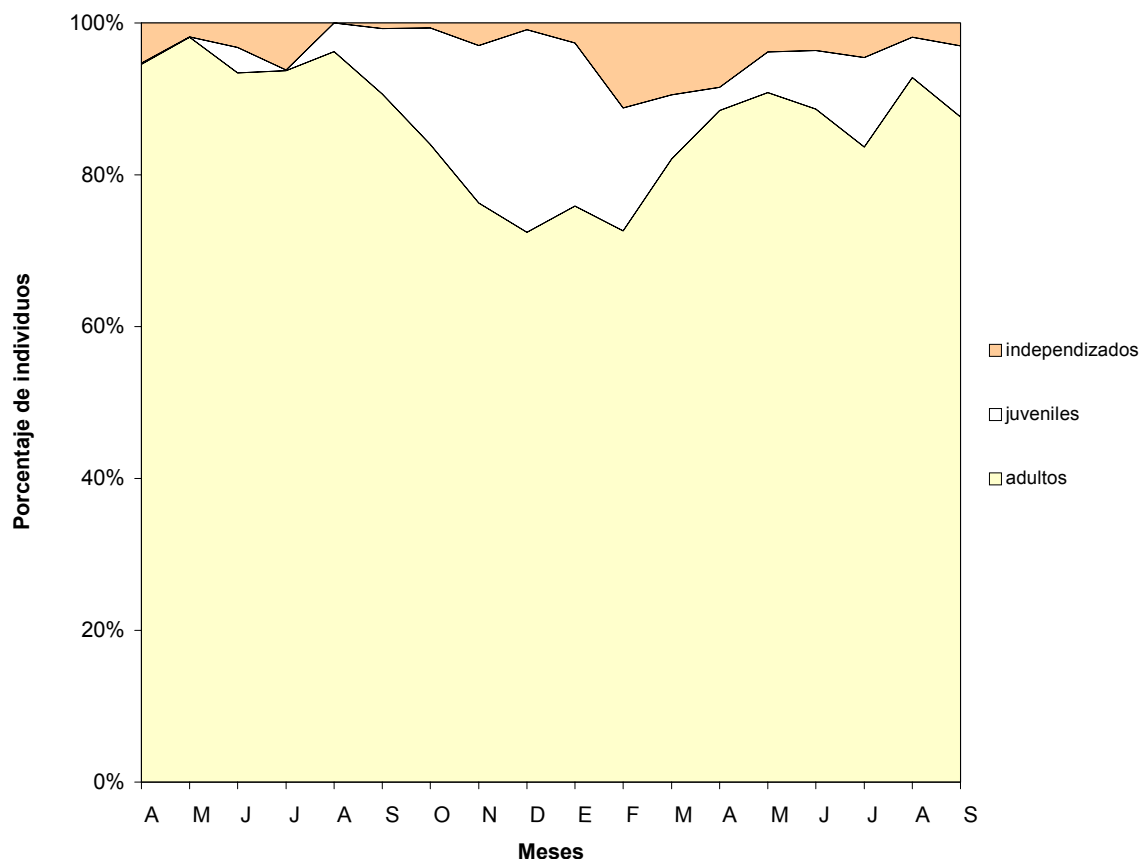


Figura 3: Variación mensual del porcentaje de adultos, juveniles e independizados presentes en la colonia de Punta Loma a lo largo del año. Estos datos corresponden a la temporada 2002-2003 (ver texto).

Variación diaria de la abundancia

La fluctuación diaria de la abundancia presentó un patrón similar en otoño, invierno, primavera y verano. En los cuatro casos, el mayor número de aves adultas se observó antes del amanecer (crepúsculo matutino), disminuyó hacia el mediodía y primeras horas de la tarde y alcanzó nuevamente valores máximos luego del atardecer (crepúsculo vespertino) (Figura 4). Para todas las temporadas, el mediodía (13 h.) fue el momento de menor abundancia, aunque el número de aves presentes en la colonia en ese bloque horario fue diferente entre las distintas estaciones del año, tanto para el periodo 2001-2002 ($H_{(3, 41)} = 26,6, p < 0,05$), como para el 2002-2003,

(Kruskal Wallis, $H_{(3, 45)} = 18,3$, $p < 0,05$). Así, la menor abundancia durante el mediodía, se encontró en el otoño, encontrándose diferencias significativas con la primavera (ambos años) y el invierno (2002-03) pero no con el verano (Comparaciones Múltiples de Dunn, $p < 0,05$).

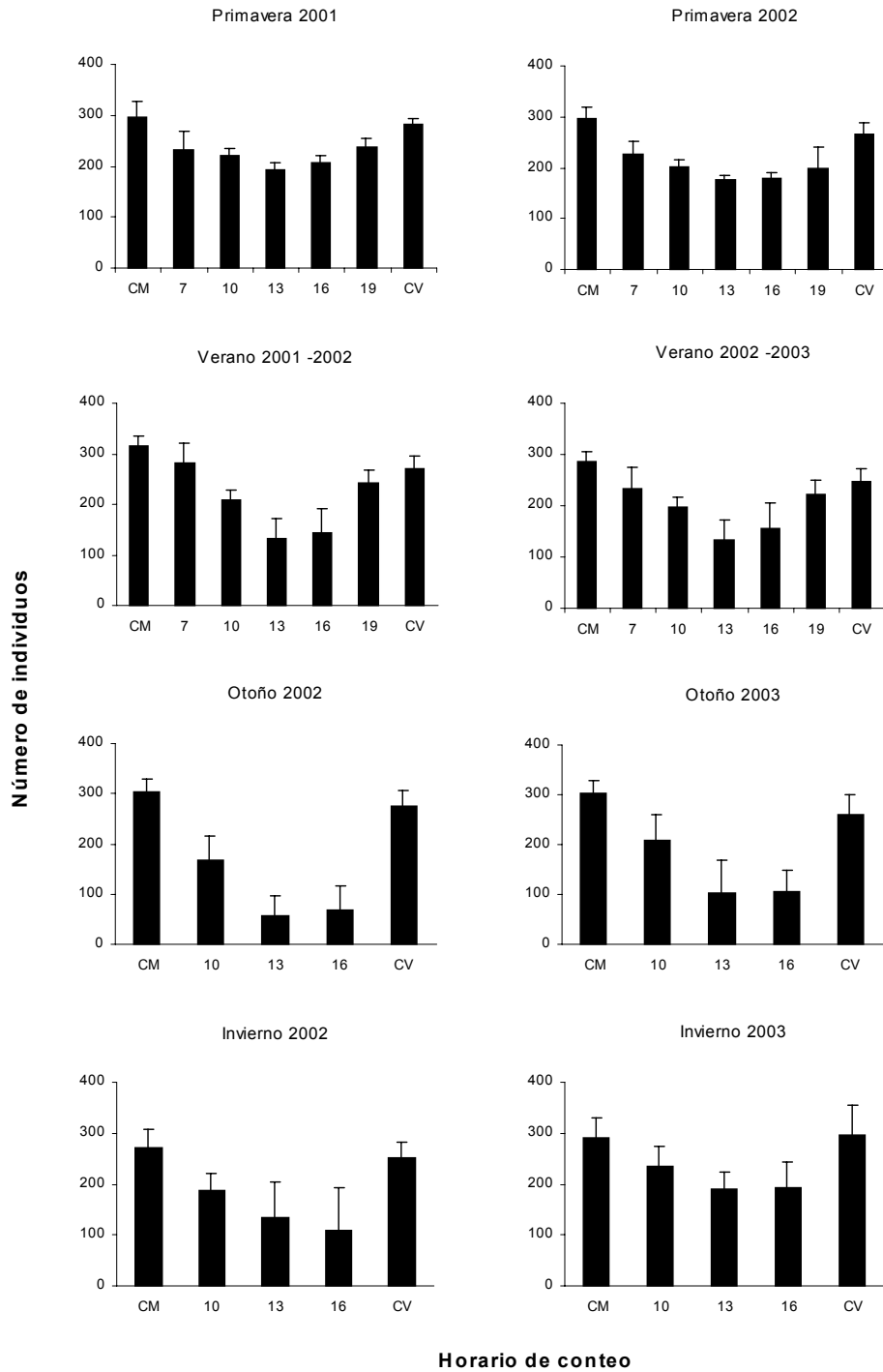


Figura 4: Variación diaria de la abundancia en las distintas estaciones del año. Se presentan los valores promedio (con sus desvíos estándar) del número de individuos adultos registrados en los distintos horarios en primavera, verano, otoño e invierno. (CM: crepúsculo matutino, CV: crepúsculo vespertino).

Fidelidad a la colonia y al sitio de nidificación

Los CCN presentaron una alta fidelidad a la colonia. El 87 % de los individuos anillados fue visto en la colonia durante todas las temporadas posteriores al evento de anillado (tanto reproductivas como no reproductivas), el 8 % fue observado sólo en algunas temporadas y el 5 % no fue registrado nunca. Todos los individuos anillados en época reproductiva ($n = 27$) fueron vistos en la colonia tanto durante las temporadas reproductivas siguientes como durante las no reproductivas. Sin embargo, entre el 40 y 60 % de los individuos anillados en las temporadas no reproductivas ($n = 10$) fue registrado en las temporadas siguientes (reproductivas y no reproductivas) (Tabla 4). Sin embargo, tres de los cinco adultos anillados en la temporada no reproductiva 2002, que no fueron vistos durante la temporada reproductiva siguiente (2002), fueron finalmente observados nidificando en la temporada 2003 en el mismo sector donde habían sido capturados durante el invierno de 2002. Dadas las características de la colonia y la metodología de seguimiento de nidos resulta imposible no registrar la presencia de aves anilladas si éstas están presentes.

La fidelidad al nido fue extremadamente alta. El 82 % de los individuos anillados reprodujo en el mismo nido en todas las temporadas siguientes y solo el 5 % utilizó dos nidos diferentes. El 13 % de los individuos no fue registrado en temporadas reproductivas sucesivas, por lo cual no fue posible estimar su fidelidad al nido. El 93 y 96 % de los individuos anillados que reprodujeron durante el año 2001 y 2002 mantuvo su nido en la temporada reproductiva siguiente (Tabla 5). Solo dos individuos cambiaron de nido. El bajo número de parejas anilladas ($n = 6$, tres parejas en cada temporada (Tabla 2)) no permitió una estimación adecuada de la tasa de fidelidad a la pareja. Sin embargo, los datos sugieren una tasa de divorcio del orden del 33 % anual, dado que existió un caso de divorcio en cada año. En todos los casos, las parejas

anilladas permanecieron en el mismo nido durante la época no reproductiva siguiente y realizaron el cambio a principios de la temporada reproductiva posterior al anillado. En los dos casos de divorcio, un miembro de la pareja permaneció en el nido original. Por otro lado, la fidelidad al nido fue también alta durante la etapa no reproductiva. Así, el 100 % de los individuos anillados que se registraron reproduciendo en los años 2001 y 2002 mantuvo los mismos nidos durante las temporadas no reproductivas siguientes (Tabla 5).

R2001	NR 2002	R 2002	NR 2003	R 2003
<i>15A</i>	100	100	100	100
	<i>5A</i>	40	40	100
		<i>12A</i>	100	100
			<i>5A</i>	60

Tabla 4: Número de adultos anillados (en itálica) y porcentaje de recapturas en la colonia a lo largo de todo el período de estudio. A: indica el número de individuos nuevos anillados en cada temporada, NR: temporada no reproductiva, R: temporada reproductiva.

% fidelidad al nido					
Temporada	Anillados	NR 2002	R 2002	NR 2003	R 2003
R 2001	15	100	93		
R 2002	29			100	96

Tabla 5: Número de adultos anillados que reprodujeron en cada temporada y porcentaje de recapturas en el nido a lo largo de todo el período de estudio. R: temporada reproductiva. NR: temporada no reproductiva

DISCUSIÓN

Los resultados de este estudio indican que los cormoranes se encuentran presentes todo el año en la colonia de Punta Loma y que no existen variaciones estacionales en su abundancia. No solo los individuos adultos permanecen en la colonia todo el año, sino que también hay una presencia importante de juveniles y pichones recientemente independizados. La fluctuación diaria de la abundancia presentó un patrón similar en otoño, invierno, primavera y verano. El mayor número de aves se observó durante el amanecer, disminuyó hacia el mediodía y alcanzó nuevamente máximos hacia el atardecer. El seguimiento de individuos anillados sugiere fuertemente que los individuos presentan alta fidelidad a la colonia y al nido, aun durante la época no reproductiva. Las observaciones previas de Siegel-Causey (1986), Punta y Saravia (1993), Libenson (1997) y Punta *et al.* (2003) sugerían que los adultos no experimentan una dispersión post reproductiva. Este trabajo lo confirma a través de la cuantificación del número de individuos en una colonia, de manera sistemática y durante más de una temporada de estudio.

A partir de los resultados obtenidos mediante los conteos semanales en Punta Loma no se detectó ninguna tendencia a un aumento o disminución de la abundancia de individuos adultos en ciertos periodos del año. Sin embargo, la abundancia no fue constante para todo los meses y se observaron pequeñas fluctuaciones a lo largo del año. Dado que el tiempo que los cormoranes invierten en alimentarse se ve afectado por los requerimientos energéticos en los distintos periodos del año (Grémillet *et al.* 1995), es usual que los individuos retrasen o adelanten su salida de la colonia para alimentarse en el mar. Puesto que la abundancia mensual se estimó a partir de los máximos valores diarios, encontrados generalmente durante el crepúsculo matutino (previo a la salida al

mar de las aves), las diferencias observadas podrían ser resultado del adelanto o retraso en la hora en la que se inician las salidas de alimentación. Incluso, en determinados momentos del año (particularmente en primavera y verano), fueron observados individuos abandonando la colonia antes de que hubiera luz suficiente como para realizar los conteos. Por otra parte, mientras que durante el período reproductivo, solo un miembro de la pareja puede iniciar las salidas de alimentación mientras que el otro se queda en el nido al cuidado de huevos y/o pichones, durante la etapa no reproductiva, ambos miembros de la pareja pueden abandonar simultáneamente la colonia, disminuyendo sustancialmente el número de aves presentes en el área de nidificación.

La presencia conjunta en la colonia de adultos, juveniles y pichones recientemente independizados durante todo el año en la colonia también fue observada en colonias del golfo San Jorge (Punta y Saravia 1993, Libenson 1997). Al igual que en este estudio, en la colonia del puerto de Comodoro Rivadavia, Libenson encontró una mayor proporción de juveniles entre los meses de agosto y enero. Las causas del aumento de juveniles observado a partir de agosto, junto con la disminución en la proporción de pichones recientemente independizados son difíciles de determinar. Sin embargo, dicho cambio, podría ser atribuible a una mala identificación de las dos clases de edad (para ese momento, el plumaje de los pichones independizados los hace indistinguibles de los juveniles mayores a un año (Johnsgard 1993)) y/o a una alta mortalidad y dispersión de los pichones en su primer año de vida, tal lo observado en otras especies de aves marinas (Weimerskirch 2002).

La baja abundancia relativa de juveniles entre abril y julio sugiere una dispersión de los mismos durante dicho período. El aumento en la abundancia de esta clase de edad durante la época reproductiva, podría estar relacionada con un comportamiento de “prospección” por parte de los juveniles, generalmente asociado a una reproducción

exitosa en temporadas futuras (Schjorring *et al.* 1999). Esto es de particular importancia en especies de vida larga, que nidifican en sitios cuya calidad es predecible de un año a otro, pero donde los sitios de muy buena calidad son escasos como es el caso de los cormoranes que nidifican en acantilados (Forbes y Kaiser 1994).

A pesar de que el número máximo de adultos se mantiene relativamente constante para todos los meses del año, el patrón diario de ocupación de la colonia cambia en las diferentes estaciones. Tanto en verano y primavera, como en invierno y otoño, el mayor número de individuos se concentró al amanecer y al atardecer, sugiriendo que los individuos permanecen por la noche en la colonia (aunque hay evidencias de movimientos nocturnos durante la época no reproductiva que se describirán en el Capítulo 5). Sin embargo, en los dos años de estudio, el número de individuos en el momento de menor abundancia (mediodía) fue menor en otoño que en primavera. Esto, claramente responde a que durante la primavera (época reproductiva) las parejas alternan periodos de alimentación con periodos de cuidado del nido (Quintana 1999, 2001; Quintana *et al.* 2002, ver Capítulo 5), por lo que en todo momento queda al menos un miembro de la pareja en el sitio de nidificación. Durante el otoño, único periodo del año en el que los cormoranes no realizan actividades relacionadas con la reproducción (no están obligados a permanecer en el nido para su defensa, no realizan viajes en busca de algas para acondicionarlo ni efectúan cortejos, ver Capítulo 3), ambos miembros de la pareja abandonan el nido luego del amanecer. Por lo tanto, la abundancia de cormoranes en la colonia durante las horas de luz es muy baja, disminuye hacia el mediodía y aumenta nuevamente al atardecer. Por otra parte, dada la menor cantidad de horas de luz en el otoño respecto de la primavera, es posible que durante el otoño, los individuos se ausenten de la colonia por períodos más prolongados de manera de maximizar el menor tiempo disponible (horas luz) para

alimentarse en el mar (ver Capítulo 5). Las diferencias entre el invierno o el verano con la primavera no son tan marcadas como las del otoño ya que durante esos meses los cormoranes realizan algunas actividades relacionadas con la reproducción (cortejo, armado de nidos, o alimentación de pichones) (ver Capítulo 3). Así, el tiempo que pasan en la colonia, si bien no es tan prolongado como el que pasan durante la primavera (reproducción) es superior al del otoño, donde prácticamente no llevan a cabo ninguna actividad relacionada con la reproducción (ver Capítulo 3).

El alto porcentaje de individuos anillados que permaneció en la colonia en cada temporada sugiere un elevado grado de fidelidad a la misma por parte del CCN. La presencia durante todo el año de los individuos anillados apoya la idea de una baja o nula tasa de dispersión luego de la temporada reproductiva y sugiere la presencia de los mismos individuos a lo largo del año. Sin embargo, algunos adultos no reproductores pueden también estar presentes en el área solo durante la etapa no reproductiva, realizando prospecciones de la colonia como se mencionó arriba. Así lo sugiere el hecho de que cinco individuos anillados en temporadas no reproductivas no estuvieron presentes en la temporada reproductiva posterior a la captura, aunque tres de ellos fueron registrados nidificando durante la última temporada del estudio. La fidelidad al nido entre temporadas reproductivas sucesivas fue extremadamente alta (93 y 96 %). También fue muy alta la fidelidad al nido durante la etapa no reproductiva posterior (100 %). Estos resultados sugieren que los CCN que se quedan todo el año en la colonia de Punta Loma, utilizan, durante el invierno, el mismo sitio que ocupan durante el período reproductivo. Si bien los resultados obtenidos son contundentes en términos de porcentaje de animales anillados recuperados, las conclusiones sobre la fidelidad a la colonia o al nido de la especie adquieren carácter preliminar y deben ser considerados con precaución ya que provienen de un número bajo de animales marcados. En este

sentido, es necesario un mayor esfuerzo de anillado en adultos y pichones en esta y otras colonias, que permitiría analizar profundamente tanto aspectos relacionados con la fidelidad como aquellos referidos a la dinámica poblacional.

La fidelidad al nido del CCN en Punta Loma resultó ser sumamente alta en comparación con lo encontrado en otras especies de cormoranes. El Cormorán Moñudo (*Phalacrocorax aristotelis*) presentó una alta fidelidad a la colonia y solo un 60 % de fidelidad al nido en las Islas Cíes (Velando y Freire 2002). Aebischer y colaboradores (1995) encontraron resultados similares en la misma especie reproduciendo en la Isla de May (Escocia). La fidelidad al nido parece estar relacionada con una combinación de factores tales como: la calidad del nido, el éxito reproductivo del año previo en un nido dado, la habilidad de la hembra para reconocer al macho y la sincronía entre ambos miembros de la pareja para llegar a la colonia (Aebischer *et al.* 1995). En el caso del CCN, que permanece todo el año en la colonia, el vínculo entre ambos miembros de la pareja podría verse robustecido y las dos últimas variables mencionadas no jugarían un rol tan importante en la determinación de la fidelidad al nido. Por otro lado, el Cormorán Moñudo nidifica sobre sustratos horizontales o de escasa pendiente, mientras que el CCN lo hace en acantilados, donde suele haber mayor variabilidad en cuanto a la cantidad y calidad de sitios aptos para la nidificación (Forbes y Kaiser 1994). En estas circunstancias es de esperar que las especies que utilizan este tipo de ambientes para nidificar lleven a cabo una defensa más activa del nido, realicen menos intercambios y en consecuencia, presenten mayores tasas de fidelidad al nido (Johnsgard 1993).

A diferencia del CCN, otras especies de cormoranes tales como el Cormorán Sargento (*Phalacrocorax penicillatus*) en California y el Cormorán Mancón (*Phalacrocorax harrisi*) en las islas Galápagos, presentan una baja fidelidad a la colonia, una variada tasa de fidelidad al nido y una muy baja fidelidad a la pareja

(Harris 1979, Boekelheide y Ainley 1989). Estos hechos han sido relacionados con la existencia de características ambientales marinas extremadamente variables entre años, dependientes de la corriente de California en el primer caso y los efectos de la corriente del Niño en el segundo. A diferencia de estos casos, la alta fidelidad a la colonia y al nido encontrada para el CCN podría constituir una evidencia más acerca de la idea de estabilidad espacio-temporal del sistema del cual dependen para su alimentación (ver Switzer 1993). Al igual que el CCN, la mayoría de las especies endémicas de cormoranes también son sedentarias y muchas de ellas dependen de recursos costeros (Johnsgard 1993). Dado que las características de las fuentes de alimento (accesibilidad, localización, predictibilidad, etc.) constituyen uno de los principales factores responsables del grado de dispersión post reproductiva, el comportamiento sedentario de estas especies podría estar relacionado con la utilización de recursos costeros cercanos a las colonias, de fácil accesibilidad y alta predictibilidad en espacio y tiempo. En la costa patagónica de Argentina, la única otra especie de cormorán que permanece en la colonia a lo largo de todo el año, es el Cormorán Gris (*Phalacrocorax gaimardi*) (Siegel-Causey 1987, E. Frere com. pers.). Al igual que el CCN, esta especie se alimenta en áreas de baja profundidad, cercanas a la colonia, y presenta un comportamiento de alimentación y buceo similar (Frere *et al.* 2002, 2005; Gandini *et al.* 2005).

Finalmente, las dos hipótesis secundarias planteadas para este capítulo predecían la permanencia de los cormoranes en la colonia durante todo el año y una muy baja fluctuación de la abundancia a lo largo del año. Los resultados obtenidos soportan claramente las predicciones anteriores y constituyen una evidencia a favor de la hipótesis marco planteada.

BIBLIOGRAFÍA

- Aebischer, N. J., Potts, G. R. y Coulson, J. C. 1995. Site and mate fidelity of Shags *Phalacrocorax aristotelis* at two British colonies. *Ibis* 137:19-28.
- Armitage, T. S. 1964. The effects of birds of the winter 1962-1963. *Naturalist* 889: 49-52.
- Ashmole, N. P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103: 458-473.
- Boekelheide, R. J. y Ainley, D. G. 1989. Age, resource availability and breeding effort in Brandt's Cormorant. *The Auk* 106: 389-401.
- Frere, E., Quintana, F., Gandini, P. 2002. Diving behavior of the red-legged cormorant in southeastern Patagonia, Argentina. *Condor* 104: 440-444
- Frere, E., Quintana, F. y Gandini, P. 2005. Cormoranes de la costa patagónica: estado poblacional, ecología y conservación. *Hornero* 20: 35-52.
- Forbes, L. S. y Kaiser, G. W. 1994. Habitat choice in breeding seabirds: when to cross the information barrier. *Oikos* 70: 377-384.
- Gandini, P., Frere, E. and Quintana, F. 2005. Feeding performance and foraging areas of the Red-Legged Cormorant. *Waterbirds* 28 (1): 41-45.
- Gaston, A. J. y Nettleship, D. N. 1982. Factors determining seasonal changes in attendance at colonies of the Thick-billed Murre *Uria lomvia*. *Auk* 99: 468-473.
- Gremillet, D., Schmid, D. y Culik, B. 1995. Energy requirements of breeding great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Marine Ecology Progress Series* 121: 1-9.
- Hamer, K. C., Schreiber, E. A. y Burger, J. 2002. Breeding biology, life histories, and

- life-history environment interactions in seabirds. En: Biology of marine birds. E. A. Schreiber, y J. Burger, (Editores). Pp:217-262. CRC Press. Florida.
- Harris, M. P. 1979. Population dynamics of the Flightless Cormorant *Nannopterum harrisi*. Ibis 121:135-146.
- Johnsgard, P. A. 1993. Cormorants, darters and pelicans of the world. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Lack, D. 1966. Population Studies of Birds. Oxford University Press, Oxford
- Libenson, L. 1997. Aspectos de la biología reproductiva de *Phalacrocorax magellanicus* y *P. albiventer* en el Puerto de Comodoro Rivadavia (Chubut: Argentina). Neotrópica 43 (109-110): 73-77.
- Nettleship, D. N. 1996. Family Alcidae (Auks). En Handbook of Birds of the world. J. Del Hoyo, A. Elliot, y J. Sargatal (Editores). Pp. 678-722. Lynx Ediciones, Barcelona.
- Newton, I. 1980. The role of food in limiting bird numbers. Ardea 68: 11-30
- Potts, G. R., Coulson, J. C. y Deans, I. R. 1980. Population dynamics and breeding success of the shag *Phalacrocorax aristotelis* on the Frarne Islands, Northumbreland. Journal of Animal Ecology 49:465-484.
- Punta, G. y Saravia, J. 1993. Distribución, abundancia y aspectos de la biología reproductiva del Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*) en la provincia del Chubut, Argentina. Hornero 13: 295-298
- Punta, G. E., Saravia, J. R. C. y Yorio, P. M. 1993. The diet and foraging behavior of two patagonian cormorants. Marine Ornithology 21: 27-36.
- Punta, G., Yorio, P., Herrera, G. y Saravia, J. 2003. Biología reproductiva de los

- Cormoranes Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) y Cuello Negro (*P. magellanicus*) en el golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *Hornero* 18 (2): 103-111.
- Quintana, F. 1999. Diving behavior of Rock Shags at a Patagonian colony of Argentina. *Waterbirds* 22: 446-447
- Quintana, F. 2001. Foraging behaviour and feeding locations of Rock shags *Phalacrocorax magellanicus* from a colony in Patagonia, Argentina. *Ibis* 143: 547-553.
- Quintana, F., Morelli, F. y Benedetti, Y. 2002. Buceo eficiente en aguas poco profundas: comportamiento de buceo y patrón de alimentación del Cormorán Cuello Negro *Phalacrocorax magellanicus*, en dos colonias de la costa patagónica. *Ecología Austral* 12: 19-28.
- Schreiber, E.A. y Burger, J. 2002. Seabirds in the marine environment. En: *Biology of marine birds*. E. A. Schreiber, y J. Burguer (Editores). Pp 1-17. CRC Press. Florida.
- Schjorring, S., Gregersen, J., Bregnballe, T. 1999. Prospecting enhances breeding success of first-time breeders in the great cormorant, *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Animal behaviour* 57: 647-654.
- Siegel, S. y Castellán, N. J. 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. 2nd. Ed. Mc. Graw Hill, Singapore.
- Siegel-Causey, D. 1986. Behaviour and affinities of the Magellanic Cormorant. *Notornis* 33: 249-257.
- Siegel-Causey, D. 1987. Behaviour of the Red-footed Cormorant (*Phalacrocorax gaimardi*). *Notornis* 34: 1-9.
- Switzer, P.V. 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evolutionary*

Ecology 7: 533-555.

Velando, A. y Freire, J. 2002. Population modelling of European Shags (*Phalacrocorax aristotelis*) at their southern limit: conservation implications. Biological Conservation 107: 59-69.

Wynne-Edwards, V. C. 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour. Oliver y Boyd, Edinburgh.

Weimerskirch, H. 2002. Seabird demography and its relationship with the marine environment. En: Biology of marine birds. E. A. Schreiber, y J. Burger (Editores). Pp 115-137. CRC Press. Florida.

CAPÍTULO 3

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DEL CORMORÁN CUELLO NEGRO EN PUNTA LOMA

INTRODUCCIÓN

Supervivencia, éxito reproductivo y eficacia biológica

Las aves marinas poseen características de historias de vida que las diferencian marcadamente del resto de las aves: tamaño de nidada pequeño, madurez reproductiva retardada, lento crecimiento de pichones y baja mortalidad de los adultos son algunas de ellas (Schreiber y Burger 2002) (ver Capítulo 1). Además, casi todas las especies de aves marinas reproducen en colonias y se alimentan en el mar, a veces muy lejos de sus sitios de nidificación y de fuentes que en general son temporal y espacialmente impredecibles (Schreiber y Burger 2002). Estos recursos son muchas veces limitados, por lo tanto la reproducción es costosa y puede afectar la probabilidad de supervivencia de los adultos hasta la siguiente temporada reproductiva (Weimerskirch 2002). Por este motivo, los individuos adultos se hallan constantemente en una situación de compromiso entre la reproducción presente y futura.

La hipótesis de Lack (1968) sugiere que los distintos parámetros que caracterizan la reproducción de las aves, como la fecha de puesta, el tamaño de nidada, la tasa de crecimiento de los pichones o la duración del periodo reproductivo evolucionaron de manera tal que los individuos produzcan a lo largo de su vida el mayor número de crías posibles que alcancen la edad reproductiva. Así, la baja tasa

reproductiva pudo haber evolucionado como una limitación dada por la cantidad de alimento que los padres pueden brindar a sus pichones, ya que los costos de obtener la comida en el mar (especialmente en especies pelágicas) son muy altos (Lack 1968). Por otro lado, dado que las aves marinas tienen una alta tasa de supervivencia, en términos de eficacia biológica o “fitness”, resultaría adaptativo criar nidadas pequeñas independientemente de cualquier limitación en la tasa de alimentación de los pichones (Hamer *et al.* 2002). En términos generales, al reducir la inversión en la reproducción, se reduce la mortalidad asociada a ésta y se preserva la posibilidad de tener una vida más larga. Sin embargo, dentro del grupo de las aves marinas, existe una amplia gama de estrategias en cuanto a cómo las diferentes especies invierten energía en la supervivencia y la reproducción, lo que seguramente constituye una respuesta adaptativa a las condiciones del medio marino, a las técnicas de captura de alimento y la dieta (Weimerskirch 2002). Además, dentro de una misma especie y en una colonia dada, el éxito reproductivo puede variar considerablemente entre años, de acuerdo a las características y disponibilidad de las fuentes de alimento (Anderson *et al.* 1982, Coulson y Thomas 1985, Safina *et al.* 1988, Monahan *et al.* 1992).

Sincronía y “timing” reproductivo en relación a las características de las fuentes de alimento

Las aves marinas generalmente sincronizan su reproducción con el momento donde las condiciones ambientales son óptimas y la abundancia de presas es máxima, de manera de maximizar su éxito reproductivo (Lack 1967, Gochfeld 1980, Schreiber 2002). Sin embargo, la competencia por el alimento puede ser alta cuando los pichones de una colonia nacen de manera sincrónica. Por lo tanto, a menos que exista algún otro tipo de ventaja (Ej. social (Emlen y Demong 1975)), en aquellas situaciones donde el

alimento está disponible de manera permanente podrían esperarse temporadas reproductivas más laxas, en las que la puesta de huevos se realice durante un periodo más prolongado y disminuya la superposición temporal de nidos en el mismo estadio reproductivo (Gochfeld 1980). En zonas templadas y polares, donde hay una estacionalidad marcada, es común que las aves que inician la reproducción hacia el final de la temporada tengan puestas de menor tamaño, o menor éxito de eclosión o reproductivo que aquellas que se reproducen en forma temprana (Perrins 1970, Svensson 1997, Nilsson 1994, Moreno 1998). Varios estudios han encontrado evidencias de este hecho en especies de los cuatro órdenes de aves marinas (Boersma y Ryder 1983, Ollason y Dunnet 1988, Wanless y Harris 1988, Moreno *et al.* 1997). Hay distintas hipótesis que tratan de explicar este patrón (ver revisión en Moreno 1998). Una de ellas propone que existen cambios en la disponibilidad de alimento durante la época reproductiva, por lo que las parejas que reproducen hacia el final de la temporada (luego del momento de máxima abundancia de presas) tienen un menor éxito reproductivo (Lack 1968, Perrins 1970, Martin 1987). De acuerdo a esto, es de esperar que en ambientes con fuentes de alimento más estables y predecibles, el período reproductivo sea más prolongado y que no existan grandes diferencias en cuanto al éxito reproductivo relacionadas con la fecha de puesta (Gochfeld 1980). Ejemplos de esto son las aves de ambientes tropicales, que pueden reproducir durante gran parte del año, como el Pingüino de Humboldt, *Spheniscus humboldti*, en el norte de Perú (Simeone *et al.* 2002) o el Cormorán Grande, *Phalacrocorax carbo*, en Australia (Ashmole 1971).

Reposición de la nidada

Dado que la reproducción implica un costo energético muy alto, las aves que pierden su nidada se encuentran frente a una situación de compromiso entre los costos y

beneficios de volver a reproducir en esa misma temporada y los de asegurarse su supervivencia y reproducción futura (Williams 1966, Wendeln *et al.* 2000). A pesar de los riesgos que podría implicar, la reposición de la nidada es un evento que se observa en varios grupos de aves luego de la pérdida de huevos o pichones y puede representar un porcentaje considerable de su productividad anual (Martin *et al.* 1989, Keegan y Crawford 1993, Thompson *et al.* 2001).

En las aves marinas, la reposición es interpretada como una respuesta a eventos impredecibles que causan la pérdida de la nidada, tales como grandes temporales y/o inundaciones (Parsons 1975, White *et al.* 1976, Storey 1987, Brown y Morris 1996) o predación extrema (Nisbet y Welton 1984, Massey y Fancher 1989). El estudio del comportamiento de reposición de la nidada ha aportado a la comprensión de la evolución de las historias de vida, ya que está directamente relacionado tanto con factores últimos como el riesgo de predación o el costo de reproducir al final de la temporada cuando la disponibilidad de alimento suele ser menor (Milonoff 1989, Arnold 1993), como con factores próximos como el estado nutricional de la hembra o su capacidad para brindar alimento a los pichones (Wendeln *et al.* 2000). La edad de la nidada al momento de la pérdida (Parsons 1975, 1976; Wooller 1980), la disponibilidad de alimento (Pierotti y Bellrose 1986) y la edad o experiencia de los padres (Woller 1980, Hipfner y Gaston 1999) son algunos de los factores que influyen sobre la “decisión” de reponer la nidada. Para el grupo de los cormoranes, la reposición de la nidada podría no constituir un hecho aislado ya que la puesta no representa un costo energético alto debido al pequeño tamaño de los huevos en relación a la masa de los adultos (Johnsgard 1993). Sin embargo, unos pocos casos de reposición de nidada, han sido registrados dentro de este grupo: en el Cormorán Orejudo, *Phalacrocorax auritus*,

(Van Tets 1959), en el Cormorán Sargento, *P. Penicillatus*, (Boekelheide y Ainley 1989) y en el Cormorán Moñudo, *P. Aristotelis*, (Grau 1996).

Objetivos e hipótesis de trabajo

Si bien el CCN es una especie ampliamente distribuida, desde los 42° S en la costa Atlántica de Argentina hasta los 37° S en Chile (Harrison 1985, Johnsgard 1993), solo se conocen unos pocos estudios sobre su biología reproductiva en algunas colonias de la provincia de Chubut. Mientras que algunos trabajos describen particularmente las características de los sitios de nidificación (Murphy 1936, Johnson 1965 y Punta *et al.* 2003a, otros detallan algunos aspectos de su ciclo reproductivo tales como: periodo de puesta, tamaño de nidada, dimensiones de los huevos y supervivencia de pichones (Malacalza 1995, Punta y Saravia 1993, Punta *et al.* 2003b). El presente trabajo constituye un aporte al conocimiento de la biología y comportamiento reproductivo de la especie y pone a prueba hipótesis dentro del marco teórico que relaciona las características de las fuentes de alimento con las estrategias reproductivas de las aves marinas (ver arriba). Por otra parte, brinda información inédita, recopilada en forma sistemática durante dos temporadas consecutivas, para una de las colonias más numerosas de la especie a lo largo de todo su rango de distribución en la costa patagónica (Yorio *et al.* 1998, Frere *et al.* 2005). Son objetivos particulares de este capítulo:

- a) Describir el comportamiento de armado de nidos, cópula y cortejo.
- b) Determinar con precisión la extensión de los períodos de puesta y eclosión.
- c) Analizar la variación interanual de algunos de los parámetros reproductivos de la especie, tales como tamaño de nidada, éxito de eclosión y éxito reproductivo.
- d) Determinar la existencia de casos de reposición de la nidada.

- e) Analizar el éxito reproductivo en relación a la fecha de puesta y la reposición de la nidada .

La hipótesis marco planteada en el Capítulo 1 propone que la existencia y utilización por parte del CCN de fuentes de alimento cercanas a las colonias y relativamente permanentes, pero de baja abundancia y/o accesibilidad, y/o rendimiento energético, son determinantes importantes del patrón de distribución y abundancia observado para la especie a lo largo de la costa patagónica. Bajo esta idea marco y dada la relación existente entre las características de las fuentes de alimento y la biología reproductiva de las distintas especies de aves marinas (ver arriba), en este capítulo se plantean hipótesis particulares. Estas son:

- 1) La presencia de una fuente de alimento relativamente estable en las cercanías de la colonia de Punta Loma durante la primavera y el verano favorece la existencia de un periodo de puesta prolongado y la posibilidad de reponer la nidada en caso de pérdida.

Si esto es cierto, se espera: a) que los CCN en Punta Loma presenten una marcada asincronía de puesta, y b) que puedan reponer la nidada dentro de la misma temporada reproductiva.

- 2) La utilización de una fuente de alimento estable y de características similares favorece la reproducción exitosa en cualquier momento de la temporada.

Si esto es cierto, se espera: a) que el éxito reproductivo de cada pareja sea independiente del momento en que inician la puesta y b) que el éxito reproductivo de las parejas que reponen sea similar al de aquellas que solamente realizan una puesta.

METODOLOGÍA

Durante los años 2001 y 2002 se estudiaron distintos aspectos de la biología reproductiva del CCN en Punta Loma. En ambos años se realizó un seguimiento sistemático de una serie de nidos entre septiembre y marzo, con el fin de conocer algunos de sus parámetros reproductivos. Sin embargo, la información correspondiente al comportamiento de armado de nidos, cortejo y cópula fue tomada solo durante la temporada 2001. Entre el 25 de septiembre y el 3 de diciembre de 2001 se estudió el patrón de fluctuación temporal de las siguientes actividades en la colonia de Punta Loma: cópula, cortejo y aporte de material para la construcción del nido. Para esto, dos veces por semana se realizaron muestreos focales (Altman 1974) de 15 minutos de duración, durante todas las horas luz. Cada muestreo se realizó sobre un grupo de individuos en sus nidos, contabilizándose el número de aves que realizaba cada una de las actividades antes mencionadas. Los muestreos se repitieron cada media hora en distintos grupos de nidos dentro de la colonia. En total se llevaron a cabo 526 muestreos focales repartidos en 19 visitas a la colonia. A partir de estas observaciones, se calcularon los siguientes índices de actividad:

- *Porcentaje de cortejos*: número de individuos en comportamiento de cortejo / total de individuos observados * 100.
- *Porcentaje de cópulas*: número de individuos en comportamiento de cópula / total de individuos observados *100.
- *Porcentaje de aporte de material*: número de individuos arribando con material al nido / total de individuos observados * 100.

Estos índices fueron calculados para cada muestreo focal de 15 minutos y luego se calculó un valor promedio por visita.

Para determinar la ocurrencia del comportamiento de cortejo se identificaron dos tipos de conductas previamente descritas por Siegel-Causey (1986):

- 1) *Aleteo* (wing-waving): el macho, posicionado frente a un nido, bate las alas mientras lleva la cabeza hacia atrás, casi tocando su lomo.
- 2) *Reconocimiento*: los dos miembros de la pareja mueven sus cabezas alternadamente, entrelazando sus cuellos.

El comportamiento de cópula observado fue el característico de los cormoranes (Johnsgard 1993) que comienza cuando el macho se monta sobre la hembra y toma el cuello o la parte posterior de la cabeza de ésta con su pico, mientras baja las plumas de su cola. Por su parte, la hembra mantiene las plumas de su cola hacia un lado, de manera tal que su cloaca y la del macho se ponen en contacto.

En cuanto a los parámetros reproductivos, durante las temporadas 2001 y 2002 se determinaron algunas de las variables reproductivas tales como: tamaño de nidada, pérdida de huevos y pichones, éxito reproductivo, etc; como así también la fenología de puesta y eclosión. En ambos periodos se estimó el tamaño de colonia a través del conteo directo de nidos. Se consideró como nido a todo aquel que, durante el momento del censo, se encontraba ocupado por una pareja, presentaba signos de uso (con presencia de guano y/o algas frescas) o contenía huevos. En cada temporada, se identificaron, mediante fotografías y esquemas de disposición espacial, 97 y 84 nidos (2001 y 2002, respectivamente) para su seguimiento a lo largo de la temporada. Las visitas a los nidos se realizaron cada dos días desde la puesta del primer huevo (principios de octubre) hasta el nacimiento de los pichones y entre cuatro y siete días en la etapa de crecimiento de pichones hasta la independencia (fines de marzo). Durante cada visita se registró el número de huevos y pichones por nido. Con esta información, se analizó el patrón temporal de puesta y eclosión, y se calcularon los siguientes parámetros reproductivos:

- *Tiempo de incubación*: número de días entre la fecha de puesta del primer huevo y la fecha de eclosión del primer pichón en cada nido. Para esto se asumió que los huevos eclosionaron siguiendo el orden de puesta, ya que para los cormoranes en general, la incubación comienza con la puesta del primer huevo (Johnsgard 1993). Ni los huevos ni los pichones fueron marcados dado el difícil acceso a los mismos y para disminuir potenciales disturbios.
- *Porcentaje de pérdida de huevos*: número de huevos no eclosionados / total de huevos puestos *100.
- *Éxito de eclosión*: número de huevos eclosionados / número de huevos puestos por nido.
- *Porcentaje de pérdida de pichones*: número total de pichones no independizados / total de pichones nacidos *100.
- *Éxito reproductivo*: número de pichones independizados / número de huevos eclosionados por nido. Se consideró que un pichón se había independizado cuando no se lo encontraba en el nido a una edad mayor a 50 días. Dada la ubicación de los nidos sobre el acantilado (ver resultados) la única manera de abandonar el nido es volando hacia el mar. Dado que a los 50 días de edad los pichones han perdido su plumón y adquieren su plumaje completo, solamente aquellos que alcanzan esta edad están en condiciones de independizarse (Libenson 1997, A. Sapoznikow, observación personal).

El tiempo de incubación, el porcentaje de pérdida de huevos y el éxito de eclosión fueron calculados solamente en base a las primeras puestas de los nidos estudiados. En cambio, para calcular el porcentaje de pérdida de pichones y el éxito reproductivo, se consideró la segunda puesta (y no la primera) para los casos que

presentaron reposición de la nidada, ya que es el resultado de la segunda puesta el que realmente contribuye al éxito reproductivo (ver Libenson 1997).

Para evaluar la relación entre el éxito reproductivo y la fecha de puesta se utilizó una medida de éxito diferente: la proporción de pichones independizados en relación al número de huevos puestos por nido. Esta relación se estudió mediante la aplicación de un modelo lineal generalizado (MLG) (McCullagh y Nelder 1989). Debido a la naturaleza de los datos se consideró una estructura del error binomial y una función de enlace logística. Este análisis se realizó por separado en cada año y se evaluó la significancia de la fecha de puesta como variable explicatoria con un análisis de deviance, tomando como valor crítico el de la distribución χ^2 ($\alpha = 0,05$), ya que los valores de deviance se distribuyen asintóticamente según esta distribución. Para ello se utilizó el programa R (<http://www.r-project.org>). En este análisis solo se consideraron las primeras puestas de los nidos ya que éstas y las segundas no son independientes y se consideró como día uno a la fecha de puesta del primer huevo en cada temporada.

Debido a la dificultad para acceder a algunos nidos, no fue posible obtener la misma información en todos ellos. Por lo tanto, el número de nidos utilizados para determinar los diferentes parámetros es variable.

RESULTADOS

Biología reproductiva I: hábitat reproductivo y comportamientos de cortejo, cópula y acarreo de material al nido

La colonia de CCN en Punta Loma está establecida en acantilados pertenecientes a la Formación Gaiman constituidos por rocas sedimentarias afectadas por distintos juegos de fracturas, que favorecen la meteorización diferencial de la roca (ver Anexo).

Por otro lado, la erosión eólica provoca la remoción de sedimentos en los sectores afectados por la meteorización (Haller *et al.* 1997). Este fenómeno, sumado a la remoción en masa de bloques de material y a irregularidades en la pendiente genera “repisas, aleros, cuevas” que son utilizadas por los cormoranes para asentarse y armar sus nidos (Figura 1). En cada temporada los adultos acarrearán algas y otros materiales al nido que se van consolidando con el aporte de guano temporada tras temporada. La mayoría de los nidos se encontró en paredes de pendientes superiores a los 80° sobre acantilados de 20 - 30 metros, a una altura de 0,5 a 15 metros sobre la línea de marea y a una distancia de entre 0,5 y 10 metros del borde superior del acantilado. La orientación general de los mismos fue NE y NO.

a)



b)



Figura 1: a) Ubicación de los nidos de Cormorán Cuello Negro sobre la pared del acantilado y b) Nidos construidos sobre “aleros y cuevas” en un sector de la colonia.

Como se mencionó anteriormente (ver Metodología) las observaciones sobre la frecuencia de ocurrencia de los comportamientos de cortejo, cópula y acarreo de material para el nido se realizaron desde el 25 de septiembre solamente en la primer temporada de estudio (2001). Sin embargo, observaciones realizadas en las temporadas posteriores, mostraron que dichos comportamientos también pueden observarse antes de esa fecha e incluso fuera de lo que en este trabajo se denomina temporada reproductiva (A. Sapoznikow, observación personal). El porcentaje de individuos dedicados a cada actividad fue variable a lo largo del período de muestreo. El cortejo alcanzó su máxima ocurrencia entre la última semana de septiembre y la primera semana de octubre cuando, en promedio, más del 20 % de los individuos se encontraba realizando esta actividad. Luego, mostró una clara tendencia a disminuir hacia fines de noviembre (Prueba de Rachas de una muestra, $p < 0,05$) (Figura 2). En ocasiones, también se observaron parejas e individuos solos realizando los dos tipos de cortejo descriptos (ver Metodología) luego de perder su nidada o una vez independizados los pichones. El porcentaje de individuos copulando mostró una tendencia evidente durante el periodo de estudio, con un porcentaje máximo de cópulas en la segunda semana de octubre (Prueba de Rachas de una muestra, $p < 0,05$) (Figura 2). Hacia fines del periodo estudiado no se observaron individuos copulando en el área. Por su parte, el acarreo de material al nido no mostró ninguna tendencia evidente (Prueba de Rachas de una muestra, $p > 0,05$) (Figura 2) y el porcentaje de individuos realizando esta actividad osciló entre el 3 % y el 15 %. Fuera del período de muestreo, pudo observarse que el armado de los mismos comenzó entre julio y agosto, con un incremento notorio de la actividad antes y durante el periodo de puesta (ver abajo). El mantenimiento de los nidos fue menos evidente a partir del nacimiento de los pichones (ver abajo) y hacia el final de la temporada, prácticamente carecían de material (A. Sapoznikow, observación

personal). Entre los materiales transportados al nido, se observaron principalmente algas (mayormente *Codium* sp.), ramas de arbustos cercanos a los nidos tales como Zampa, *Atriplex lampa* y Jume, *Suaeda divaricata*, e incluso desechos provenientes de actividades humanas (cintas de embalar, zunchos, cabos, guantes, restos de plásticos, telgopor, etc.).

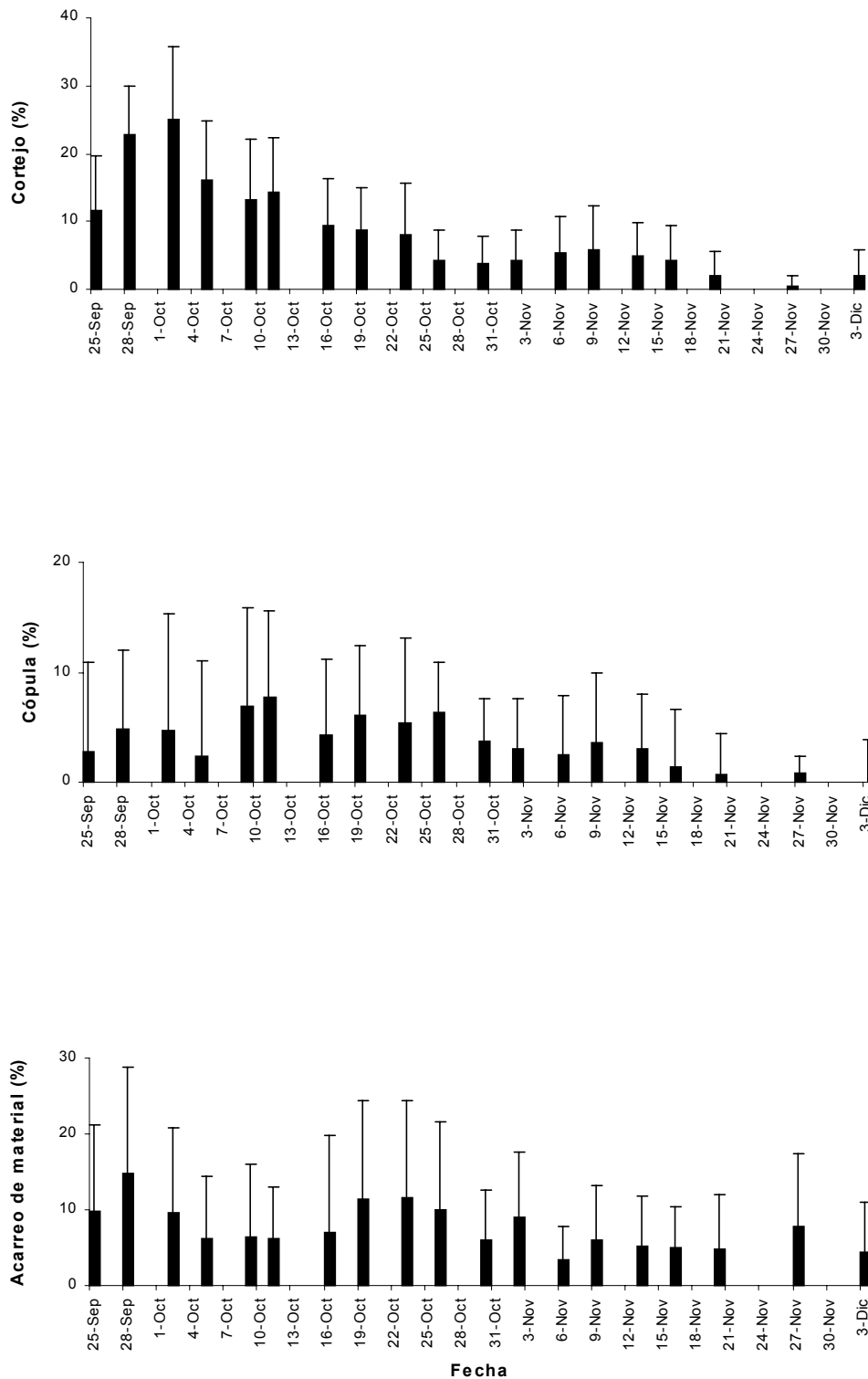


Figura 2: Fluctuación temporal de distintas actividades relacionadas con la reproducción. Se presenta el promedio diario del porcentaje de cortejos, cópulas y acarreo de material al nido con sus respectivos errores estándar.

Biología reproductiva II: puesta a eclosión de huevos



El tamaño de la colonia de Punta Loma (ver Metodología) fue de 283 y 252 nidos para las temporadas 2001 y 2002, respectivamente. Sin embargo, no todas las parejas observadas en los nidos reprodujeron. La proporción de nidos activos (parejas que realmente reprodujeron) fue similar entre temporadas ($\chi^2_{1, 0,05} = 1,51, p > 0,05$). Así, durante la temporada 2001, 83 de las 97 parejas estudiadas (86 %) pusieron huevos, mientras que en el año 2002 lo hicieron 66 de 84 parejas (78 %) (Tabla 1). En ambas temporadas, la puesta se realizó de manera asincrónica, extendiéndose por hasta casi cuatro meses. Sin embargo, el patrón de puesta fue diferente entre temporadas (Kolmogorov Smirnov, $p < 0,01$). En el 2001, la misma se inició el 3 de octubre y se extendió por 76 días, hasta el 17 de diciembre. En el año 2002, las parejas comenzaron la puesta casi dos semanas más tarde (16 de octubre) y se extendió un 30 % más del tiempo (114 días, hasta el 7 de febrero de 2003). Estas diferencias se reflejaron en la fecha mediana de puesta de cada temporada (Figura 3). Mientras que en la temporada 2001, el 50 % de los primeros huevos fue puesto antes del 3 de noviembre, en el 2002 la mediana fue un mes más tarde (Figura 3).

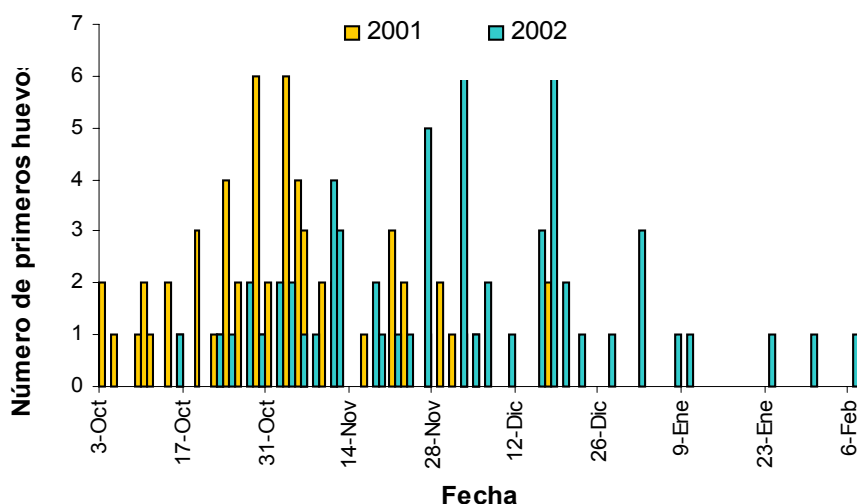


Figura 3: Fenología de puesta de los cormoranes cuello negro en Punta Loma. Número de primeros huevos puestos por día en las temporadas 2001 y 2002.

El tamaño medio de nidada fue superior a dos huevos por nido en ambas temporadas, aunque significativamente mayor para la temporada 2001 ($2,6 \pm 0,8$ (rango 1- 4, $n = 69$ nidos) vs. $2,1 \pm 0,9$ (rango 1-3, $n = 43$ nidos), para el 2001 y 2002, respectivamente) ($t = 2,8$; $p < 0,05$). Si bien el máximo tamaño de nidada registrado fue de cuatro huevos (en seis nidos), los mismos nunca fueron hallados en el nido en forma simultánea, sino que se detectó la pérdida e inmediata puesta de otro huevo antes de completar la nidada. En ambas temporadas la moda fue de tres huevos por nido.

El periodo de incubación fue de $31 \pm 3,2$ días ($n = 40$ nidos) y $32 \pm 3,4$ días ($n = 22$ nidos), para la temporada 2001 y 2002, respectivamente y no se encontraron diferencias significativas entre años ($t = 1,53$, $p > 0,05$). Para la estimación de dicho período solo se consideraron aquellos nidos para los que se conocía la fecha de puesta y eclosión con una diferencia menor a dos días. En ambas temporadas, el porcentaje de pérdida de huevos fue igual o superó a la mitad del total de huevos puestos. En la temporada 2001, de un total de 198 huevos puestos, no eclosionaron 99 (50 %),

mientras que en el 2002, se perdió el 69 % del total de huevos puestos ($n = 80$ huevos). Así, la pérdida de huevos durante la segunda temporada fue significativamente mayor que en la primera ($\chi^2_{1, 0,05} = 6,10$, g.l. = 1, $p < 0,05$) (Tabla 1). En la mayoría de los casos los huevos desaparecieron de los nidos, por lo que las causas de pérdida no pudieron ser establecidas. Por su parte, el éxito de eclosión fue mayor en el año 2001: $0,49 \pm 0,35$ ($n = 72$ nidos) vs. $0,30 \pm 0,42$ ($n = 34$ nidos) huevos eclosionados por huevo puesto ($t = 2,44$; $p < 0,05$) (Tabla 1).

Año	Tamaño de nidada	Parejas que iniciaron puesta (%)	Pérdida de huevos (%)	Éxito de eclosión (promedio \pm ds)	Pérdida de pichones (%)	Éxito reproductivo (promedio \pm ds)
2001	$2,6 \pm 0,8$ (69)	86	50	$0,49 \pm 0,35$ (72)	50	$0,40 \pm 0,42$ (51)
2002	$2,1 \pm 0,9$ (43)	78	69	$0,30 \pm 0,42$ (34)	59	$0,50 \pm 0,46$ (24)

Tabla 1: Parámetros reproductivos del Cormorán Cuello Negro estudiados en Punta Loma durante las temporadas reproductivas 2001 y 2002. Entre paréntesis se muestra el número de nidos considerados en cada caso. Las diferencias significativas entre años se resaltan en negrita.

Biología reproductiva III: eclosión a independencia de pichones



Al igual que la puesta de huevos, en ambas temporadas, la eclosión de huevos fue asincrónica y se extendió por más de dos meses (67 y 72 días en 2001 y 2002,

respectivamente) (Figura 4). El patrón de eclosión fue diferente entre temporadas ($p < 0,05$, Kolmogorov Smirnov). Mientras que en la temporada 2001, los primeros pichones comenzaron a nacer hacia la primera semana de noviembre, durante el 2002, lo hicieron hacia la primera semana de diciembre. Así, las fechas medianas de eclosión del primer huevo estuvieron desfasadas por casi un mes entre la primera y segunda temporada (4 y 31 de diciembre, para 2001 y 2002, respectivamente) (Figura 4). En ambas temporadas, el periodo de eclosión en la colonia estuvo solapado con el de incubación.

El porcentaje de pérdida de pichones fue similar en ambas temporadas (50 vs. 59 %), ($\chi^2_{1,0,05} = 1,27$, $p > 0,05$). Así, durante la temporada 2001, el 50 % de los pichones nacidos llegó a la edad de independencia (36 de 72, $n = 62$ nidos) mientras que en el 2002 se independizó el 41 % de los pichones nacidos (16 de 39 nacidos, $n = 45$ nidos) (Tabla 1). Al igual que los huevos, los pichones desaparecían del nido por lo que las causas de muerte no pudieron ser establecidas. El éxito reproductivo también resultó similar en las dos temporadas de estudio ($t = -0,9$, $p > 0,05$), con $0,40 \pm 0,42$ pichones independizados por pichón nacido en el año 2001 ($n = 51$ nidos) y $0,50 \pm 0,46$ pichones independizados por nido en el año 2002 ($n = 24$ nidos) (Tabla 1). Una vez independizados, los pichones no regresaron a sus nidos, sino que se agruparon en los alrededores de la colonia, aunque los adultos permanecieron en los mismos (ver Capítulo 2). En esos sitios se observó a los adultos alimentándolos, aun varios meses después de haber abandonado el nido.

La proporción de pichones independizados en relación a la cantidad de huevos puestos en cada nido, no estuvo relacionada con la fecha de puesta en el año 2001 ($n = 45$ nidos, $p > 0,05$, Figura 5a). Sin embargo, durante el año 2002 la fecha de puesta tuvo un efecto sobre la proporción de pichones independizados, disminuyendo ésta con el avance de la temporada ($n = 29$ nidos, $p < 0,05$, Tabla 2, Figura 5b).

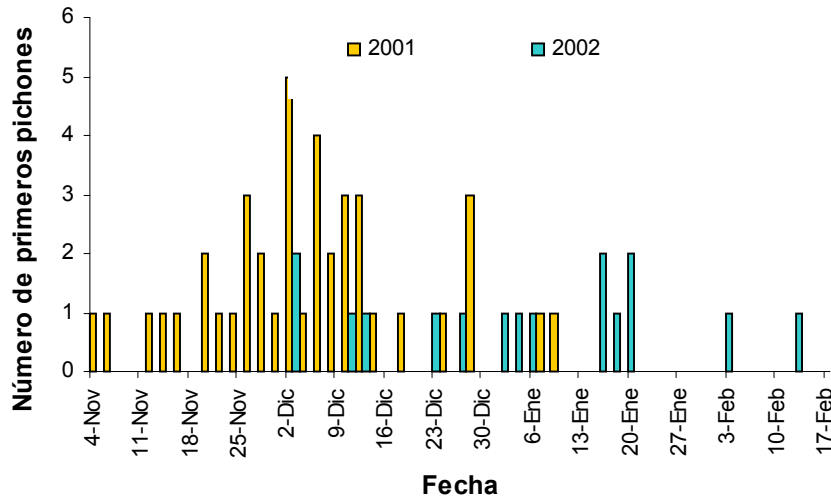


Figura 4: Fenología de eclosión de los cormoranes cuello negro en Punta Loma. Número de primeros huevos eclosionados por día en las temporadas 2001 y 2002.

Parámetro	Valor estimado	ES	D. residual	GL residuales
Constante	1,61	0,93	41,25	28
Fecha de puesta	-0,07	0,25	26,98	27

Tabla 2: Parámetros estimados del modelo lineal generalizado y análisis de deviance, para evaluar la relación entre la proporción de pichones independizados y la fecha de puesta de la temporada 2002 (ES = error

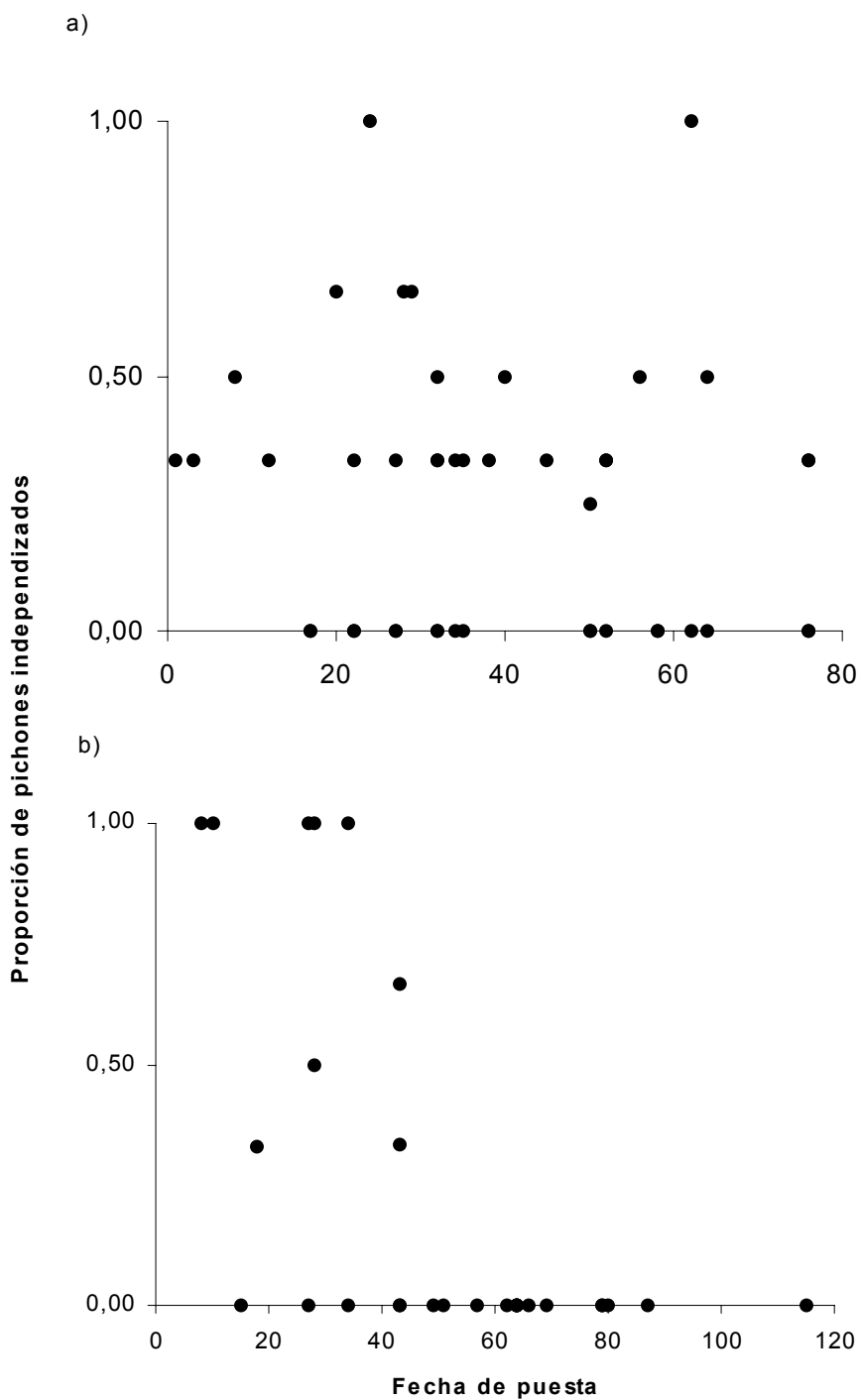


Figura 5: Relación entre el número de pichones independizados / huevos puestos por nido y la fecha de puesta para el año 2001 (a) y 2002 (b).

Reposición de la nidada

Durante la temporada reproductiva 2001, 13 (15,7 %) de las 83 parejas que reprodujeron repusieron su nidada luego de haber perdido la totalidad de los huevos puestos en primera instancia (ocho parejas) o la totalidad de los pichones de la primera nidada (cinco parejas). Todas lo hicieron luego de la fecha mediana de puesta y cuatro de ellas hasta nueve días después de la fecha de finalización de puesta de la primer nidada en la colonia. En la temporada 2002, 11 (16,7 %) de las 66 parejas estudiadas repusieron su nidada. Una, lo hizo luego de perder sus pichones, mientras que el resto comenzó la segunda puesta después de haber perdido su nidada en la etapa de incubación. Durante esta temporada, todas las parejas repusieron dentro del periodo de puesta de la colonia (siete en forma temprana y cuatro luego de la fecha mediana de puesta). La proporción de parejas que repuso su nidada fue similar entre temporadas ($X^2_{1, 0,05} = 0,03$, $p > 0,05$). La proporción de parejas que repuso su nidada luego de perder huevos o pichones fue similar entre años. ($X^2_{1, 0,05} = 1,40$, $p > 0,05$). En ambas temporadas, el tiempo observado entre la pérdida del último huevo de la primer nidada y la puesta del primer huevo de la segunda nidada fue de $31,16 \pm 12,35$ días (rango 17-62 días) ($n = 12$ nidos) y el tiempo entre la pérdida del último pichón de la primer nidada y el primer huevo de la segunda fue de $28,25 \pm 5,26$ días (rango 21-35 días) ($n = 4$ nidos).

En ambas temporadas, más del 25 % de las parejas que fallaron en su primer intento de reproducción repuso su nidada (26 y 28 % para la temporada 2001 y 2002, respectivamente). Considerando el total de parejas que perdió su nidada en la etapa de incubación, el porcentaje de parejas que repuso fue similar en las dos temporadas (42 vs. 38 % para 2001 ($n = 19$ parejas) y 2002 ($n = 26$ parejas), respectivamente) ($X^2_{1, 0,05} = 0,06$, $p > 0,05$). En relación al total de parejas que perdieron su nidada en la etapa de

cría de pichones, el porcentaje de parejas que repuso, también fue similar entre años (23 vs 8 % para 2001 (n = 31 parejas) y 2002 (n = 13 parejas) respectivamente) ($X^2_{1, 0,05} = 0,07$, $p < 0,05$).

El tamaño de nidada de las segundas puestas en el año 2001 fue similar al de los nidos con una sola puesta: $2,48 \pm 0,79$ huevos (n = 13 nidos) vs. $2,15 \pm 0,80$ huevos (n = 60 nidos) respectivamente ($t = -1,35$, $p > 0,05$). Lo mismo ocurrió durante el año 2002, cuando se registraron $1,93 \pm 0,92$ (n = 29) huevos en los nidos con una sola puesta y $1,68 \pm 0,67$ (n = 11) huevos en las segundas puestas ($t = -0,96$, $p > 0,05$). Por otra parte, en ambas temporadas, el tamaño de nidada de las parejas que repusieron fue similar en la primera y segunda puesta. En la temporada 2001, los cormoranes pusieron $2,8 \pm 0,1$ huevos en sus primeras puestas y $2,2 \pm 0,8$ en las segundas (Prueba de Wilcoxon, $T = 6$, $p > 0,05$, n = 13 nidos). Durante la temporada 2002, el tamaño de las primeras y segundas puestas de las parejas que repusieron fue $1,5 \pm 0,8$ y $1,6 \pm 0,7$ huevos respectivamente (Prueba de Wilcoxon, $T = 9$, $p > 0,05$, n = 9 nidos)

En el 2001, la pérdida de huevos en las segundas puestas fue superior a la de los nidos con una sola puesta ($X^2_{1, 0,05} = 4,63$, $p < 0,05$) (80 vs. 44 %). En la temporada 2002, sin embargo, la pérdida de huevos durante las segundas puestas fue similar a la encontrada en los nidos con una sola puesta (66 vs. 67 %) ($X^2_{1, 0,05} = 0,01$, $p > 0,05$) (Tabla 3).

En la temporada 2001, el éxito de eclosión fue menor en las segundas puestas ($t = -3,92$, $p < 0,05$). Así, solamente eclosionaron $0,14 \pm 0,23$ huevos por huevo puesto en cada nido (n = 13) en las segundas puestas mientras que en aquellos nidos con una sola puesta lo hicieron $0,53 \pm 0,36$ huevos (n = 47). En la temporada 2002, en cambio, el éxito de eclosión fue similar en ambas puestas ($t = -0,29$, $p > 0,05$): $0,33 \pm 0,43$ (n = 29 nidos) vs. $0,28 \pm 0,42$ huevos eclosionados por huevo puesto (n = 11 nidos) para las

parejas que realizaron una sola puesta y para las segundas puestas de aquellas que repusieron, respectivamente. En el 2001, la pérdida de pichones de aquellas parejas que realizaron una sola puesta, fue similar a la de las segundas puestas de aquellas parejas que repusieron (40 vs. 53 %, respectivamente) (Tabla 3). Sin embargo, en la temporada 2002, la pérdida de pichones fue mayor para las parejas que repusieron (44 vs. 83 %) (Tabla 3). La significancia estadística de estos resultados no pudo ser puesta a prueba por no cumplirse los supuestos necesarios para la prueba de X^2 debido al bajo número de pichones sobrevivientes en las segundas puestas.

El número de pichones independizados por nido de las parejas que iniciaron una segunda puesta luego de perder su nidada fue estadísticamente similar al de las que realizaron una sola puesta, en las dos temporadas del estudio (2001: $t = 0,48$; 2002: $t = -1,85$; $p > 0,05$). Así, durante el 2001, el éxito reproductivo de las parejas que no repusieron fue $0,39 \pm 0,41$ ($n = 47$ nidos) mientras que el de las que si lo hicieron fue $0,50 \pm 0,57$ pichones independizados por pichón nacido ($n = 4$ nidos). Durante la temporada 2002, el éxito reproductivo fue de $0,57 \pm 0,46$ ($n = 2047$ nidos) y $0,12 \pm 0,25$ ($n = 4$ nidos) pichones independizados por pichón nacido respectivamente (Tabla 3).

	2001		2002	
	Puesta única	Segunda puesta	Puesta única	Segunda puesta
Tamaño de nidada	2,1 ± 0,5 (60)	2,5 ± 0,8 (13)	1,9 ± 0,9 (29)	1,6 ± 0,6 (11)
Pérdida de huevos	44 %	80 %	67 % (29)	66 % (11)
Éxito de eclosión	0,5 ± 0,3 (60)	0,1 ± 0,2 (13)	0,3 ± 0,4 (29)	0,2 ± 0,4 (11)
Pérdida de pichones	40 %	53 %	44 %	83 %
Éxito reproductivo	0,4 ± 0,4 (47)	0,5 ± 0,6 (4)	0,6 ± 0,5 (20)	0,1 ± 0,3 (4)

Tabla 3: Parámetros reproductivos del Cormorán Cuello Negro en nidadas únicas y segundas puestas, durante las temporadas 2001 y 2002. Los valores se presentan como media ± ds. y, entre paréntesis, el tamaño de la muestra excepto para Pérdidas de huevos y pichones, expresados en porcentajes. Se resaltan en negrita las diferencias significativas entre puestas.

DISCUSIÓN

Este estudio constituye el primer aporte detallado del ciclo reproductivo completo del CCN en la colonia de Punta Loma y contribuye al conocimiento de la biología reproductiva de la especie en un hábitat de nidificación completamente diferente al de las colonias previamente estudiadas en el norte de Chubut (Malacalza 1995, Punta y Saravia 1993, Punta *et al.* 2003a). Al igual que en el resto de las colonias del golfo Nuevo (Punta Arco, Las Charas y Pirámides), en Punta Loma los nidos se establecen en pequeñas cornisas sobre paredes de acantilados de material sedimentario no consolidado con pendientes de casi 90°. En el golfo San Jorge, en cambio, las colonias se encuentran en islas de sustrato rocoso con los nidos ubicados en sectores de menos pendiente (media 70°, rango: 63 - 88°) y, principalmente orientados hacia el este (Punta *et al.* 2003a). La colonia de Punta Loma es la más grande del golfo Nuevo y representa el 53 % de la población reproductora del mismo. De las 145 colonias existentes en la costa Argentina (Yorio *et al.* 1998, Frere *et al.* 2005), solo ocho presentan tamaños poblacionales similares al de Punta Loma (entre 202 – 280 parejas reproductivas), superadas por una única colonia con más de 450 parejas (Islas Lobos, golfo San Jorge, Chubut) (Yorio *et al.* 1998, Frere *et al.* 2005).

El registro continuo de las actividades de cortejo, cópula y aporte de material al nido en Punta Loma, permitió detectar fluctuaciones temporales en la ocurrencia de dichos comportamientos a lo largo de todo el período reproductivo. Así, se observó una mayor frecuencia de estas actividades durante los meses de septiembre y octubre y una disminución paulatina hacia fines de noviembre. Sin embargo, ninguno de los comportamientos estudiados desapareció completamente con el avance de la estación reproductiva, siendo estos los primeros resultados que reflejan una marcada asincronía en el período reproductivo de esta especie. Comportamientos de cortejo y cópulas

fueron incluso observados fuera de la temporada reproductiva. La realización de estos despliegues comportamentales durante todo el año puede interpretarse como un mecanismo de refuerzo del vínculo con la pareja facilitado por el hecho de permanecer todo el año en la colonia (Schreiber 1977).

El inicio de la puesta en octubre y eclosión en noviembre es, en líneas generales, coincidente con lo registrado para la especie en otras colonias de la costa patagónica de Argentina (Malacalza (1995) en Punta León y Punta Lobería, Punta y Saravia (1993) y Punta *et al.* (2003b) en el golfo San Jorge). Sin embargo, el leve desfasaje cronológico observado entre este y algunos de los estudios mencionados podrían ser consecuencia, tal lo registrado para varias especies de aves marinas (Hamer *et al.* 2002), tanto de variaciones interanuales en la disponibilidad de alimento como de las condiciones ambientales particulares de cada colonia. El tamaño de nidada promedio registrado en Punta Loma (2,6 - 2,1) resultó también similar al registrado por Punta y Saravia (1993) para esta misma especie en colonias del golfo San Jorge. Comparado con el de otras especies de cormoranes patagónicos, el tamaño de nidada del CCN fue similar al reportado para el Cormorán Imperial, *Phalacrocorax atriceps*, (1,9 – 2,5 huevos) (Malacalza y Navas 1996, Arrighi y Navarro 1998, Punta *et al.* 2003b) y menor que el del Cormorán Gris, *Phalacrocorax gaimardi*, (3 huevos) (Frere y Gandini 2001) y el Biguá, *Phalacrocorax olivaceus*, (3,5 huevos) (Quintana *et al.* 2002). Sin embargo, considerando el número de huevos de las dos nidadas en aquellos casos donde hubo reposición, el máximo número de huevos puestos por una hembra de CCN en una sola temporada fue siete.

Los resultados de este estudio indican que la pérdida de la nidada ocurre tanto en la etapa de incubación como de crianza de pichones. Durante el periodo reproductivo, no se observaron eventos de predación ni predadores potenciales en la colonia. En islas

donde el CCN reproduce en simpatria con otras especies de aves, los predadores principales son las gaviotas cocineras (*Larus dominicanus*) y las gaviotas australes (*L. scoresbii*) (Yorio *et al.* 1996, Quintana y Yorio 1998). Sin embargo, la colonia de Punta Loma está alejada de otras colonias de gaviotas y al coincidir la estación reproductiva de estas especies, la presencia de las mismas en la zona es ocasional. Por otro lado, la ubicación de los nidos en las paredes de los acantilados, haría más dificultosa la predación por gaviotas debido a la falta de superficies lisas para posarse, tal lo reportado por Siegel-Causey y Hunt (1981). Ante la falta de predadores, es probable que la principal causa de pérdida de la nidada sea la caída de huevos o pichones al agua. En diversas ocasiones se vieron huevos cayendo de los nidos ante movimientos de los adultos (esto es un hecho común ya que para incubar los colocan sobre las membranas interdigitales de sus patas). La caída de pichones al agua también fue observada, principalmente en nidadas de dos pichones para los cuales no parecía haber suficiente espacio para movilizarse dentro del nido.

Las dos temporadas de estudio mostraron diferencias en algunos de los parámetros reproductivos estudiados. En el año 2002, la puesta comenzó mas tarde y fue más prolongada que en el 2001 y consecuentemente, el periodo de eclosión más tardío. Por su parte, la supervivencia de huevos y el éxito de eclosión fueron menores durante el año 2002. Debido a que no existen estudios sostenidos que permitan conocer el rango de estos parámetros para la especie, no es posible analizar si las variaciones observadas son normales o si durante alguno de los dos años existieron características ambientales particulares que generaron los cambios observados. Sin embargo, distintos estudios en aves marinas han encontrado una relación directa entre cambios en las condiciones climáticas y el retraso de la estación reproductiva y un consecuente efecto negativo sobre alguno de los parámetros reproductivos (Schreiber 2002). Por ejemplo,

en los años afectados por el fenómeno de El Niño en la costa chilena, los biguas (Kalmbach *et al.* 2001) y los pingüinos de Humboldt (Simeone *et al.* 2002) retrasaron su periodo de puesta, disminuyeron la proporción de parejas reproductoras y su éxito reproductivo fue menor. Lo mismo se observó, luego de inviernos extremadamente fríos, para los cormoranes moñudos, en Escocia (Aebischer 1986, Aebischer y Wanless 1992, Harris *et al.* 1998) y las gaviotas tridáctilas, *Rissa tridactyla*, en Alaska (Murphy *et al.* 1991). Según registros de la Estación Meteorológica del Centro Nacional Patagónico (ubicada a unos pocos Km. de la colonia), no se observaron diferencias marcadas entre las temperaturas promedio de los meses de invierno previos a las temporadas reproductivas estudiadas. Por este motivo, y a esta escala de análisis, sin otras variables ambientales medidas, resulta difícil asociar los cambios de algunos parámetros reproductivos a variaciones climáticas marcadas.

Como se planteó en la introducción de este capítulo, también se han encontrado evidencias del efecto que tienen los cambios en la disponibilidad de presas (que pueden o no responder en forma directa a cambios climáticos), sobre la reproducción de distintas especies de aves marinas. Harris (1979), Boekelheide y Ainley (1989), y Aebischer y Wanless (1992) estudiaron dichos efectos en poblaciones del Cormorán Sargento, Cormorán de las Galápagos, *Phalacrocorax harrisi*, y el Cormorán Moñudo. Estos estudios encontraron que en años de baja disponibilidad de presas los cormoranes comenzaban la puesta en forma tardía y el éxito reproductivo era menor que en años con alimento más abundante. Lamentablemente, durante los dos años de este estudio no se contó con información sobre la disponibilidad y abundancia de las presas del CCN en los alrededores de la colonia. Sin embargo, resultados sobre la ecología trófica del CCN en Punta Loma, obtenidos durante las mismas temporadas reproductivas a través de técnicas de radiotelemetría, indicaron un mayor esfuerzo de alimentación por parte de

los adultos reproductores durante la temporada 2002 (ver Capítulo 5). Dicho esfuerzo se manifestó por la realización de viajes diarios de alimentación considerablemente más prolongados (ver Capítulo 5), lo que para otras especies de aves marinas buceadoras y pinnípedos ha sido descrito como un indicador de baja disponibilidad de presas (Costa *et al.* 1989, Feldkamp *et al.* 1989, Monaghan *et al.* 1994, Wanless *et al.* 1998). En este sentido, Monaghan y colaboradores (1994) observaron que los araos comunes, *Uria algae*, realizaron viajes cinco veces más largos en años de baja abundancia de presas. Dado que el comportamiento de alimentación y buceo constituye un buen indicador de cambios en el ambiente marino (Monaghan 1996), es probable que algún tipo de condición desfavorable en el ambiente (reflejada o no en una menor disponibilidad de presas), haya causado el retraso y el menor éxito de eclosión y supervivencia de huevos durante la temporada reproductiva 2002 en la colonia de Punta Loma.

La primera de las hipótesis planteadas en este capítulo (en el marco de la biología reproductiva de la especie) hace mención a que la presencia de una fuente de alimento relativamente estable en las cercanías de la colonia de Punta Loma durante la primavera y el verano favorece la existencia de un periodo de puesta prolongado y la posibilidad de reponer la nidada en caso de pérdida. Los resultados obtenidos en este trabajo corroboran las dos predicciones que se desprenden de la hipótesis planteada (ver Introducción). Esto es: a) los CCN de Punta Loma presentaron una marcada asincronía de puesta y b) un alto porcentaje de reposición de la nidada. Si bien la asincronía de puesta es una característica de los cormoranes, para el resto de las especies de cormoranes que reproducen en Patagonia, se han reportado periodos de puesta menos prolongados que los encontrados en este estudio para el CCN (ver Frere *et al.* 2005). Así, cerca del 90 % de los cormoranes imperiales en la Isla Galiano, golfo San Jorge, Chubut, inició su puesta en casi cuatro semanas (Punta *et al.* 2003 b), mientras que en

Isla Deseada, Santa Cruz y Punta León, Chubut, lo hicieron en no más de seis semanas (Arrighi y Navarro 1998, W. Svagelj y F. Quintana, datos no publicados). Los cormoranes grises en Puerto Deseado, Santa Cruz, prolongaron la puesta por cinco semanas (Frere y Gandini 2001) y los biguas en el golfo San Jorge por seis semanas (Quintana *et al.* 2002). El CCN en Punta Loma presentó el mayor grado de asincronía entre las especies patagónicas (entre 11 y 16 semanas). A diferencia del CCN que presenta una dieta casi exclusivamente bentónica (ver Capítulo 4, Punta *et al.* 1993, 2003c; Malacalza *et al.* 1997) durante la época reproductiva, el resto de los cormoranes patagónicos incorpora a su dieta tanto recursos bentónicos como pelágicos, siendo estos últimos más efímeros y por lo tanto temporalmente más inestables (Punta *et al.* 1993, 2003c, Malacalza *et al.* 1997, Millones *et al.* 2003, Quintana *et al.* 2004, Frere *et al.* 2005). Así, un bajo solapamiento temporal durante la temporada reproductiva representaría un escenario ventajoso para los CCN si la fuente de alimento es, al menos, temporalmente estable y predecible, lo que parece caracterizar a las presas consumidas por el CCN en Punta Loma (ver Capítulo 4).

En cuanto a la reposición de la nidada, el estudio de Libenson (1997) en Comodoro Rivadavia, al igual que este trabajo, reportó casos de reposición en el CCN. En cambio, no existen trabajos que reporten la existencia de reposición de la nidada en ninguna de las otras especies de cormoranes patagónicos (ver Frere *et al.* 2005). Estudios experimentales sobre la reposición en álcidos han mostrado la importancia de la estabilidad y predictibilidad de la fuente de alimento en la capacidad de reponer la nidada de estas aves marinas (Hipfner 2001, Hipfner *et al.* 2004), tal lo propuesto en la primera de las hipótesis planteadas.

La segunda de las hipótesis formuladas, propone que la utilización de una fuente de alimento estable y de características similares favorece la reproducción exitosa en

cualquier momento de la temporada. Los resultados obtenidos confirman en gran parte las dos predicciones que derivan de la hipótesis planteada:

a) *el éxito reproductivo de cada pareja debería ser independiente del momento en que inician la puesta.* A pesar de la marcada asincronía observada en la puesta (ver arriba), durante la temporada 2001, la fecha de puesta no estuvo relacionada con el éxito reproductivo de las parejas. Si bien estos resultados confirmaron la predicción anterior, durante la temporada 2002, se observó una disminución significativa del número de pichones independizados hacia el final del período reproductivo. Como se sugirió anteriormente, durante el año 2002, algún tipo de condición ambiental desfavorable como por ejemplo una menor disponibilidad de presas, pudo haber afectado los parámetros reproductivos del CCN en Punta Loma (ver arriba). Ante estas condiciones, la temporada de puesta comenzó más tarde y se extendió por un período de tiempo más prolongado que lo normal. De esta forma, los cormoranes que reprodujeron hacia el final de dicha temporada, probablemente hayan tenido que criar a sus pichones fuera del período reproductivo habitual, bajo condiciones climáticas y de disponibilidad de presas excepcionales que afectaron su supervivencia. Si bien existen explicaciones alternativas a este fenómeno, que toman en cuenta la edad y calidad de los padres (Coulson y White 1956), el riesgo de predación (Birkhead 1977), y la posibilidad de restringir la reproducción presente en beneficio de futuras temporadas (Curio 1983), las mismas no pueden ser consideradas con la información obtenida en este trabajo.

b) *el éxito reproductivo de las parejas que reponen sería similar al de aquellas que solamente realizan una puesta.* En ambas temporadas, el éxito reproductivo de las parejas que repusieron su nidada fue similar al de aquellas parejas con una sola puesta, confirmándose la predicción anterior. Incluso otros parámetros reproductivos, como el tamaño de nidada o la pérdida de pichones fueron también similares. La importancia de

la estabilidad y predictibilidad de la fuente de alimento en la capacidad de reponer y criar con éxito la nidada fue estudiada en otras aves marinas buceadoras (Hipfner 2001, Hipfner *et al.* 2004). Así, por ejemplo, el éxito reproductivo de la segunda puesta de los mérgulos sombríos, *Ptychoramphus aleuticus*, que reproducen en la Isla Triángulo (Columbia Británica) fue similar al de la primera puesta solo en aquellos años donde la disponibilidad de alimento resultó estable durante toda la temporada (Hipfner *et al.* 2004). Sin embargo, además de las características de las fuentes de alimento, la vulnerabilidad de los nidos parecería ser otro factor de importancia. Esto es, especies que nidifican en sitios más vulnerables (donde sus huevos están expuestos a caídas o predación) invertirían más en una segunda puesta que especies que nidifican en sitios más seguros (Hipfner *et al.* 2001). Incluso podría haber beneficios indirectos si la reposición actúa como una señal de calidad de la hembra hacia su pareja, ya que las hembras que reponen tendrían una mayor probabilidad de permanecer en el mismo nido y con la misma pareja en futuras temporadas reproductivas (Hipfner *et al.* 1999). Por otro lado, experiencias realizadas en colonias del ártico destacan también la importancia de la combinación entre calidad parental y la fecha de puesta como determinantes del éxito reproductivo de las primeras y segundas puestas (Hipfner 1997, Hipfner *et al.* 2002). La evaluación de dichos factores estuvo fuera de los alcances de este trabajo.

En síntesis, la marcada asincronía en la puesta, el alto porcentaje de reposición de la nidada, el éxito reproductivo similar entre las parejas que reponen y las que no y la independencia entre el éxito reproductivo de las parejas y la fecha de puesta (al menos en algunas temporadas), confirmaron las predicciones derivadas de las hipótesis planteadas y constituyen una evidencia a favor de la hipótesis marco de esta tesis (ver Capítulo 1) en lo que se refiere a la existencia y utilización por parte del CCN de fuentes de alimento relativamente estables que podrían ser determinantes importantes de

su patrón de distribución y abundancia. A lo largo del desarrollo de la tesis, la información presentada acerca de la dieta, comportamiento de buceo y alimentación, y su relación con las características de las áreas de forrajeo aportarán otras evidencias a favor de la hipótesis marco de este estudio.

BIBLIOGRAFÍA

- Aebischer, N. J. 1986. Retrospective investigations of an ecological disaster in the Shag *Phalacrocorax aristotelis*: A general method based on long-term marking. J. Anim. Ecol. 55:613-629.
- Aebischer, N. J. y Wanless, S. 1992. Relationship between colony size, adult non breeding and environmental conditions for Shags *Phalacrocorax aristotelis* on the Isle of May, Scotland. Bird Study 39: 43-52.
- Altmann, J. 1974. Observational study of behavior: sampling methods. Behaviour, 47 (3-4): 227 – 267.
- Anderson, D. W., Gress, F. y Mais, K. F. 1982. Brown Pelicans: influence of food supply on reproduction. Oikos 39:23-31.
- Arrighi , A. C. y Navarro, J. L. 1998. Ecología reproductiva del Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en Isla Deseada (Santa Cruz, Argentina). Hornero 15: 64-67.
- Arnold, T. W. 1993. Factors affecting reneesting in American coots. Condor 95:273-281.
- Ashmole, N. P. 1971. Seabird ecology and the marine environment. En: Avian Biology. D. S. Farner, y J. R. King (Editores). Academic Press, New York. .
- Birkhead, T.R. 1977. The effect of habitat and density on breeding success in the Common Guillemot (*Uria aalga*). J. Anim. Ecol. 46: 751-764.

- Boekelheide, R. J. y Ainley, D. G. 1989. Age, resource availability and breeding effort in Brandt's Cormorant. *The Auk* 106: 389-401.
- Boersma, D. y Ryder, J. P. 1983. Reproductive performance and body condition of earlier and later nesting Ring-billed gulls. *Journal of Field Ornithology* 54: 374-380.
- Brown, K. M. y Morris, R. D. 1996. From tragedy to triumph: renesting in Ring-billed gulls. *Auk* 113: 23-21.
- Costa, D., Croxall, J. O., Duck, C. D. 1989. Foraging energetics of Antarctic fur seals in relation to changes in prey availability. *Ecology* 70: 596-606.
- Coulson, J. C. y Thomas, C. S. 1985. Changes in the biology of the Kittiwake *Rissa tridactyla*: a 31-year study of a breeding colony. *J. Anim. Ecol.* 54: 9-26.
- Coulson, J.C. y White, E. 1956. A study of colonies of the Kittiwake *Rissa tridactyla*. *Ibis* 98:63-79.
- Curio, E. 1983. Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125: 400-404.
- Emlen, S. y Demong, N. 1975. Adaptive significance of synchronized breeding in a colonial bird: a new hypothesis. *Science* 188: 1029-1031.
- Feldkamp, S. D., DeLong, R. L., Antonelis, G. A. 1989. Diving patterns of California sea lions, *Zalophus californianus*. *Canadian Journal of Zoology* 67: 872-883.
- Frere, E. y Gandini, P.A. 2001. Aspects of the breeding biology of the Red-Legged Cormorant *Phalacrocorax gaimardi* on the atlantic coast of South America. *Marine Ornithology* 29:67-70.
- Frere, E., Quintana, F. y Gandini, P. 2005. Cormoranes de la costa patagónica: estado poblacional, ecología y conservación. *Hornero* 20: 35-52.
- Gochfeld, M. 1980. Mechanisms and adaptive value of reproductive synchrony in

- colonial seabirds. En: Behavior of marine animals. Vol.4: Marine birds. J. Burguer, B. L. Olla, y H. E., Winn (Editores). Plenum Press, New York.
- Grau, C. R. 1996. Nutritional Needs for egg formation in the shag *Phalacrocorax aristotelis*. Ibis 138:756-764.
- Johnsgard, P.A. 1993. Cormorants, darters and pelicans of the world. Smithsonian Institution Press. Washington and London.
- Johnson, A. W. 1965. The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia and Perú. Establ. Gráficos. Buenos Aires.
- Haller, M. J., Meister, C. M., Monti, A. J. A. y Weiler, N. 1997. Hoja Geológica 4366-II. Puerto Madryn.
- Hamer, K. C., Schreiber, E. A. y Burger, J. 2002. Breeding biology, life histories, and life-history environment interactions in seabirds. En: Biology of marine birds. E. A. Schreiber, y J. Burger (Editores). Pp:217-262. CRC Press. Florida.
- Harris, M. P. 1979. Population dynamics of the Flightless cormorant, *Nonnopterum harrisi*. Ibis 121: 135-146.
- Harris, M. P., Wanless, S. y Elston, D. A. 1998. Age related effects of a nonbreeding event and winter wreck on the survival of Shags *Phalacrocorax aristotelis*. Ibis 140: 310-314
- Harrison, P. 1985. Seabirds: an identification guide. Houghton Mifflin, Boston, Massachusetts.
- Hipfner, J. M. 1997. The effects of parental quality and timing of breeding on the growth of nestling Thick-billed Murres. Condor 99:353-360.
- Hipfner, J. M., Gaston, A. J., Martin, D. L. y Jones, I. L. 1999. Seasonal declines in replacement egg-layings in a long-lived Arctic seabird: costs of late breeding or variation in female quality? Journal of Animal Ecology 68:988-998.

- Hipfner, J. M. 2001. Fitness-related consequences of relaying in an arctic seabird: survival of offspring to recruitment age. *Auk* 118:1076-1080.
- Hipfner, J. M., Gaston, A. J., Storey, A. E. 2001. Nest-site safety predicts the relative investment made in first and replacement eggs by two long-lived seabirds.
- Hipfner, J. M. y Gaston, A. J. Growth of nestling Thick-billed Murres (*Uria lomvia*) in relation to parental experience and hatching date. *Auk* 119: 827-832.
- Hipfner, J.M. Charleton, K. y Davies, W.E. 2004. Rates and consequences of relaying in Cassin's auklets *Ptychoramphus aleuticus* and Rhinoceros auklets *Cerorhinca monocerata* breeding in a seasonal environment. *Journal of Avian Biology* 35:224-236.
- Kalmbach, E., Ramsay, S. C., Wendeln, H. y Becker, P. H. 2001. A study of neotropic cormorants in Central Chile: Possible effects of El Niño. *Waterbirds* 24(3): 345-351.
- Keegan, T. W. y Crawford, J. A. 1993. Renesting by Río Grande Wild Turkeys after brood loss. *Journal of Wildlife Management* 57:801-804.
- Lack, D. 1954. The natural regulation of animal numbers. Clarendon Press, Oxford..
- Lack, D. 1967. Interrelationships in breeding adaptations as shown by marine birds. En: Proceedings of the XIV International Ornithological Congress. D.W. Snow (Editor). Pp 3-42. Blackwell Scientific Publications, Oxford..
- Lack, D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. Methuen, London.
- Libenson, L. 1997. Aspectos de la biología reproductiva de *Phalacrocorax magellanicus* y *P. albiventer* en el Puerto de Comodoro Rivadavia (Chubut: Argentina). *Neotrópica* 43 (109-110): 73-77.
- Malacalza, V. E. 1995. Aportes al conocimiento de la biología reproductiva de

- Phalacrocorax magellanicus* (Aves: Phalacrocoracidae). Neotrópica 41(105-106): 27-30.
- Malacalza, V. E y Navas, J. R. 1996. Biología y ecología reproductiva de *Phalacrocorax albiventer* (Aves: Phalacrocoracidae) en Punta león, Chubut, Argentina. Ornitología Neotropical 7:53-61.
- Malacalza, V. E, Bertellotti, N. M. y Poretti, T. I. 1997. Variación estacional de la dieta de *Phalacrocorax magellanicus* en Punta Loma (Chubut, Argentina). Neotrópica 43: 35-37.
- Massey, B. W. y Fancher, J. M. 1989. Renesting by California Least Terns. J. Field. Ornithol. 60: 350-357.
- McCullagh, P y Nelder, J. A. 1989. Generalized linear models, 2nd edn. Monographs on statistics and applied probability 37. Chapman and Hall, London.
- Martin, T.E. 1987. Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. Annu. Rev. Ecol. Syst. 18:453-487.
- Martín, L., Hannon, S. J. y Rockwell, R. F. 1989. Clutch-size variation and patterns of attrition in fecundity of Willow Ptarmigan. Ecology 78: 2504-2511.
- Milonoff, M. 1989. Can nest predation limit clutch size in precocial birds? Oikos 55:424-427.
- Millones, A., Frere, E., Gandini, P. 2003. Dieta del cormorán gris (*Phalacrocorax gaimardi*) en la ría de Puerto Deseado, Santa Cruz, Argentina. VII Congreso de Ornitología Neotropical. Octubre 5-11. Puyehue, Chile.
- Monaghan, P., Uttley, J. D. y Burns, M. D. 1992. Effect of changes in food availability on reproductive effort in Arctic terns *Sterna paradisaea*. Ardea 80 (1): 71-81.
- Monaghan, P. 1996. Relevance of the behavior of the seabirds to the conservation of marine environments. Oikos 77:227-237.

- Monaghan, P., Walton, P., Wanless, S., Uttley, J. D., Burns, M. D. 1994. Effects of prey abundance on the foraging behaviour, diving efficiency and time allocation of the breeding guillemots *Uria aalga*. *Ibis* 136: 214-222.
- Moreno, J., Barbosa, A., Potti, J. y Merino, S. 1997. The effects of hatching date and parental quality on chick growth and creching age in the Chinstrap Penguin (*Pygoscelis antarctica*): a field experiment. *Auk* 114: 47-54.
- Moreno, J. 1998. The determination of seasonal declines in breeding success in seabirds. *Etología* 6: 17-31.
- Murphy, R. C. 1936. Oceanic birds of South America. Vol. II. New York: Natural History Museum.
- Murphy, E. C., Springer, A. M., Roseneau, D. G. 1991. High annual variability in reproductive success of kittiwakes (*Rissa tridactyla*) at a colony in western Alaska. *Journal of Animal Ecology* 60: 515-534.
- Nilsson, J. A. 1994. Energetic bottle-necks during breeding and the reproductive cost of being too early. *Journal of Animal Ecology* 63:200-208.
- Nisbet, I. C. T. y Welton, M. J. 1984. Seasonal variation in breeding success of Common Tern: consequences of predation. *Condor* 86: 53-60.
- Ollason, J. C. y Dunnet, G.M. 1988. Variation in breeding success in fulmars. En: Reproductive success. T. H. Clutton-Brock (Editor). Pp 263-278. Chicago University Press, Chicago.
- Parsons, J, 1975. Seasonal variation in the breeding success of the Herring Gull: an experimental approach to pre-fledging success. *Journal of Animal Ecology* 44: 553-573.
- Parsons, J. 1976. factors determining the number and size of eggs laid by the Herring Gull: *Condor* 78: 481-492.

- Perrins, C.M. 1970. The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112:242-255.
- Pierotti, R. y Bellrose, C. A. 1986. proximate and ultimate causation of egg size and the "third-chick disadvantage" in the Western Gull. *Auk* 103: 401-407.
- Punta, G. y Saravia, J. 1993. Distribución, abundancia y aspectos de la biología reproductiva del cormorán cuello negro (*Phalacrocorax magellanicus*) en la provincia del Chubut, Argentina. *Hornero* 13: 295-298
- Punta, G. E., Saravia, J. R. C. y Yorio, P. M. 1993. The diet and foraging behavior of two patagonian cormorants. *Marine Ornithology* 21: 27-36-
- Punta, G., Yorio, P., Saravia, J. y García Borboroglu, P. 2003 (a). Breeding habitat requirements of the imperial cormorant and rock shag in central Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 26 (2): 176-183.
- Punta, G, Yorio, P, Herrera, G y Saravia, J. 2003 (b). Biología reproductiva de los cormoranes imperial (*Phalacrocorax atriceps*) y cuello negro (*P. magellanicus*) en el golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *Hornero* 18 (2): 103-111.
- Punta, G., Yorio, P. y Herrera, G. 2003 (c). Temporal patterns in the diet and food partitioning in imperial cormorants (*Phalacrocorax atriceps*) and Rock Shags (*P. magellanicus*) breeding at Bahía Bustamante, Argentina. *Wilson Bulletin* 115(3): 307-315.
- Quintana, F. y Yorio, P. 1998. Kelp gull *Larus dominicanus* predation on an Imperial Cormorant *Phalacrocorax atriceps* colony in Patagonia. *Marine Ornithology* 26: 84-85.
- Quintana, F., Yorio, P. y García Borboroglu, P. 2002. Aspects of the breeding biology of the neotropic cormorant *Phalacrocorax olivaceus* at golfo San Jorge, Argentina. *Marine Ornithology* 30: 25-29.
- Quintana, F., Yorio, P., Lisnizer, N., Gatto, A. y Soria, G. 2004. Diving behavior and

- foraging areas of the neotropic cormorant at a marine colony in Patagonia, Argentina. *Wilson Bulletin* 116 (1): 83-88.
- Safina, C., Burger, J., Gochfeld, M. y Wagner, R. H. 1988. Evidence for prey limitation of common and roseate tern reproduction. *Condor* 90: 852-859.
- Schreiber, R. W. 1977. Maintenance behavior and communication in the brown pelican. *Am. Ornith. Un., Ornithol. Monogr.* 22:1-78.
- Schreiber, E. A. 2002. Climate and weather effects on seabirds. En: *Biology of marine birds*. E.A. Schreiber, y J. Burguer (Editores). Pp 179-215. CRC Press, Florida
- Schreiber, E. A. y Burguer, J. 2002. Seabirds in the marine environment.. En: *Biology of marine birds*. E.A. Schreiber y J. Burguer (Editores). Pp 1-17. CRC Press, Florida.
- Svensson, E. 1997. Natural selection on avian breeding time: casualty, fecundity-dependent and fecundity-independent selection. *Evolution* 51: 1276-1283.
- Siegel-Causey, D. 1986. Behaviour and affinities of the Magellanic Cormorant. *Notornis* 33: 249-257.
- Siegel-Causey, D y Hunt, G. L. 1981. Colonial defense behavior in Double Crested and Pelagic cormorants. *Auk* 98: 522-531.
- Simeone, A., Araya, B., Bernal, M., Diebold, E. N., Grzybowski, K., Michaels, M., Teare, J. A , Wallace, R. S. y Willis, M. J. 2002. Oceanographic and climatic factors influencing breeding colony attendance patterns of Humboldt penguins *Spheniscus humboldti* in central Chile. *Marine Ecology Progress Series* 227: 43-50.
- Storey, A. E. 1987. Adaptations for marsh nesting in Common and Forster's Terns. *Can. Journal of Zool.* 65: 1417-1420.
- Thompson, B., Knadle, G. E., Brubaker, D. L. y Brubaker, K.S. 2001. Nest success is

- not an adequate comparative estimate of avian reproduction. *Journal of Field Ornithology* 72: 527-536.
- Van Tets, G. F. 1965. A comparative study of some social communication patterns in the Pelecaniformes. *Ornithological Monographs* 2:1-88.
- Wanless, S. y Harris, M. P. 1988. The importance of relative laying date on breeding success of the Guillemot *Uria aalga*. *Ornis Scandinavica* 19:205-211.
- Wanless, S., Gremillet, D., Harris M. P. 1998. Foraging activity and performance of Shags *Phalacrocorax aristotelis* in relation to environmental characteristics. *J. Avian Biology* 29: 49-54.
- Weimerskirch, H. 2002. Seabird demography and its relationship with the marine environment. En: *Biology of marine birds*. E. A. Schreiber, y J. Burger (Editores). Pp 115-137. CRC Press. Florida.
- Wendeln, H., Becker, P. H. y Gonzalez-Solís, J. 2000. Parental care of replacement clutches in common terns (*Sterna hirundo*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 47: 382-392.
- Williams, C. G. 1966. Natural selection, the costs of reproduction and a refinement of Lack's principle. *American Naturalist* 100: 687-690.
- White, S. C., Robertson, W. B., Ricklefs, R. E. 1976. The effect of hurricane Agnes on growth and survival of tern chicks in Florida. *Bird-Banding* 47:54-71.
- Woller, R. D. 1980. Repeat laying by Kittiwakes *Rissa tridactyla*. *Ibis* 122: 226-229.
- Yorio, P., Swann, S. y Boersma, P. D. 1996. Breeding biology of the dolphin gull (*Larus scoresbii*) at Punta Tombo, Argentina. *Condor* 98:208-215.
- Yorio, P., Frere, E., Gandini, P. y Harris, G. 1998. Atlas de la distribución reproductiva de aves marinas en el litoral patagónico argentino. Plan de manejo integrado de la zona costera patagónico Argentina. Fundación Patagonia Natural y Wildlife

Conservation Society. Inst. Salesiano de Artes Gráficas. Buenos Aires,
Argentina.

CAPÍTULO 4

ANÁLISIS ESTACIONAL DE LA DIETA DEL CORMORÁN CUELLO NEGRO EN PUNTA LOMA

INTRODUCCIÓN

Los cormoranes son aves marinas buceadoras que obtienen su alimento debajo del agua, propulsándose con sus patas (Ashmole 1971). Se alimentan principalmente de peces y pequeños invertebrados que capturan durante sus buceos en aguas cercanas a la costa (Johnsgard 1993). La mayoría de las especies presenta un patrón de buceo caracterizado por inmersiones prolongadas, seguidas de cortos intervalos de recuperación en superficie (Cooper 1986). A pesar de este patrón generalizado, datos comparativos de la duración de los buceos y el tiempo de recuperación en superficie, sugieren que las aves pueden emplear su tiempo debajo del agua en diferente forma, dependiendo del tipo de presas que consumen, su distribución, abundancia y disponibilidad; la profundidad de los buceos, las características del fondo, etc. (Ydenberg 1988, Monaghan *et al.* 1994, Wanless *et al.* 1998).

Dado que el tipo de presa ingerida puede afectar el patrón de buceo de las aves marinas, los estudios de dieta han permitido interpretar cambios en su comportamiento de buceo y alimentación (Wanless *et al.* 1992, 1993; Suryan *et al.* 2000, Casaux *et al.* 2001, Kato *et al.* 2003). Por otro lado, los cambios en la dieta de las aves marinas podrían reflejar alteraciones en la disponibilidad de presas en un área dada (Crawford y Dyer 1995, Monaghan 1996, Suryan *et al.* 2002) Sin embargo, estas relaciones son difíciles de establecer en la práctica debido a que un cambio dado en las poblaciones de

presas puede producir efectos muy diferentes en distintas especies de aves marinas, dada la gran variabilidad en su capacidad de explotar presas alternativas (Vader *et al.* 1990, Hamer *et al.* 1991, Crawford y Dyer 1995). Por ejemplo, muchas especies son oportunistas y capaces de cambiar sus estrategias de alimentación y dieta frente a fluctuaciones en las fuentes de alimento (Burguer y Piatt 1990, Croll 1990, Berruti *et al.* 1993, Montevecchi y Myers 1995, 1996) o a modificaciones en sus áreas de alimentación (Ainley *et al.* 1996). Por otro lado, cambios en la dieta pueden estar relacionados con cambios en los requerimientos individuales de las aves, como el aumento en la calidad y cantidad de alimento durante la etapa reproductiva o con la facilidad de entregar determinadas presas a los pichones (Annett y Pierotti 1989, Pierotti y Annett 1990, Green y Williams 1997, Litzow *et al.* 2002). Por lo tanto, para predecir o interpretar correctamente cambios en la dieta es esencial contar con información sobre las preferencias de una especie frente a múltiples presas y situaciones posibles. Esto requiere también estudios sobre la abundancia de presas, su calidad y su accesibilidad para las aves, lo cual para el caso de las aves que se alimentan en el mar, es en general muy difícil de realizar.

La dieta del CCN ha sido estudiada en varias colonias, tanto en el extremo norte de su distribución (Malacalza *et al.* 1997), como en colonias ubicadas en el golfo San Jorge (Punta *et al.* 1993, 2003, Cella *et al.* 2003), Puerto Deseado (Gandini y Frere, datos no publicados) y el canal de Beagle en Tierra del Fuego (Ghys *et al.* 2003). En todas las colonias estudiadas, esta especie mostró una dieta compuesta principalmente por peces bentónicos (Notothenidae) y en menor proporción, por unas pocas especies de peces pelágicos, demersales e invertebrados marinos (cefalópodos, poliquetos y crustáceos) (ver Frere *et al.* 2005 para una revisión). Si bien no existe demasiada información sobre la dieta fuera del período reproductivo, resultados obtenidos a partir

de un número pequeño de pellets recolectados en la colonia de Punta Loma sugieren que, durante el invierno, las aves consumen los mismos items presa que durante la temporada reproductiva (Malacalza *et al.* 1997).

La hipótesis marco de esta tesis (ver Capítulo 1) propone la existencia y utilización por parte del CCN de fuentes de alimento cercanas a las colonias y relativamente permanentes, pero de baja abundancia y/o accesibilidad, y/o rendimiento energético. Los estudios anteriormente mencionados fundamentan en alguna medida dicha hipótesis al confirmar que el CCN se alimenta básicamente de especies bentónicas. Tanto los notothenidos como los poliquetos (principales presas del CCN) son especies sedentarias. Los notothenidos viven varios años y los poliquetos como *Eunice* tienen ciclos de vida multianuales, y ambos están presentes en un mismo área durante toda su vida (Hureau 1970, L. Orenzans, com. pers.). Estos dos grupos de organismos bentónicos constituirían entonces un recurso relativamente predecible y permanente pero de baja accesibilidad y bajo contenido energético de acuerdo a sus hábitos de vida y valor energético (ver Introducción). A los fines de esta tesis fue necesario conocer la dieta del CCN en Punta Loma tanto durante la temporada reproductiva como no reproductiva, de manera de poder predecir e interpretar posibles cambios estacionales en el comportamiento de buceo y en la utilización de las áreas de alimentación (Capítulo 5). Así, los objetivos de este capítulo si bien son de carácter descriptivo, apuntan a obtener evidencias complementarias para el análisis de la hipótesis central de la tesis. Estos son:

- 1) Estudiar la composición de la dieta del CCN en Punta Loma.
- 2) Analizar las variaciones anuales y estacionales en la misma.

Los resultados de este capítulo permitirán relacionar de manera comparativa el tipo de presa consumida con el patrón de buceo y alimentación observado y con las

características de las áreas de alimentación en la colonia de Punta Loma (Capítulo 5 y 6). Por otro lado, este estudio constituye el primer análisis realizado de manera sistemática, durante dos temporadas consecutivas, sobre la dieta del CCN y su variación estacional y anual en la colonia de Punta Loma.

METODOLOGÍA

Recolección de muestras e identificación de presas

El estudio de la dieta del CCN en Punta Loma se realizó durante las temporadas no reproductivas y reproductivas de los años 2002 y 2003. El análisis se realizó mediante el estudio de “pellets” o bolos residuales. Estos pellets contienen restos duros, no digeribles, recubiertos por mucosa estomacal y son regurgitados periódicamente por los cormoranes (Johnsgard 1993). Algunos autores sostienen que los pellets no evalúan correctamente la dieta de las aves ya que en ellas las presas blandas no están representadas, los otolitos y huesos de peces pequeños están subestimados o son difíciles de identificar por la erosión que experimentan en el tracto digestivo y distintas presas tiene distinto grado de digestibilidad por lo tanto no se encuentran con la misma probabilidad (Duffy y Jackson 1986, Jobling y Breiby 1986, Johnstone *et al.* 1990). Sin embargo, éste representa un método muy poco invasivo, que permite obtener un mayor número de muestras y es muy útil al momento de hacer comparaciones entre temporadas (Duffy y Laurenson 1983, Duffy y Jackson 1986, , Barret *et al.* 1990, Harris y Wanless 1993).

Dado que los cormoranes en Punta Loma nidifican sobre las paredes de los acantilados, es difícil coleccionar pellets, ya que la mayoría de ellos caen al agua. Por lo tanto, para obtener un número adecuado de muestras para el estudio fue necesario

complementar la búsqueda de pellets en los nidos con la recolección de los mismos en unas estructuras diseñadas especialmente para esta situación. Estas estructuras consistían en bandejas de malla metálica tipo mosquitero (2 mm), amuradas a la pared del acantilado, debajo de distintos sectores con nidos. Las mismas fueron colocadas en las temporadas no reproductivas, mientras las aves se encontraban en el mar, de manera de minimizar potenciales disturbios. Se colocaron 10 bandejas de 1,20 x 0,40 metros, involucrando aproximadamente 30 nidos de distintos sectores de la colonia (Figura 1).



Figura 1: Colectores de pellets instalados bajo los nidos del Cormorán Cuello Negro en la colonia de Punta Loma.

Los pellets fueron recolectados en estas bandejas desde la parte superior del acantilado. La recolección se realizó con una frecuencia diaria a semanal de acuerdo a las condiciones climáticas (particularmente la dirección e intensidad del viento), dado el riesgo que implica acceder a los nidos desde el borde superior del acantilado. De esta

manera, se obtuvieron 68 y 53 pellets en las temporadas no reproductivas 2002 y 2003, respectivamente (mayo a agosto) y 131 y 108 pellets en los últimos días de incubación y primeras semanas de cría de pichones de los mismos años (noviembre - febrero).

Las muestras fueron envasadas en bolsas plásticas individuales, rotuladas y conservadas en frío para su posterior análisis. Una vez en el laboratorio, las muestras descongeladas se fijaron en formol al 10 % y fueron sometidas a una tinción con solución de rojo de alizarina para facilitar el reconocimiento y la separación de huesos (según Gosztonyi 1984). Se dejaron reposar las muestras durante 1 - 2 días para permitir la coloración del material óseo. Bajo lupa binocular 50X se separaron las piezas que permitieron el reconocimiento de las presas ingeridas tales como huesos craneanos, otolitos, picos de cefalópodos, mandíbulas de poliquetos, fragmentos de exoesqueleto, molinillos gástricos y quelas de crustáceos, etc. Para la identificación se usaron distintas guías y claves (Orenzans 1975, Fauchald 1979, Boschi *et al.* 1992, Gosztonyi y Kuba 1996) y material de referencia perteneciente a: Dr. Atila Gosztonyi, Dr. José María Orenzans, Dra. María Edith Ré y Dra. Catalina Pastor (Área de Biología y Manejo de Recursos Acuáticos, Cenpat, Conicet).

Las presas se identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible. Para cada presa se calculó la frecuencia de ocurrencia, definida como el número de pellets en que estuvo presente un determinado ítem, dividido el número total de muestras, expresada de manera porcentual (Ashmole y Ashmole 1967). Dado el grado de digestión que presentaban algunas piezas encontradas en los pellets resultó muy difícil calcular el número de individuos de distintas especies presa halladas en los pellets. Por lo tanto, solamente se contabilizaron los poliquetos y cefalópodos, cuyos restos duros no se degradan fácilmente e inducen poco error en el cálculo del número mínimo de individuos por pellet. Este análisis se realizó, para cada periodo de estudio, a partir de

25 pellets tomados al azar del total de muestras de la temporada. Para ello, se agruparon los pares de mandíbulas de poliquetos de acuerdo a la especie y tamaño y los picos superiores e inferiores de cefalópodos y se contó el número de individuos encontrados en cada pellet.

Análisis estadístico

Para estudiar las diferencias en la composición de la dieta entre las temporadas reproductiva y no reproductiva, los datos fueron agrupados en niveles taxonómicos mayores: peces, poliquetos, crustáceos y cefalópodos. Los moluscos no cefalópodos (mayormente bivalvos) no fueron incluidos en este análisis ya que no se puede comprobar que fueran parte de la dieta. Es probable que muchos fragmentos de valvas y conchas hayan sido utilizados como gastrolitos al igual que las piedras o que fueran ingeridos accidentalmente al atrapar una presa (Velandy y Freire 1999).

Las diferencias entre temporadas en la composición de grupos de presas presentes en la dieta, se analizaron mediante técnicas multivariadas incluidas en el paquete estadístico PRIMER (Clarcke 1993). No fue posible agrupar las muestras obtenidas en años diferentes para una misma temporada, debido a que se encontraron diferencias significativas entre ellas (Anosim, $p < 0,05$, ver abajo). Por lo tanto, se optó por hacer un análisis para cada año de estudio. En primer lugar, se construyó una matriz de similitud utilizando el índice de Bray-Curtis (Bray y Curtis 1957), que calcula la similitud entre cada par de muestras. Los datos generados por esta matriz se ordenaron en un espacio bidimensional mediante un Método de Escaleo no métrico Multidimensional (MDS, Non-metric multidimensional scaling), de manera de obtener una visualización espacial de la similitud entre las muestras. Se utilizó el valor de Stress para evaluar el ajuste entre el ordenamiento gráfico en dos dimensiones (MDS) y la

similitud entre las muestras (Clarke y Warwick 2001). Si este índice toma valores menores a 0,1, la ordenación en dos dimensiones es buena de manera tal que una solución en tres o más dimensiones no agregaría información adicional sobre la estructura general de la muestra. Valores de Stress entre 0,1 y 0,2 sugieren contrastar los resultados con algún otro método de ordenamiento y valores superiores a 0,3 sugieren incluir más dimensiones en el ordenamiento. Luego se analizaron las diferencias estadísticas entre temporadas mediante un Análisis de Similitud de un factor (Anosim) para cada año de estudio (Clarke y Warwick 2001) el cual representa un equivalente multivariado del Anova de una vía. El procedimiento Anosim utiliza la matriz de similitud para calcular un estadístico R , que se aproxima a 1 cuando la similitud entre muestras de un mismo grupo es mayor que entre muestras de diferentes grupos, y se aproxima a cero en el caso contrario. Mediante un proceso de aleatorización se buscó la probabilidad de que ese valor R se haya obtenido por azar. Finalmente se determinaron los grupos de presas que contribuían mayormente a la diferencia entre estaciones mediante el procedimiento Simper (Similarity Percentages Breakdown) (Clarke y Warwick 2001).

La misma metodología se utilizó para estudiar las diferencias en la composición de especies, familias o géneros presentes en la dieta (según el menor nivel taxonómico al que se determinó cada ítem presa). Para aquellos items que pudieron cuantificarse (cefalópodos y poliquetos) se estudiaron las diferencias entre temporadas en el número de individuos por pellet, mediante la prueba no paramétrica de Mann-Whitney, debido a que no se cumplieron los supuestos de normalidad y homocedacia.

RESULTADOS

Descripción general

El análisis de los restos encontrados en los pellets indicó que el CCN se alimentó de una amplia variedad de presas durante las temporadas reproductiva y no reproductiva. Teniendo en cuenta todas las temporadas de estudio, se identificaron al menos 19 items diferentes en su dieta. Tanto durante la temporada reproductiva como durante la no reproductiva, las presas dominantes fueron los peces con una frecuencia de ocurrencia entre 60 y 80 %, y los poliquetos de la familia Eunicidae, presentes en más del 80 % de las muestras (Tabla 1). Se reconocieron al menos ocho especies de peces siendo los más frecuentes los de los géneros *Patagonotothen*, *Ribeiroclinus* y *Helcogrammoides*. Es posible, sin embargo, que algunos valores estén levemente sobrestimados dado que en el género *Patagonotothen* están agrupadas dos especies (*P. sima* y *P. cornucola*) y que las frecuencias de *Helcogrammoides cunnighami* y *Ribeiroclinus eigenmani* están agrupadas por la dificultad en diferenciar los otolitos de estas dos especies con un alto grado de digestión.

	No reproductiva		Reproductiva	
	2002	2003	2002	2003
PECES	75,00	81,13	83,21	61,11
<i>Patagonotothen sp.</i>	60,29	69,81	53,44	29,63
<i>Helcogrammoides cunnighami.</i> – <i>Ribeiroclinus eigenmanni</i>	57,35	56,60	65,65	49,00
<i>Agonopsis chiloensis</i>	1,47	5,66	23,66	7,41
<i>Triathalassothia argentina</i>	0,00	3,77	8,40	2,78
<i>Raneya brasiliensis</i>	0,00	0,00	1,53	0,00
<i>Bovichtys argentinus</i>	0,00	0,00	0,76	0,00
<i>Engraulis anchoita</i>	1,47	0,00	0,00	0,00
Peces indeterminados	19,12	7,55	7,63	7,41
POLIQUETOS	94,12	79,25	96,18	94,44
<i>Eunicidae</i>	89,71	73,58	84,73	88,89
<i>Nereidae</i>	61,76	41,51	62,60	37,96
<i>Polynoidae</i>	33,82	15,09	38,17	17,59
Poliquetos indeterminados	1,47	1,89	0,76	0,93
CEFALÓPODOS	54,41	22,64	38,17	46,30
CRUSTÁCEOS	79,41	41,51	24,43	35,19
<i>Betaeus truncatus</i>	66,18	32,08	12,98	20,37
<i>Munida sp.</i>	0,00	3,77	0,76	4,63
<i>Peltarion spinosolum</i>	2,94	5,66	0,76	0,00
<i>Nauticaris magellanica</i>	4,41	0,00	0,76	0,00
<i>Halycarcinus planatus</i>	2,94	0,00	0,00	1,85
<i>Peisos petrunkevitchi</i>	0,00	0,00	0,00	1,85
Isópoda	0,00	1,89	6,11	0,93
Brachiura indeterminados	0,00	1,89	3,82	0,93
Crustáceos indeterminados	23,53	0,00	2,29	4,63
INDETERMINADOS	2,94	3,77	3,82	2,78

Tabla 1: Frecuencias de ocurrencia (%) de las presas presentes en bolos residuales del Cormorán Cuello Negro en Punta Loma durante las etapas reproductivas y no reproductivas de los años 2002 (n = 68 y 131, respectivamente) y 2003 (n = 53 y 108, respectivamente).

Los crustáceos y cefalópodos tuvieron un segundo orden de importancia en la dieta encontrándose con frecuencias de ocurrencia muy variables entre temporadas (del 24 al 79 % y del 22 al 54 %, respectivamente) (Tabla 1). El crustáceo predominante fue *Betaeus truncatus* mientras que las otras especies se encontraron en frecuencias mucho más bajas y solamente en algunas temporadas de estudio (Tabla 1). En cuanto a los cefalópodos, los picos encontrados fueron de tamaño pequeño, los cuales no permitieron su identificación específica dado que no existen descripciones morfológicas de todas las especies (en tamaños tan pequeños) presentes en el golfo Nuevo. Los moluscos no cefalópodos se encontraron con las mismas frecuencias que los cefalópodos y los crustáceos (entre un 22 y 50 % de los pellets), aunque como se mencionó anteriormente, no se puede asegurar que formen parte de la dieta (Tabla 2). Por otro lado, se encontraron en los pellets otros elementos que tampoco formarían parte de la dieta como algas (en más del 50 % de las muestras), piedras (hasta un 22 %) y parásitos (mayormente nematodos, hasta en el 32 % de los pellets durante la temporada reproductiva) (Tabla 2).

	No reproductiva		Reproductiva	
	2002	2003	2002	2003
MOLUSCOS NO CEFALÓPODOS	50,00	22,64	43,51	38,89
PIEDRAS	22,06	1,89	12,98	6,48
ALGAS	51,47	56,60	46,56	60,19
PARÁSITOS	16,18	1,89	23,66	32,41
Nematodes	16,18	1,89	24,43	30,56
Larva acantocéfala	0,00	0,00	1,53	3,70

Tabla 2: Frecuencia de ocurrencia (%) de elementos no incluidos en la dieta del Cormorán Cuello Negro, presentes en los bolos residuales recolectados durante las temporadas reproductivas y no reproductivas de los años 2002 y 2003.

Variación estacional y anual

Para los dos años de estudio, la composición de la dieta (en cuanto a presencia o ausencia de los diferentes grupos de presas) mostró una amplia superposición entre la estación reproductiva y no reproductiva). La resolución del MDS en dos dimensiones (stress < 0,1; lo que indica una ajustada relación con el patrón natural (Clarke y Warwick 2001)) muestra los puntos pertenecientes a muestras de la temporada reproductiva superpuestos con casi la totalidad de las muestras de la temporada no reproductiva (Figura 1). Los resultados obtenidos a partir del análisis Anosim soportaron las mismas conclusiones. Así, aunque se encontraron diferencias significativas entre la dieta de la temporada reproductiva y no reproductiva durante el 2002, el valor de R obtenido, fue muy pequeño, con lo cual la superposición entre estaciones es igualmente amplia ($R = 0,151$; $p < 0,001$). Durante el 2003, el solapamiento en la composición de la dieta durante la temporada reproductiva y no reproductiva fue aún más marcado ($R = 0,048$, $p = 0,06$).

El procedimiento Simper mostró que los crustáceos y los cefalópodos fueron los grupos que contribuyeron mayormente a las diferencias estacionales en la dieta para el año 2002, al ser consumidos con mayor frecuencia en el invierno. Los peces también contribuyeron a dichas diferencias, aunque en menor medida, al registrarse con mayor frecuencia durante el verano. Por su parte, los poliquetos fueron el único grupo que no contribuyó a las diferencias entre temporadas (Tabla 3).

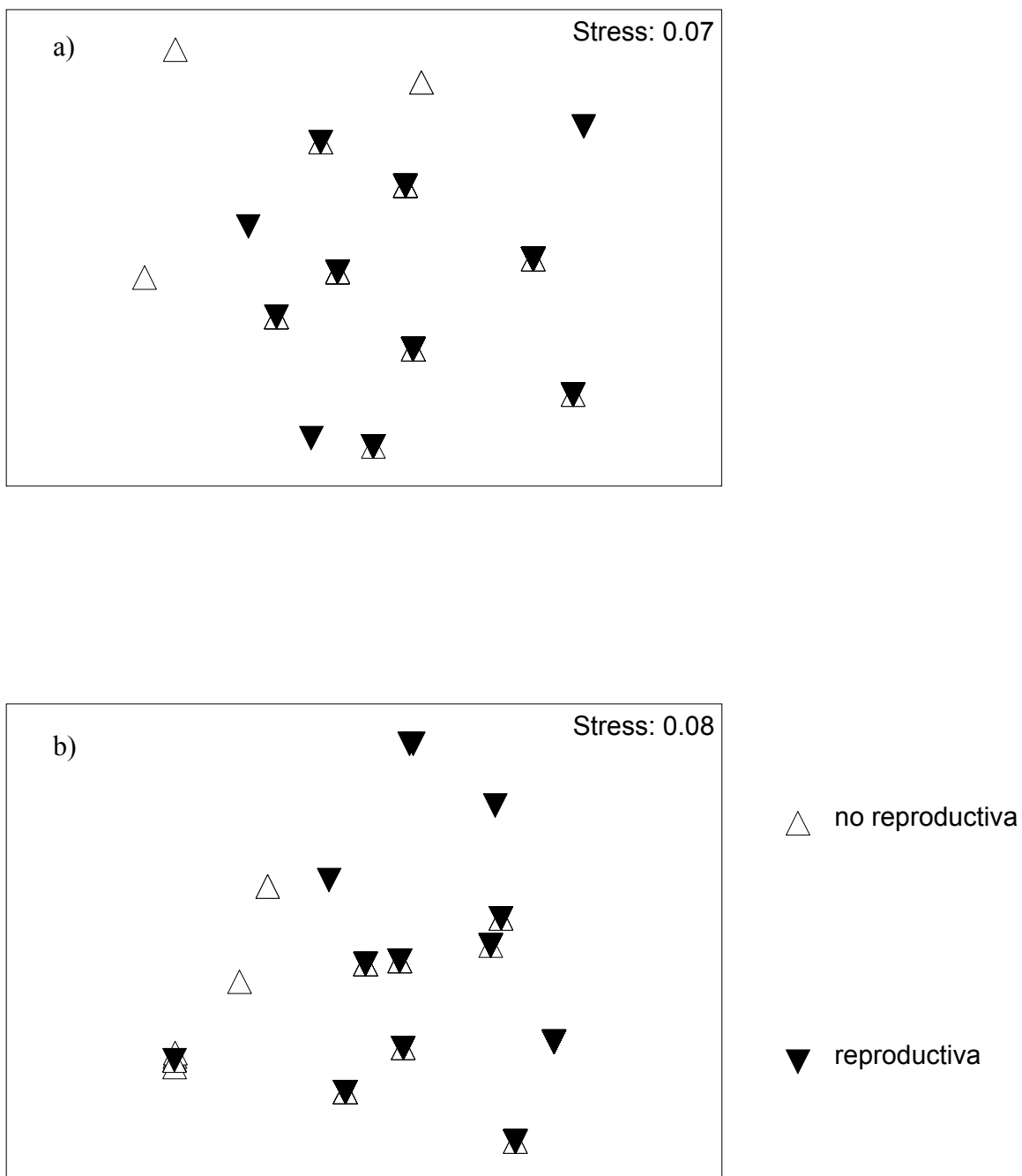


Figura 1: Ordenación espacial en dos dimensiones de las muestras de dieta de las temporadas reproductivas y no reproductivas del año 2002 (a) y 2003 (b), obtenida mediante el método de Escaleo no métrico Multidimensional (MDS) a partir de la matriz de Bray Curtis. Cada punto representa un bolo residual o pellet.

Grupo	Frecuencia	Frecuencia	Contribución	Contribución
	No reproductiva	Reproductiva	(%)	Acumulada (%)
Crustáceos	0,79	0,25	39,90	39,90
Cefalópodos	0,54	0,38	30,33	70,23
Peces	0,75	0,83	22,66	92,89
Poliquetos	0,94	0,96	7,11	100

Tabla 3: Contribución de los diferentes grupos de items presa a las diferencias encontradas en la composición de la dieta entre las temporadas reproductiva y no reproductiva del año 2002. (*Frecuencia* representa la frecuencia de ocurrencia en la dieta y *Contribución* indica el porcentaje de disimilitud explicado).

Al analizar las diferencias en la dieta de acuerdo a las especies (o géneros o familias) presentes en la dieta, los resultados fueron similares a los encontrados para los grupos. En el año 2002, existieron diferencias marginalmente significativas entre la composición de la dieta durante las temporadas reproductiva y no reproductiva, dadas por un valor de p cercano a 0,05 y un R muy bajo, indicando una amplia superposición entre estaciones (Anosim, $R = 0,043$, $p = 0,048$). El crustáceo *Betaeus truncatus*, fue la especie que más contribuyó a explicar las diferencias observadas de acuerdo al procedimiento Simper (Tabla 4). Por otro lado, durante el año 2003 no se encontraron diferencias en la composición específica de la dieta entre temporadas (Anosim, $R = 0,084$, $p = 0,06$).

En cuanto al número de poliquetos y cefalópodos registrados por pellet, se encontró un máximo de 81 y 14 individuos respectivamente. En el año 2002, se encontró un número similar de poliquetos por pellet en ambas temporadas ($29,6 \pm 17,8$ vs. $26,4 \pm 19,27$ individuos por pellet para la temporada reproductiva y no reproductiva, respectivamente) (Mann-Whitney, $Z = 0,68$, $p > 0,05$), mientras que en el año 2003 el

número de poliquetos fue menor en la temporada no reproductiva ($27,3 \pm 17,8$ vs. $11,8 \pm 11,1$ individuos por pellet) (Mann-Whitney, $Z = 3,41$, $p < 0,05$). Los cefalópodos también se encontraron en números similares en ambas temporadas del 2002 ($1,3 \pm 2,3$ vs. $1,1 \pm 1,3$ individuos por pellet para la temporada reproductiva y no reproductiva, respectivamente) (Mann-Whitney, $Z = -0,62$, $p > 0,05$) y en menor cantidad durante la temporada no reproductiva del 2003 ($1,9 \pm 3,2$ vs. $0,2 \pm 0,4$) (Mann-Whitney, $Z = 2,25$, $p < 0,05$).

Especie	Frecuencia	Frecuencia	Contribución	Contribución
	No Reproductiva	Reproductiva	(%)	Acumulada (%)
<i>Betaeus truncatus</i>	0,66	0,13	18,33	18,33
<i>Polynoidae</i>	0,34	0,38	13,21	78,03
<i>Triathalassotia argentina</i>	0,00	0,08	2,50	94,59
<i>Nauticaris magellanica</i>	0,04	0,01	1,72	96,32
<i>Isopoda</i>	0,00	0,06	1,52	97,84
<i>Peltarion spinosolum</i>	0,03	0,01	1,06	98,90
<i>Halycarcinus planatus</i>	0,03	0,00	0,70	99,60
<i>Raneya brasiliensis</i>	0,00	0,02	0,40	100

Tabla 4: Contribución de las diferentes especies a las diferencias encontradas en la composición de la dieta entre las temporadas reproductiva y no reproductiva del año 2002. (*Frecuencia* representa la frecuencia de ocurrencia en la dieta y *Contribución* indica el porcentaje de disimilitud explicado).

DISCUSIÓN

La dieta del CCN en Punta Loma estuvo compuesta básicamente por especies bentónicas y dominada por peces como *Patagonotothen sp.*, *Ribeiroclinus eigenmanni* y *Helcogrammoides cunnighami* y poliquetos de la familia Eunicidae. Estos resultados coinciden con los estudios previos en la zona (Malacalza *et al.* 1997) y en otras colonias tales como las del golfo San Jorge (Punta *et al.* 1993, 2003, Cella *et al.* 2003), Puerto Deseado (Gandini y Frere, datos no publicados) y canal de Beagle en Tierra del Fuego (Ghys *et al.* 2003) (ver Frere *et al.* 2005 para una revisión). En la mayoría de estos estudios, los crustáceos y cefalópodos también ocuparon un segundo lugar. Aunque varios ítem conformaron la dieta del CCN en Punta Loma, las presas dominantes fueron escasas, lo que sugiere un patrón general de alimentación restringido a unas pocas especies bentónicas con la posibilidad de explotar en forma oportunista otras presas de acuerdo a su disponibilidad.

A diferencia de lo reportado previamente para el área de estudio y para otras localidades, la presencia esporádica de especies pelágicas como *Odontesthes smitti*, *Merluccius hubbsi* o *Engraulis anchoita*, no fue registrada en este trabajo. Algunos de los trabajos mencionados, y luego de un análisis cualitativo de la composición de la dieta del CCN entre la temporada reproductiva y no reproductiva, sugieren diferencias estacionales en la composición dietaria de esta especie. Punta *et al.* (1993) registran para cuatro colonias vecinas del golfo San Jorge, la presencia de tres especies de peces y un alto consumo de crustáceos y cefalópodos durante el ciclo reproductivo y sólo una especie de pez, ausencia de pulpos y menor consumo de crustáceos y poliquetos durante el invierno. Malacalza *et al.* (1997), por su parte, determinaron 16 especies de peces en la dieta y un mayor consumo de cefalópodos y crustáceos en el invierno. Como se

mencionó, ambos estudios realizaron exclusivamente comparaciones estacionales cualitativas de la composición de la dieta por lo que sus conclusiones deben ser considerados con precaución. Los resultados aquí presentados muestran una amplia superposición entre temporadas en la dieta del CCN para la colonia de Punta Loma. La aparente discrepancia entre los resultados provenientes de este y otros estudios en cuanto a la similitud estacional de la composición de dieta del CCN, podría ser atribuible tanto a factores metodológicos de análisis de datos como a factores biológicos tales como la composición de las comunidades marinas de cada localidad, la existencia de variación interanual y/o la conducta oportunista de estas aves.

En líneas generales, los resultados obtenidos en este trabajo en cuanto a la similitud estacional de la composición de la dieta del CCN en Punta Loma, constituirían una evidencia más a favor de la hipótesis marco de esta tesis en lo que respecta a la existencia y uso por parte de los CCN, de fuentes de alimento relativamente similares y permanentes a lo largo del año. Sin embargo, aunque escasas, las diferencias estacionales encontradas en la composición dietaria del año 2002, sugieren, a su vez, la existencia de pequeños cambios que podrían estar relacionadas con fluctuaciones naturales en las poblaciones de las principales presas.

Los crustáceos (casi exclusivamente representados por una sola especie, *Betaeus truncatus*) y cefalópodos, resultaron ser los grupos que contribuyeron mayormente a las diferencias en la dieta entre las temporadas reproductivas y no reproductivas del año 2002, observándose los más frecuentemente durante el invierno. Lo observado, podría tener sustento en las características del ciclo biológico de algunas de las especies de estos grupos. Si bien no existe información sobre *Betaeus truncatus* en el golfo Nuevo, un estudio sobre esta especie en ambientes similares de la costa chilena (Lardies 1995) indica que la mayor abundancia de hembras ovígeras en el submareal se observa entre

los meses de junio y noviembre, siendo prácticamente nula durante el verano. Por lo tanto, *Betaeus truncatus* representa un recurso abundante y altamente energético durante la temporada no reproductiva de las aves (dado que las hembras de este crustáceo están ovígeras).

Entre los cefalópodos más comunes en la zona aledaña a la colonia se encuentran el Pulpito Tehuelche (*Octopus tehuelchus*) y el Pulpo Colorado (*Enteroctopus megalocyathus*). Ambas especies son de hábitos bentónicos, se localizan en sustratos rocosos, plataformas de abrasión del intermareal, cavidades del fondo o adheridos a la superficie inferior de las rocas. También dentro de conchillas de gasterópodos y bivalvos (Ré 1998). El pulpito Tehuelche es semélparo, encontrándose en general individuos de dos cohortes diferentes. No existe una fase larvaria en esta especie por lo cual los juveniles adoptan la vida bentónica del adulto. Los mayores tamaños encontrados en adultos de esta especie oscilan entre los 7-10 cm de largo de manto, con un peso que oscila entre los 120 y 180 gramos (Ré 1998). Esto sugiere que esta especie presenta durante todo el año tallas comestibles para el CCN, aunque podrían estar menos disponibles durante el verano debido a que se encuentran incubando (M. Ré, com. pers.) . En cuanto al Pulpo Colorado, se lo encuentra mayormente entre abril y noviembre a profundidades menores a 20 metros, migrando durante el verano a zonas más profundas (Ré 1998). Sin embargo, en el mes de abril el peso promedio es de 600 gramos, pudiendo el adulto alcanzar tamaños máximos entre 2,5 y 3,4 Kg. (Ré 1998), con lo cual esta especie difícilmente podría representar una presa disponible para el CCN.

Los dos grupos de mayor importancia en la dieta del CCN, tanto en verano como invierno, están constituidos por especies de hábitos netamente bentónicos lo que presupone menor movilidad y/o un acentuado sedentarismo. Dichas características

apoyan la idea de una fuente de alimento relativamente estable y predecible, al menos en términos espaciales. En cuanto a los peces, si bien no existe información sobre su abundancia estacional o sus ciclos reproductivos en la zona, se sabe que, en líneas generales, la mayoría de los notothenidos son especies sedentarias, que viven varios años, por lo cual están presentes en un mismo área durante toda su vida (Hureau 1970). Además, diversos estudios han señalado que, en general, los ensambles de peces del intermareal son altamente persistentes en el tiempo (Grossman 1982, Becklet 1985, Collette 1986). Estas comunidades están constituidas mayoritariamente por especies bentónicas las cuales pasan toda su vida en este ambiente, mientras que las especies transitorias visitan la zona intermareal principalmente durante las pleamares en épocas reproductivas habitando, sin embargo, la mayor parte de su ciclo vital en la zona submareal (Gibson 1999). De esta forma, es razonable esperar que los principales peces presa del CCN se encuentren todo el año en las áreas de alimentación de los cormoranes y que no se observen marcadas fluctuaciones estacionales en su abundancia. Por su parte, los poliquetos como *Eunice* sp., son especies con ciclos de vida multianuales, por lo que también constituirían una presa siempre presente en la zona.

Si bien los poliquetos aparecen como un ítem muy frecuente en la dieta de esta especie, su importancia ha sido cuestionada previamente. Estudios experimentales sobre la dieta de algunos cormoranes indican que la presencia de poliquetos en los pellets puede darse como el resultado del consumo de estas especies por los peces que ingieren los cormoranes (Casaux *et al.* 1995, Johnson *et al.* 1997), por lo cual el consumo evaluado a través de pellets puede estar sobrestimado. Sin embargo, en algunos casos, hay evidencias que sugieren que los poliquetos son efectivamente presas de estas aves. Una evidencia clara, la constituye el hecho de encontrar a los poliquetos libres en un contenido estomacal (y no sus mandíbulas empaquetadas dentro de restos de peces en

un regurgitado o pellet) (Punta *et al.* 1993, 2003; Coria *et al.* 1995), o hallar pellets que solamente contienen mandíbulas de poliquetos (Green *et al.* 1990, Leopold y Van Damme 2003). En este estudio, el número máximo de poliquetos encontrados en un pellet fue igual a 81 y el 23 % de los pellets contenían poliquetos y no peces, es decir que existe una alta probabilidad de que los poliquetos no fueran ingeridos secundariamente como presas de los peces consumidos. Por otro lado, desde el punto de vista energético los poliquetos muestran valores interesantes con una composición similar a la de otras presas, y en algunos casos, un rendimiento energético superior (Ej. respecto al pez *Ribeiroclinus eigenmanni*, una de las presas más consumidas).

El segundo componente de la hipótesis central de esta tesis se refiere a que las fuentes de alimento utilizadas por el CCN presentarían además, baja abundancia y/o accesibilidad, y/o rendimiento energético (ver Introducción y/o Capítulo 1). En este sentido, todos los componentes de la dieta del CCN en Punta Loma son especies de hábitos bentónicos, que viven en tubos (poliquetos), cuevas (pulpos), ocultos entre piedras, grampones de algas (peces y poliquetos) o semienterrados (crustáceos y poliquetos), por lo que resulta razonable pensar que representen un alimento de, al menos, baja accesibilidad. A esta característica se le suma el bajo contenido energético que presentan en comparación a recursos pelágicos abundantes, aunque efímeros tales como la anchoíta (*Engraulis anchoita*), principal especie presa de otras especies de aves marinas patagónicas. Mientras la anchoíta aporta 1,7 Kcal/g., *Ribeiroclinus eigenmanni* tiene un rendimiento energético de tan sólo 0,9 Kcal/g (Gonzalez Miri 1995), los poliquetos de la familia Eunicidae presentan un valor energético de 1,4 kcal/g (Gonzalez Miri 1995) y el pulpito *Octopus tehuelchus* 1,22 Kcal/g (Re y De Vido 1989). Es decir que, si bien representan un recurso altamente predecible y permanente, los principales ítem presa del CCN durante todo el año, constituyen recursos de difícil

accesibilidad, pequeño tamaño y bajo contenido energético, tal lo propuesto en la hipótesis central de este trabajo.

Otra de las conclusiones que se desprenden del análisis temporal de la dieta del CCN es que el consumo de diferentes presas sugiere un comportamiento de forrajeo oportunista por parte de los cormoranes. El hecho de que los grupos menos consumidos (crustáceos y cefalópodos) fueran los que contribuyeran a las diferencias entre temporadas sustenta esta conclusión. De hecho, los cambios en la dieta podrían estar reflejando fluctuaciones estacionales o anuales de las poblaciones presa. Si se asume que estas aves tienden a maximizar la energía ganada por unidad de tiempo, probablemente la disponibilidad de las presas en el área de alimentación, el tiempo de búsqueda y el contenido calórico de cada tipo de presa, sean algunos de los factores que condicionan la composición de su dieta (Stephens y Krebs 1986). De acuerdo a esto, se hace imprescindible contar con información sobre disponibilidad de presas y requerimientos energéticos de estas aves a la hora de interpretar y/o predecir adecuadamente posibles cambios en la composición de la dieta.

BIBLIOGRAFÍA

- Ainley, D. G., Spear, L. B., Allen, S. G. y Ribic, C. A. 1996. Temporal and spatial patterns in the diet of the Common Murre in California Waters. *Condor* 98: 806-816.
- Annett, C. y Pierotti, R. 1989. Chick hatching as a trigger for dietary switching in the Western Gull. *Colonial Waterbirds* 12: 4-11.
- Ashmole, N. P. 1971. Seabird ecology and the marine environment. En *Avian Biology*. S. Farner y R. King (Editores). Pp 224-271. Academic Press. New York.
- Ashmole, N. P. y Ashmole, M. J. 1967. Comparative Feeding ecology of seabirds of a

- tropical oceanic island. Peabody Mus. Nat. Hist. Yale Univ. Bull. 24.
- Barret, R. T., Rov, N., Loen, J., Montevecchi, W. A. 1990. Diets of shags *Phalacrocorax aristotelis* and cormorants *P. carbo* in Norway and possible implications for gadoid stock recruitment. Marine Ecology Progress Series 66:205-218.
- Beckley, L. E. 1985 Tide-pools fishes: recolonization after experimental elimination. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 85: 287-295.
- Berruti, A., Underhill, L. G., Shelton, P. A., Moloney, C. y Crawford, J. M. 1993. Seasonal and interannual variation in the diet of two colonies of the Cape Gannet (*Morus capensis*) between 1977-78 and 1989. Colonial Waterbirds 16:158-175.
- Boschi, E., Fischbach, C. y Iorio, M. 1992. Catálogo ilustrado de los Crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. Comisión Técnica Mixta del Frente Marítimo, Montevideo, Uruguay. Vol.10.
- Bray, J. R. y Curtis, J. T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. Ecol. Monogr. 27: 325-349.
- Burguer, A. E. y Piatt, J. F. 1990. Flexible time budgets in breeding Common Murres: buffers against variable prey abundance. Studies in Avian Biology 14: 71-83.
- Casaux, R. J., Favero, M., Barrera-Oro, E. y Silva, P. 1995. Feeding trial on an Imperial Cormorant *Phalacrocorax atriceps*: preliminary results on fish intake and otolith digestion. Marine Ornithology 23:101-106.
- Casaux, R., Favero, M., Silva, P. y Baroni, A. 2001. Sex differences in diving depths and diet of Antarctic Shags at the South Shetland Islands. Journal of field Ornithology 72:22-29.
- Cella, L., Bulgarella, M., Sapoznikow, A., Quintana, F., Gosztonyi, A. y Kuba, L. 2003.

- Dieta y profundidades máximas de dos especies simpátricas de cormoranes patagónicos. V Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar. Mar del Plata.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Aust. J. Ecol.* 18:117-143.
- Clarke, K. R. y Warwick, R. M. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition. Primer-E: Plymouth.
- Collette, B. B. 1986. Resilience of the fish assemblage in New England tide pools. *Fishery Bulletin* 84: 200-204.
- Cooper, J. 1986. Diving patterns of cormorants *Phalacrocoracidae*. *Ibis* 114:360-366.
- Coria, N., Casaux, R., Favero, M. y Silva, P. Analysis of the stomach content of the Blue-eyed Shag *Phalacrocorax atriceps bransfieldensis* at Nelson Island, South Shetland Islands.
- Crawford, R. J. M. y Dyer, B. M. 1995. Responses by four seabird species to a fluctuating availability of Cape Anchovy *Engraulis capensis* of South Africa. *Ibis* 137:329-339.
- Croll, D. A. 1990. Physical and biological determinants of the abundance, distribution, and diet of the Common Murre in Monterrey Bay, California. *Studies in Avian Biology* 14: 139-148.
- Duffy, D. C. y Jackson, S. 1986. Diet studies of seabirds: a review of methods. *Colonial Waterbirds* 9: 1-17.
- Duffy, D. C. y Laurenson, L. J. B. 1983. Pellets of Cape Cormorants as indicators of diet. *Condor* 85:305-307.
- Fauchald, K. 1979. The Polychaete Worms. Definitions and key to orders, families and genera. *Nat. Hist. Mus. Los Angeles County. Scie. Series* 28.
- Frere, E., Quintana, F. y Gandini, P. 2005. Cormoranes de la costa patagónica: estado

poblacional, ecología y conservación. *Hornero* 20: 35-52.

- Ghys, M., Schiavini, A. C. M. y Favero, M. 2003. Dieta del Cormorán Cuello Negro *Phalacrocorax magellanicus* en el Canal de Beagle, Tierra del Fuego. V Jornadas de Ciencias del Mar, Mar del Plata.
- Gibson, R. N. 1999. Movement and homing in intertidal fishes. En: *Intertidal fishes, life in two worlds* M. H. Horn, K. L. M Martin y M. A. Chotkowski (Editores). Pp: 97-125. Academic Press, San Diego, USA.
- Gonzalez Miri, L. J. 1995. Calidad de la dieta del Cormorán Real (*Phalacrocorax albiventer*) durante el ciclo reproductivo en la colonia de Punta León. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco. Facultad de Ciencias Naturales, Sede Puerto Madryn.
- Gosztonyi, A. E. 1984. La alimentación del Pingüino Magallánico (*Spheniscus magellanicus*) en las adyacencias de Punta Tombo, Chubut, Argentina. *Contribución del Centro Nacional Patagónico* 95:1-9.
- Gosztonyi, A. E. y Kuba, L. 1996. Atlas de los huesos craneales y de la cintura escapular de peces costeros patagónicos. Informe Técnico del Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica – GEF/ PNUD/ WCS/ Fundación Patagonia Natural (Puerto Madryn, Argentina) N° 4:1-29.
- Green, K. y Williams, R. 1996. Biology of the Heard Island Shag *Phalacrocorax nivalis*: 3. Foraging, diet and diving behaviour. *Emu* 97: 76-83.
- Grossman, G. D. 1982. Dynamics and organization of a rocky intertidal fish assemblage: the persistence and resilience of taxocene structure. *The American Naturalist* 119: 611-637.
- Hamer, K. C., Furness, R. W y Caldow, R. W. G. 1991. The effects of changes in food

- availability on the breeding ecology of great skuas *Catharacta skua* in Shetland. *Journal of Zoology* 223:172-187.
- Harris, M. P. y Wanless, S. 1993. The diet of Shags *Phalacrocorax aristotelis* during the chick-rearing period assessed by three methods. *Bird Study* 40: 135-139
- Hureau, J.C. 1970. Biologie comparée de quelques Poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bulletin de L'institut Oceanographique, Fondation Albert 1^{er}, Prince de Monaco* 68, n° 1391, 244 p.
- Johnson, J. H., Ross, R. M. y Smith, D. R. 1997. Evidence of secondary consumption of invertebrate prey by double-crested cormorants. *Colonial Waterbirds* 20:547-551.
- Johnstone, I. G., Harris, M. P., Wanless, S. y Graves, J.A. 1990. The usefulness of pellets for assessing the diet of adult Shags *Phalacrocorax aristotelis*. *Bird Study* 37: 5-11.
- Johnsgard, P. A. 1993. *Cormorants, darters and pelicans of the world*. Smithsonian Institution Press, Washington and London.
- Jobling, M. y Breiby, A. 1986. The use and abuse of fish otolithes in studies of feeding habits of marine piscivores. *Sarsia* 71:265-274.
- Kato, A. Watanuki, Y., Naito, Y. 2003. Annual and seasonal changes in foraging site and diving behavior in Adélie penguins. *Polar Biology* 26:389-395.
- Lardies, M A. 1995. Variación latitudinal en la biología reproductiva de *Betaeus truncatus* (Decapoda: Alpheidae). Tesis de Licenciatura. Universidad Austral de Chile, 85 pp.
- Leopold, M. F. y Van Damme, C. J. G. 2003. Great cormorants *Phalacrocorax carbo* and polychaetes: can worms sometimes be a major prey of a piscivorous seabird? *Marine Ornithology* 31: 83-87.

- Litzow, M. A., Piatt, J. F., Prichard, A. K., Roby, D. D. 2002. Response of Pigeon Guillemots to variable abundance of high-lipid and low-lipid prey. *Oecologia* 132: 286-295.
- Malacalza, V., Bertellotti, N. M. y Poretti, T. I. 1997. Variación estacional de la dieta de *Phalacrocorax magellanicus* (Aves: Phalacrocoracidae) en Punta Loma (Chubut, Argentina). *Neotrópica* 43: 35-37.
- Monaghan, P., Walton, P., S., Uttley, J. D. y Burns, M. D. 1994. Effects of prey abundance on the foraging behaviour, diving efficiency and time allocation of breeding Guillemots *Uria aalga*. *Ibis* 136:214-222.
- Monaghan, P. 1996. Relevance of the behavior of the seabirds to the conservation of marine environments. *Oikos* 77:227-237.
- Montevecchi, W. A. y Myers, R. A. 1995. Prey harvest of seabirds reflect pelagic fish and squid abundance on multiple spatial and temporal scales. *Marine Ecology Progress Series* 117:1-9.
- Montevecchi, W. A. y Myers, R. A. 1996. Dietary changes of seabirds indicate shifts in pelagic food webs. *Sarsia* 80: 313-322.
- Orensanz, J. M. 1975. Los anélidos poliquetos de la provincia biogeográfica Argentina. VII. Eunicidae y Lysaretidae. *Physis. Sección A*, 34, 88: 85-11
- Pierotti, R. y Annett, C. A. 1990. Diet and reproductive output in seabirds. *BioScience* 40: 568-574.
- Punta, G. E., Saravia, J. R. C. y Yorio, P. M. 1993. The diet and foraging behavior of two patagonian cormorants. *Marine Ornithology* 21: 27-36.
- Punta, G., Yorio, P. y Herrera, G. 2003. Temporal patterns in the diet and food partitioning in Imperial Cormorants (*Phalacrocorax atriceps*) and Rock Shags

- (*P. magellanicus*) breeding at Bahía Bustamante, Argentina. *Wilson Bulletin* 115(3): 307-315.
- Ré, María Edith. 1998. Pulpos Octopódidos (Cephalopoda, Octopodidae). En: *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros, 2: Los moluscos de interés pesquero. Cultivos y estrategias reproductivas de bivalvos y equinoideos*. INIDEP. Mar del Plata, Argentina.
- Re, M. E. y De Vido de Mattio, N. 1989. Reservas alimentarias en *Octopus tehuelchus* del mesolitoral de Puerto Lobos, golfo San Matías. *Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar*. Puerto Madryn.
- Stephens, D. W. y Krebs, J. R. 1986. *Foraging theory*. Princeton University Press, Princeton.
- Suryan, R. M., Irons, D. B. y Benson, J. 2000. Prey switching and variable foraging strategies of black-legged kittiwakes and the effect on reproductive success. *Condor* 102: 374-384.
- Suryan, R. M., Irons, D. B., Kaufman, M., Benson, J., Jodice, P. G. R., Roby, D. D., Brown, E. D. 2002. Short-term fluctuations in forage fish availability and the effect on prey selection and brood-rearing in the Black-legged Kittiwake *Rissa tridactyla*. *Marine Ecology Progress Series* 236:273-287.
- Vader, W., Barret, R. T., Erikstad, K. E. y Straan, K. B. 1990. Differential responses to Common and Thick-billed Murres to a crash in the capelin stock in the southern Barrents Sea. *Studies in Avian Biology* 14:175-180.
- Velando, A. y Freire, J. 1999. Intercolony and seasonal differences in the breeding diet of European shags on the Galician coast (NW Spain). *Marine Ecology Progress Series* 188: 225-236.
- Wanless, S., Harris, M. P. y Morris, J. A. 1992. Diving behaviour and diet of the blue-

eyed shag at South Georgia. *Polar Biology* 12: 713-719.

Wanless, S., Cordfield, T., Harris, M. P., Buckland, S. T. y Morris, J. A. 1993. Diving behaviour of the shag *Phalacrocorax aristotelis* (Aves: Pelecaniformes) in relation to water depth and prey size. *Journal of zoology of London* 231: 11-25.

Wanless, S., Grémillet, D. y Harris, M. 1998. Foraging activity and performance of Shags *Phalacrocorax aristotelis* in relation to environmental characteristics. *Journal of Avian Biology* 29:49-54.

Ydenberg, R. C. 1988. Foraging by diving birds. *Proceedings of the International Ornithological Congress* 19: 1832-1842.

CAPÍTULO 5

COMPORTAMIENTO DE ALIMENTACIÓN Y BUCEO DEL CORMORÁN CUELLO NEGRO EN PUNTA LOMA

INTRODUCCIÓN

El conocimiento de los patrones de alimentación, las áreas utilizadas y la cantidad de alimento consumido por las aves constituyen tres de los principales interrogantes de su ecología trófica (Croxall 1995). La obtención del alimento para los animales implica un gasto de energía, por lo cual la habilidad de cada individuo para maximizar su tasa de ganancia energética tiene una influencia directa en su eficacia biológica (Drent y Daan 1980, Stephens y Krebs 1986). Durante el periodo reproductivo, las aves se comportan como “forrajedores desde un sitio central” (Orians y Pearson 1979, Stephens y Krebs 1986), ya que realizan viajes de alimentación desde y hacia la colonia para alimentar a sus pichones o relevar a su pareja en la incubación de los huevos. Este modelo relaciona la distancia a recorrer con el tiempo invertido en alimentarse y con la calidad de las presas disponibles. De este modo, el tiempo que las aves invierten en alimentarse y las áreas de alimentación que utilizan están relacionados principalmente con la distribución y abundancia de sus presas, el tamaño y contenido energético de las mismas, y los requerimientos energéticos de las aves en distintos periodos del año (Orians y Pearson 1979, Stephens y Krebs 1986). El estudio de los patrones de alimentación y la determinación de las áreas utilizadas para este fin puede resultar entonces esencial para interpretar algunas de las características de las fuentes de alimento utilizadas por las aves.

La reproducción representa un periodo energéticamente demandante para las aves ya que los adultos deben balancear sus propios requerimientos energéticos con aquellos de sus pichones (Stearns 1992). Por lo tanto, los animales deben regular la intensidad de su esfuerzo en respuesta a los cambios en la demanda de tiempo y energía por parte de los crías (Goodman 1974, Drent y Daan 1980, Ydenberg *et al.* 1994). Así, se espera que los padres aumenten su esfuerzo de alimentación cuando crían nidadas más grandes (Daan *et al.* 1996), a medida que crecen los pichones (Bolton 1995, Bertram *et al.* 1996) o que ajusten su comportamiento frente a cambios en las condiciones ambientales durante la etapa reproductiva (Costa *et al.* 1989, Boyd *et al.* 1994). En estos casos, los padres maximizarían la tasa de energía entregada a los pichones asumiendo un mayor costo en encontrar alimento. Las restricciones de tiempo dadas por la obligación de regresar a la colonia están implícitas en las decisiones de los adultos ya que el tiempo disponible limita la duración y distancia de los viajes de alimentación (Orians y Pearson 1979, Stephens y Krebs 1986).

En contraste, el periodo previo a la reproducción impone a los adultos demandas energéticas muy diferentes porque los animales están buscando alimento para ellos mismos y no se ven obligados a regresar a las colonias, lo cual les permite acumular reservas que serán utilizadas posteriormente en la etapa de incubación (Schreiber y Burger 2002). La mayoría de las aves marinas se alimentan de presas móviles, distribuidas en parches, cuya presencia cerca de la colonia está acotada en el tiempo. Por lo tanto, las aves adultas y juveniles abandonan las colonias una vez terminada la reproducción, dispersándose unos pocos kilómetros o migrando grandes distancias en busca de alimento (Hamer *et al.* 2002). Solo unas pocas especies que dependen de recursos costeros son sedentarias y se alimentan todo el año en los alrededores de la colonia (Nelson y Herron Baird 2002).

El uso de ciertas áreas de alimentación por parte de las aves depende en mayor medida de la distribución, abundancia, predictibilidad y movilidad de sus presas (Bell 1991, Weimerskirch *et al.* 1993, Bost *et al.* 2002). Los animales pueden aprender a localizar presas temporal y espacialmente predecibles (Cairns y Schneider 1990, Hull *et al.* 1997). De ese modo, los individuos aumentan su eficiencia de alimentación al regresar repetidas veces al mismo sitio de alimentación. Esta fidelidad al sitio de alimentación se ha observado particularmente en algunas especies costeras (Becker *et al.* 1993, Benvenuti *et al.* 1998, Irons 1998). Para que esta estrategia sea exitosa es necesario que las fuentes de alimento no solo presenten algún grado de predictibilidad espacial y temporal, sino también que no puedan ser agotadas (Irons 1998).

En el caso de las aves buceadoras, como los cormoranes, un ciclo completo de buceo esta constituido por el tiempo de permanencia bajo el agua, donde las presas son capturadas y un tiempo de recuperación en superficie entre buceos sucesivos (Ydenberg 1988). Este ciclo también puede ser visto como un viaje de alimentación desde un sitio central (la superficie) desde donde el ave se dirige hacia el fondo, donde capturará sus presas, y hacia donde regresará a respirar. El buceo requiere usualmente la realización de un esfuerzo activo y representa una clara interrupción del ritmo ventilatorio del animal (Kooyman 1989). El comportamiento de buceo está entonces controlado principalmente por restricciones fisiológicas. De este modo, especies más grandes con mayor capacidad de almacenar oxígeno, son capaces de permanecer sumergidas por más tiempo (Butler y Jones 1982, Butler y Stephenson 1987, Kooyman 1989). Por otro lado, el comportamiento de buceo se ve afectado por una serie de variables ambientales tales como profundidad, sustrato o tamaño y densidad de presas (Dewar 1924, Ydenberg y Forbes 1988, Croxall *et al.* 1991, Monaghan *et al.* 1994, Carbone y Houston 1996). En

el contexto de optimización, se espera que la forma en que los animales tomen sus decisiones de alimentación dentro de las restricciones fisiológicas resulten en funciones que maximicen su eficacia biológica (Kramer 1988, Houston y Carbone 1992, Boyd 1997). Así, el incremento de tiempo debajo del agua durante un ciclo de buceo puede permitir a un individuo maximizar su tiempo disponible de búsqueda y alimentación (Kooyman y Davis 1987).

El comportamiento de alimentación y buceo del CCN ha sido estudiado durante la etapa reproductiva en las colonias de Punta Loma y Caleta Malaspina, Chubut (Quintana 1999, 2001; Quintana *et al.* 2002, Sapoznikow y Quintana 2003). Sin embargo, no existen trabajos que describan este aspecto durante la etapa no reproductiva. Dado que esta especie permanece en la colonia durante todo el año, es posible obtener dicha información. El principal objetivo de este capítulo será entonces estudiar en forma comparativa el patrón de buceo y alimentación del CCN durante las temporadas reproductiva y no reproductiva. Dado que algunos aspectos del patrón de alimentación de las aves marinas, tales como la frecuencia y duración de los viajes de alimentación y/o la duración de los buceos, parecen estar relacionados con las características de las fuentes de alimento (Cairns 1987, Monaghan 1996), la información obtenida en este trabajo, será utilizada para poner a prueba algunas hipótesis relacionadas con las características de las fuentes de alimento utilizadas por el CCN.

En el Capítulo 1 de esta tesis se propone la existencia y utilización por parte del CCN de fuentes de alimento relativamente estables en espacio y tiempo y de baja accesibilidad o rendimiento energético como reguladora de la población reproductora del CCN en Patagonia (hipótesis marco). En este capítulo se pondrán a prueba dos hipótesis que se desprenden de la hipótesis marco y que aportarán evidencia a la misma.

Se enuncian a continuación las dos hipótesis mencionadas con sus predicciones respectivas.

1) Los CCN explotan fuentes de alimento relativamente permanentes y espacialmente predecibles. Si esto es así, se espera que: a) los cormoranes utilicen las mismas áreas de alimentación durante el periodo reproductivo y no reproductivo y b) que exista una marcada consistencia en el uso individual de las áreas de alimentación.

2) La oferta de las fuentes de alimento utilizadas por los CCN es similar (en cuanto a tipo de presa y contenido energético) durante las etapas reproductiva y no reproductiva. Si esto es cierto, se espera que a) la cantidad de horas por día que los cormoranes dedican a alimentarse será mayor durante la temporada reproductiva que durante la no reproductiva, b) que la duración de los turnos de buceo durante el periodo de crianza de pichones sea mayor que durante la etapa no reproductiva, y c) que la eficiencia de buceo promedio de los turnos de alimentación (relación entre la duración de los buceos y los intervalos de recuperación en superficie) sea mayor durante la etapa reproductiva que durante la no reproductiva. Los enunciados anteriores se fundamentan en el siguiente razonamiento: si las aves maximizan la tasa de energía acumulada por unidad de tiempo es de esperar que, ante la misma oferta de alimento (y constancia de procesos fisiológicos del buceo), en los momentos de mayor demanda energética (período de crianza de pichones) los viajes sean más largos, que dediquen una mayor cantidad de horas por día a alimentarse o que realicen buceos más prolongados de manera de satisfacer las demandas energéticas propias y las de los pichones.

METODOLOGÍA

Colocación de radiotransmisores

El estudio se realizó durante las primeras tres semanas de la etapa de crianza de pichones (dos temporadas, noviembre de 2001 y diciembre de 2002), y durante tres semanas de la etapa no reproductiva (dos temporadas, julio de 2002 y 2003). El comportamiento de alimentación y buceo y la determinación de las áreas de alimentación, se estudió mediante técnicas de radiotelemetría. Para la etapa reproductiva se equiparon con radiotransmisores, 12 cormoranes adultos (siete y cinco durante 2001 y 2002, respectivamente). Durante el período no reproductivo se instrumentaron nueve adultos (cuatro y cinco, durante el invierno del 2002 y 2003, respectivamente). Cada individuo fue capturado e inmovilizado mediante el uso de ganchos diseñados *ad hoc*. Durante la inmovilización, los individuos fueron equipados con radiotransmisores VHF (Advanced Telemetry Systems, Bethel, Minnesota) adheridos a las plumas de la cola con cinta adhesiva impermeable (Wanless *et al.* 1998). El peso promedio de los radiotransmisores fue de 23,6 g ($de = 15$, $n = 8$), lo que representó menos del 1,6 % del peso corporal de los animales. Antes de la liberación, se tomaron medidas morfométricas y colocaron anillos metálicos y plásticos a los individuos portadores de instrumentos, lo que facilitó su reconocimiento a distancia y contribuyó a los estudios de biología reproductiva, fidelidad a la colonia, etc. (ver Capítulos 2 y 3). Todo el procedimiento fue realizado en un lapso menor a 15 minutos. Una vez liberadas, las aves volaron directamente hacia el mar y luego regresaron a sus nidos. Ninguno de los cormoranes estudiados mostró alteraciones de su comportamiento como resultado de la colocación de los instrumentos. Dos de los individuos capturados en la temporada

reproductiva del 2002 perdieron su nidada en el transcurso del estudio, por lo cual no fueron considerados en el análisis.

Determinación de las áreas de alimentación

Durante las dos temporadas reproductivas y durante la temporada no reproductiva 2003, las señales de los radiotransmisores colocados en las aves se registraron desde dos antenas direccionales (Yagi 9 elementos) separadas 1,2 Km., aproximadamente a 20 m sobre el nivel del mar. En la temporada no reproductiva 2002 se instaló una tercer antena fija a 8 Km. de las anteriores y se utilizó también una antena manual Yagi 3 elementos en una estación ubicada a 4 Km. de la colonia (ver Figura 1). Se definió como área de alimentación a la posición donde un ave buceaba repetidamente. La localización de dichas áreas se determinó mediante el método de triangulación a partir de las direcciones provenientes de las señales emitidas por los radiotransmisores. Al menos dos direcciones fueron tomadas en forma simultánea desde los puestos de recepción equipados con antenas, con un error que osciló entre 5 y 20°. La localización en el mar de los viajes de alimentación de cada uno de los individuos portadores de instrumentos se obtuvo mediante el programa Locate III (www.locateiii.com), utilizando un algoritmo de máxima verosimilitud. Dado que las antenas se encontraban sobre la misma línea de costa, en muchos casos las direcciones obtenidas desde cada una de ellas resultaron paralelas y no fue posible determinar la localización de algunos viajes de alimentación por medio del programa anteriormente mencionado. En esos casos, a partir de las direcciones registradas desde cada antena, se trianguló en forma manual y se asignó la localización de ese viaje de alimentación a uno de tres sectores definidos previamente: la zona frente a la colonia (C), el sector al este de la colonia (E) y el sector al oeste (O). Estos sectores fueron delimitados en base a la

información obtenida en estudios previos sobre el comportamiento de alimentación del CCN en Punta Loma (Quintana 2001). Debido a la falta de independencia entre las áreas de alimentación de un mismo individuo, para comparar la distribución espacial de los cormoranes entre las temporadas reproductivas y no reproductivas, se tomó solo una localización de cada ave asignada al azar (White y Garrot 1990). Además, el espacio marino costero de los alrededores de la colonia (potencial área de acción de los cormoranes alimentándose) se dividió en celdas de 1 x 1 Km. y se evaluó la consistencia de cada uno de los cormoranes instrumentados en el uso de una misma celda. Por otro lado, se evaluó la consistencia en el rumbo seguido al área de alimentación considerando solo a aquellos individuos con los que se contó con al menos 10 direcciones tomadas desde la antena más cercana a la colonia (200 m). Para ello, se calculó el rumbo promedio de cada individuo y su desviación angular (Zar 1984).

Comportamiento de alimentación y buceo

El comportamiento de alimentación y buceo del CCN se determinó principalmente a través de técnicas de radiotelemetría, completándose con observación directa de individuos portadores de instrumentos, solo en una temporada. Así, durante la temporada reproductiva de 2001, el seguimiento visual se realizó entre las 5:00 y las 21:30 h. desde puestos de observación ubicados en el acantilado frente a la colonia, con telescopios 20X y binoculares 10 x 35. De esta manera fue posible determinar las horas de salida y arribo al nido y el periodo de permanencia en la colonia de los individuos portadores de radiotransmisores. En las otras tres temporadas de estudio, el patrón de presencia en la colonia se determinó mediante un colector automático de datos (DCCII model, Advanced Telemetry Systems, Bethel, Minnesota) conectado a un receptor de frecuencias (R2000, Advanced Telemetry Systems, Bethel, Minnesota). Este equipo se

ubicó a unos pocos metros de dónde se encontraban la mayoría de los nidos de las aves equipadas con radiotransmisores y fue programado para realizar un barrido de todas las frecuencias de radio utilizadas cada 10 minutos. De esta manera, fue posible registrar la presencia o ausencia de cada animal en la colonia durante las 24 horas del día. Sin embargo, unos pocos cormoranes cuyos nidos se encontraban alejados del colector de datos, no pudieron ser registrados por este sistema, ya que el equipo receptor no recibía las señales de radio provenientes de sus radiotransmisores. Por este motivo, el número de individuos sobre el cual se describe el patrón de presencia en la colonia no siempre coincide con la cantidad de individuos capturados.

Como se mencionó anteriormente, una vez que abandonaban la colonia, las aves eran registradas desde dos puestos fijos de recepción equipados con antenas Yagi 9 elementos conectadas a un equipo radiorreceptor con barrido de frecuencias (R161A model, Advanced Telemetry Systems, Bethel, Minnesota) (ver Determinación de las áreas de alimentación). Desde estas estaciones receptoras también fue posible registrar el comportamiento de buceo, debido a que la señal de radio se interrumpe durante las inmersiones y se restaura cuando los cormoranes se encuentran en superficie al emerger luego de cada buceo. Así, fue posible identificar una secuencia de buceos como una serie de cortes regulares de la señal (ver Wanless y Harris 1991 y/o Quintana 1999 para detalles). Durante el seguimiento de cada animal se determinó el inicio y final de la actividad de buceo, la duración de cada uno de los buceos (DB) y los intervalos de recuperación en superficie (IS) entre inmersiones consecutivas. DB e IS se determinaron mediante cronómetros con precisión de un segundo a partir de las interrupciones de la señal emitida por los radiotransmisores a una tasa de 65 señales por minuto.

Definición de parámetros de alimentación y buceo

- *Viajes de alimentación*: para las temporadas reproductivas, un viaje de alimentación se definió como el intervalo de tiempo entre el abandono de la colonia y el regreso al nido. Estudios previos mostraron que durante el período de crianza de pichones, los cormoranes se dirigen directamente hacia al área de alimentación cada vez que abandonan la colonia y comienzan a bucear ininterrumpidamente hasta que vuelven al nido (Quintana 1999, 2001; Quintana *et al.* 2002). Durante la temporada no reproductiva, en cambio, los cormoranes pasaban la mayor parte del tiempo fuera de la colonia, realizando varios turnos de buceo, por lo cual la definición precisa de un viaje de alimentación durante el invierno, resultó inadecuada para una comparación correcta con los viajes de alimentación desarrollados durante la estación reproductiva.
- *Turnos de buceo*: Corresponde al tiempo entre el primer y último buceo de una serie ininterrumpida dentro de un viaje de alimentación. En la temporada reproductiva, al abandonar la colonia, los cormoranes se dirigen directamente al área de alimentación donde comienzan una serie ininterrumpida de buceos, luego de los cuales regresan inmediatamente a la colonia (Quintana 2001). Dado que el tiempo de vuelo entre la colonia y las áreas de alimentación representa un porcentaje muy pequeño del tiempo total del viaje de alimentación (< 8 %, Quintana 2001), durante la estación reproductiva, la duración de un viaje de alimentación es prácticamente similar a la de un turno de buceo y durante cada viaje, los cormoranes realizan solo un turno de buceo (Quintana 2001). En la temporada no reproductiva en cambio, los cormoranes realizan varios turnos de buceo antes de regresar a la colonia. Así, para definir la extensión de los turnos

de buceo durante la temporada no reproductiva, se siguió un protocolo general definido por Gentry y Kooyman (1986) de manera tal que, para esta especie, intervalos en superficie superiores a 250 segundos indican la finalización de un turno de buceo y un tiempo de descanso hasta el inicio del turno de buceo siguiente. De todas formas, el inicio y fin de un turno de buceo se corroboró mediante el registro de cambios en la señal emitida por los radiotransmisores durante intervalos en superficie superiores a 250 s, que indicaban que los animales interrumpían el buceo y se encontraban en vuelo hacia un área de descanso.

- *Frecuencia de turnos de buceo*: corresponde al número total de turnos de buceo realizados por los individuos portadores de instrumentos durante todas las horas de luz. Durante el invierno de 2002, el seguimiento de individuos durante todas las horas luz fue incompleto, por lo que el número de turnos por día no pudo ser determinado.
- *Duración de buceo (DB)*: corresponde a la duración, medida en segundos, de las inmersiones registradas para cada cormorán. Un promedio de DB fue calculado para cada individuo a partir del total de los datos provenientes de todos los turnos de buceo registrados para ese animal.
- *Duración de intervalos en superficie (IS)*: corresponde a la duración, medida en segundos, de los tiempos de recuperación en superficie registrados por los cormoranes luego de cada buceo. Para cada ave se promediaron los IS correspondientes a todos los turnos de buceo. Aquellos intervalos superiores a 70 s fueron definidos como intervalos prolongados en superficie (IPS), y no fueron incluidos en el análisis de los promedios de IS (ver Quintana 1999, Quintana *et al.* 2002).

- *Eficiencia de buceo*: se define como el tiempo que los animales permanecen debajo del agua (DB) en relación al tiempo fuera de agua (IS) durante una serie de inmersiones (Dewar 1924). En este trabajo la eficiencia de buceo se calculó para cada turno de buceo y correspondió al cociente entre la media de DB y la media de IS durante cada turno de buceo. Para cada ave se calculó un valor de eficiencia que resulta de promediar la eficiencia de los diferentes turnos de buceo.
- *Tiempo bajo el agua*: corresponde al tiempo total (%) que cada cormorán permaneció debajo del agua relativizado a la duración del turno de buceo. Así, para cada turno de buceo, el porcentaje de tiempo de permanencia debajo del agua fue calculado según la siguiente expresión:

$$\text{SumDB}_i * 100 / \text{Sum}(\text{DB}_i + \text{IS}_i)$$

donde DB_i e IS_i corresponden a las duraciones de buceo e intervalos en superficie de cada par buceo - intervalo en superficie. Para cada ave se promediaron los valores obtenidos en cada uno de los turnos de buceo registrados.

Análisis de datos y procedimientos estadísticos

Para cada una de las variables estudiadas se determinó en cada temporada la existencia de diferencias significativas entre individuos por medio de un Análisis de la Varianza (Anova) o de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, en el caso de no cumplirse los supuestos del Anova. En el caso de encontrarse diferencias significativas entre individuos, para cada variable y en cada temporada, se calculó un promedio

general a partir del valor medio de cada individuo. Hurlbert (1984) mostró que el empleo de observaciones dependientes es válido en la medida que las réplicas sean agrupadas para estimar un valor promedio. En los casos en que no se detectaron diferencias significativas entre años para cada temporada (reproductiva o no reproductiva) los datos se trataron como un único grupo.

RESULTADOS

Localización de las áreas de alimentación

Durante las temporadas reproductivas de los años 2001 y 2002 se determinaron los sectores utilizados por diez individuos durante 158 viajes de alimentación mientras que en las temporadas no reproductivas de 2002 y 2003 se determinaron las áreas de alimentación de nueve individuos durante 229 viajes (Tabla 1). Tanto en la temporada reproductiva como en la no reproductiva los CCN se alimentaron principalmente en el sector ubicado al oeste de la colonia, resultando la zona frente a la colonia el segundo sector más utilizado (Figuras 1 y 2, Tabla 1). La proporción de individuos que se alimentó en el sector más utilizado (sector Oeste) fue la misma durante la temporada reproductiva y no reproductiva (Prueba de Fisher, $p > 0,05$).

Todas las aves se alimentaron dentro del rango de recepción de señal del equipo de telemetría (max. 18 Km.) y ninguna se movió de un sector a otro durante un viaje de alimentación. En general, las aves se alimentaron en áreas costeras y cercanas a la colonia. El 95 % de las localizaciones ($n = 202$, obtenidas mediante el programa Locate III) se hallaron a menos de 2 Km. de la costa y el 80 % de ellas a menos de 4 Km. de la colonia (rango = 100 – 8.300 m en las temporadas reproductivas y 100 – 7.300 m en las temporadas no reproductivas). Los cormoranes utilizaron aguas poco profundas,

ubicándose el 75 % de las localizaciones en aguas de menos de 10 metros de profundidad (Figura1).

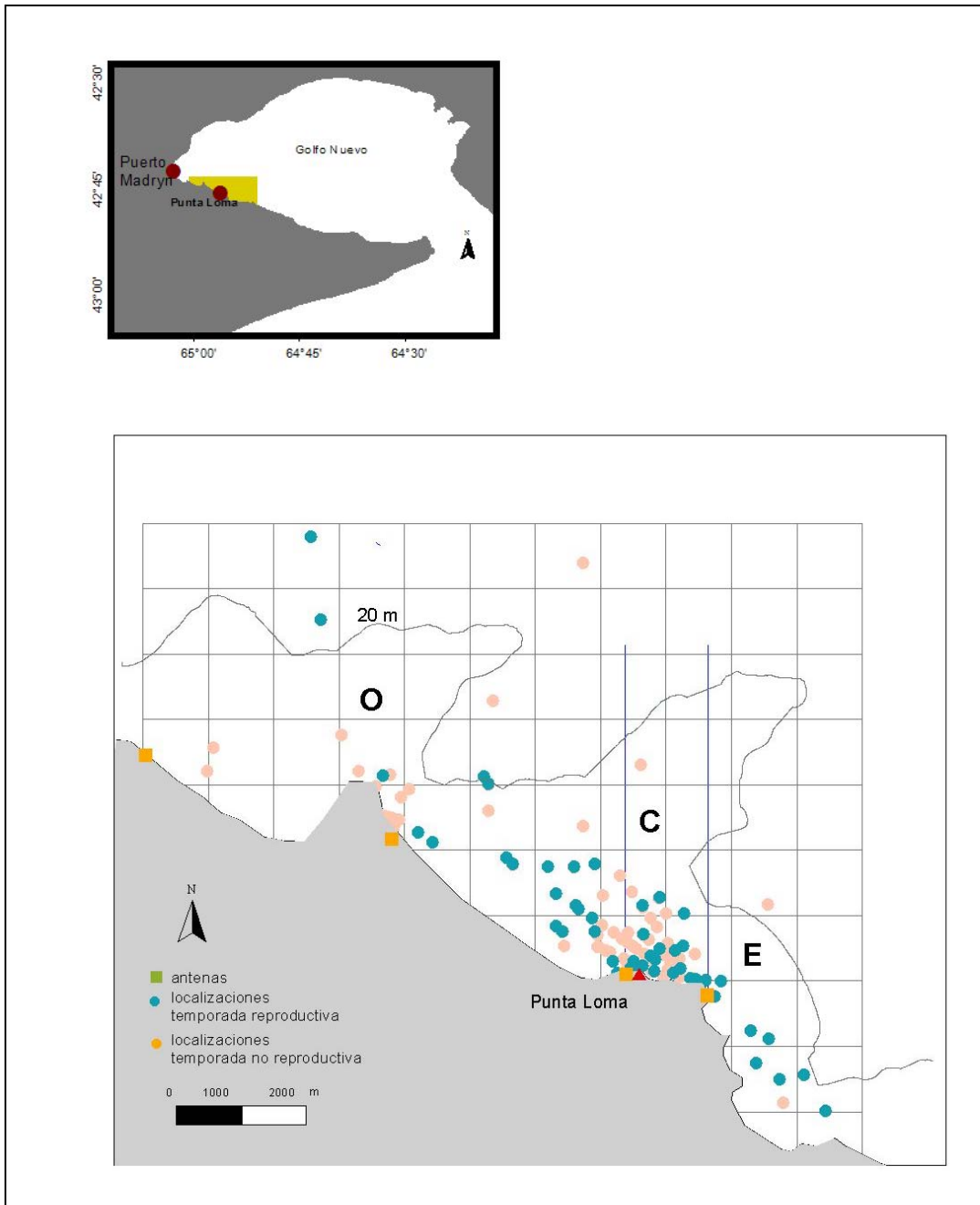


Figura 1: Localización de las áreas de alimentación en las temporadas reproductiva y no reproductiva. Se muestra la grilla de 1 x1 km utilizada para evaluar fidelidad y se indican los tres sectores utilizados por las aves: O (oeste), C (colonia) y E (este)

Temporada	Año	Individuo	C	E	O	Total
No reproductiva	2002	4	2		21	23
		10			20	20
		12	1		27	28
		14		13	1	14
	2003	3	22	1	9	32
		5	18	3	8	29
		7	24		6	30
		8		21		21
		11	3		29	32
	Total		70	38	121	229
	Reproductiva	2001	23			2
64			3		12	15
94			21	3		24
123			1		11	12
134			2	7		9
153			4	13		17
23B			1		10	11
2002		6	1		21	22
		8			25	25
		13			21	21
Total			33	23	102	158
TOTAL		103	61	223	387	

Tabla 1: Frecuencia de uso (número de localizaciones) de los tres sectores definidos como áreas de alimentación del Cormorán Cuello Negro en Punta Loma durante las etapas reproductivas y no reproductivas: sector oeste (O), sector este (E) y sector frente a la colonia (C) (ver texto).

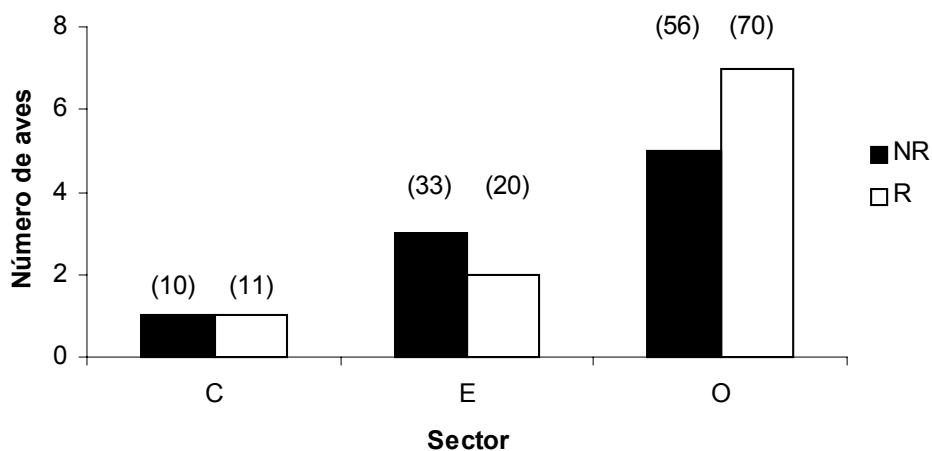


Figura 2: Número de aves que utilizaron los distintos sectores de alimentación definidos (ver texto): sector colonia (C), sector este (E) y sector oeste (O), durante las temporadas reproductivas y no reproductivas. Entre paréntesis se indican el porcentaje de aves instrumentadas que utilizó cada sector en las distintas temporadas.

Consistencia en el uso de áreas de alimentación

Los CCN de Punta Loma resultaron altamente consistentes en el uso de las áreas de alimentación, tanto durante las temporadas reproductivas como no reproductivas. Así, todos los individuos estudiados mantuvieron rumbos similares en sus viajes de la colonia a las áreas de alimentación. Si bien la desviación del rumbo fue variable entre individuos (rango: 7,7 –53,5 grados), la desviación angular promedio fue de solo 27 grados (22 y 34 grados en temporadas reproductivas y no reproductivas respectivamente, n = 6 y 8 aves) (Tabla 2).

Temporada	Individuo	Número de viajes	Rumbo medio (°)	Desvío angular (°)
No reproductiva	3	35	12,16	45,49
	5	32	16,05	48
	7	33	60,71	53,49
	8	24	305	7,23
	11	32	320,31	18,43
	12	14	321	32
	Media			34,1
Reproductiva	6	23	322,28	14,83
	8	25	308,87	7,7
	13	21	306,18	7,13
	64	16	329,14	43
	11	23	62,7	16,6
	123	12	330,39	22,57
	153	18	274,39	34,62
	23B	11	319,24	32,97
Media			22,4	
Media general				27,4

Tabla 2: Rumbos promedio y desvíos angulares (en grados) tomados por los CCN en sus viajes de alimentación desde la colonia de Punta Loma durante las etapas reproductiva y no reproductiva.

Durante las temporadas reproductivas, las aves se alimentaron en solo dos de los tres sectores definidos alrededor de la colonia (ver arriba). Así, el 30 % de los cormoranes estudiados se alimentó en solo un sector, mientras que el 70 % restante lo hizo en solo dos sectores. Durante las temporadas no reproductivas, las aves utilizaron los tres sectores: el 22 % utilizó solo un sector, el 56 % solo dos sectores y el 22 % los tres sectores. La proporción de aves que se alimentaron en solo uno de los tres sectores fue similar entre temporadas (Prueba de Fisher, $p > 0,05$). Por otro lado, durante las

temporadas reproductivas, el 78 % de las aves estudiadas, se dirigió en más del 80 % de sus viajes a solamente uno de los tres sectores utilizados en los alrededores de la colonia. Del mismo modo, durante las temporadas no reproductivas, el 80 % de las aves utilizó un mismo sector en más del 80 % de sus viajes. En ambas temporadas el resto de los animales concentró entre el 60 - 80 % de sus viajes en solo un sector (Tabla 1).

Aún a una escala de análisis más detallada (celdas 1 Km. x 1 Km.), la consistencia en el uso de las áreas de alimentación siguió siendo alta. Teniendo en cuenta todas las temporadas, los individuos utilizaron un máximo de 3 a 7 celdas de 1x1 Km. (n = 10 aves). El 60 % de las aves presentó entre el 60 y 80 % de sus localizaciones en solo tres celdas y el 40 % de sus localizaciones en solo una o dos.

Comportamiento de alimentación durante la etapa reproductiva

Durante la etapa de crianza de pichones en la colonia de Punta Loma, los CCN compartieron en forma alternada con sus parejas las actividades de alimentación y cuidado de los pichones. Los viajes de alimentación comenzaron cuando las aves abandonaron el nido y se dirigieron en forma directa al área de forrajeo, donde comenzaron una serie ininterrumpida de buceos hasta volver nuevamente al nido.

Durante las temporadas reproductivas, los viajes de alimentación tuvieron lugar entre las 5 y 21 h. y se realizaron entre 1 y 4 viajes por día. El número de viajes por día fue similar en los años 2001 y 2002 (Mann-Whitney, $Z = 0,79$, $p > 0,05$). En promedio, los cormoranes realizaron 2,9 viajes por día (de = 0,5, n = 10 aves) (Tabla 3). La duración media de los viajes fue de $2,3 \pm 0,6$ horas (n = 7 aves) durante la temporada 2001 y resultó mayor durante la temporada 2002, cuando los cormoranes se alimentaron en promedio durante $3,4 \pm 0,3$ horas (n = 3 aves) (Mann-Whitney, $Z = -2,3$, $p < 0,05$).

La duración máxima registrada fue de 4,5 h. y 7,4 h. para la temporada reproductiva 2001 y 2002, respectivamente (Tabla 3). En ambas temporadas, el porcentaje de tiempo dedicado a la alimentación durante las horas luz fue similar (Mann-Whitney, $Z = 1,22$, $p = 0,22$) (16 horas de luz). En promedio, los cormoranes permanecieron en la colonia durante el 68 % del día (de = 9,5, $n = 10$ individuos), mientras que el 32 % restante lo invirtieron en actividades de alimentación en el mar.

Individuo	Viajes registrados	Frecuencia diaria (n = días)	Duración media (h.)	Duración máxima (h.)	Duración mínima (h.)
2001					
23	4	2 (± 0,0, n = 2)	2,2 ± 0,3	2,6	1,9
64	13	2 (± 0,0, n = 9)	2,9 ± 0,5	3,3	1,4
94	27	3,3 (± 0,5, n = 9)	1,2 ± 0,5	2,8	0,6
123	10	1,9 (± 0,3, n = 9)	2,2 ± 0,6	2,8	0,6
134	10	1,7 (± 0,5, n = 6)	2,8 ± 0,5	3,5	1,9
153	17	2,2 (± 0,8 n = 9)	1,8 ± 0,5	2,8	0,9
23b	10	3,0 (± 0,0, n = 5)	2,8 ± 0,9	4,5	1,23
Media (± de)		2,3 (± 0,56, n = 7 aves)	2,3 (± 0,6, n = 7 aves)		
2002					
6	37	2,1 (± 0,23, n = 18)	3,5 ± 1,0	6,3	1,7
8	43	1,8 (± 0,5, n = 23)	3,5 ± 0,9	7	0,8
13	41	1,8 (± 0,7, n = 22)	2,9 ± 1,4	7	0,6
Media (± de)		1,9 (± 0,17, n = 3)	3,4 (± 0,3, n = 3)		

Tabla 3: Frecuencia y duración de los viajes de alimentación del CCN en Punta Loma durante los períodos de crianza de pichones de las temporadas 2001 y 2002. Se presentan las medias con sus desvíos estándar y se resaltan en negrita las diferencias significativas entre temporadas.

Comportamiento de alimentación durante la temporada no reproductiva

Durante la temporada no reproductiva el comportamiento fue diferente al de la etapa de crianza de pichones, ya que los cormoranes no siempre volvían al nido una vez finalizado el turno de buceo. En la mayoría de los casos, las aves descansaron en algún sitio cercano al área de alimentación y desde ese punto comenzaron nuevos turnos de buceo (ver definiciones en Metodología). En particular, durante la temporada 2002, los cormoranes realizaron una sola salida diaria, durante la cual realizaron varios turnos de buceo. Durante la temporada 2003, en cambio, los cormoranes realizaron en promedio $1,7 \pm 0,6$ salidas por día ($n = 3$ aves). De esta forma, la duración de las salidas diarias durante el invierno del 2002 fue mayor a las de la temporada no reproductiva del 2003 ($6,9 \pm 0,9$ vs. $3,1 \pm 0,9$ h.; Mann-Whitney, $Z = 1,96$, $p < 0,05$). Durante las dos temporadas no reproductivas estudiadas, se registraron abandonos del nido durante la noche. Este tipo de salidas de la colonia (o más bien del nido), no fue registrado durante las temporadas reproductivas. Las mismas se clasificaron según su hora de inicio y duración en: nocturnas (salidas cortas durante la noche), nocturnas prolongadas (las aves dejaron la colonia luego del atardecer y regresaron antes del amanecer) y salidas prolongadas (las aves pasaron más de 12 horas fuera de la colonia, involucrando horas con y sin luz) (Tabla 4). La ausencia del nido durante la noche, no necesariamente significó el abandono de la colonia ya que frecuentemente se observaron grupos de adultos descansando por la noche en un sitio cercano al área de nidificación, donde principalmente se reúnen los juveniles e independizados (ver Capítulo 2). Sin embargo, en ningún caso pudo confirmarse la presencia de individuos portadores de instrumentos en estos grupos. La proporción de cada tipo de salida fue diferente entre años, ($\chi^2_{0,05, 3} = 4,7 e^{-10}$, $p < 0,01$), sin embargo, en ambas temporadas no reproductivas, las salidas

diurnas fueron las más comunes (40 y 73 % de los casos en el 2002 y 2003, respectivamente) (Figura 3).

Considerando solo las salidas diurnas realizadas durante el período no reproductivo, el porcentaje de horas luz que los cormoranes permanecieron en la colonia fue mayor en el año 2003 que en el 2002 ($53 \pm 9,6$ % vs. $33 \pm 15,3$ %, Man Whitney, $Z = -1,56$, $p < 0,05$, $n = 3$ individuos en cada año.). En particular, durante el año 2003 el resto del tiempo fue invertido en actividades de alimentación (39 %) y descanso fuera de la colonia (8 %). Esta información no pudo ser obtenida en la temporada no reproductiva del 2002 dado que no se realizó el seguimiento de los individuos durante todas las horas del día. Generalmente durante el día se observaron grupos de aves descansando en acantilados o sobre los restos de un barco hundido que queda expuesto en marea baja, en las cercanías de las áreas de alimentación.

Duración de las salidas (h.)					
Individuo	Frecuencia				
	diaria de salidas diurnas	Diurnas	Nocturnas Cortas	Nocturnas Prolongadas	Prolongadas
2002					
4	1 (18)	8,8 ± 0,4	1,7 ± 0,1 (2)	9,1 (1)	23,6 ± 9,8 (3)
10	1 (10)	5,9 ± 3,3	2,2 ± 0,9 (28)	7,4 ± 1,5 (8)	16,2 ± 4,5 (13)
14	1 (20)	6,2 ± 0,9		10,4 ± 3,1 (15)	19,8 ± 0,7 (2)
Media (± de)	1	6,9 ± 1,6	1,9 ± 0,4	8,9 ± 1,5	19,6 ± 3,7
2003					
7	2,1 ± 0,8 (40)	2,7 ± 2,1	2,9 ± 1,7 (8)	11,5 ± 2,7 (10)	
8	2,1 ± 0,9 (11)	1,7 ± 1,5	0,8 ± 0,5 (2)	13,1 ± 1,9 (9)	
11	1,1 ± 0,3 (34)	4,8 ± 1,6	2,3 ± 1,6 (2)	11,9 ± 2,3 (14)	19,3 ± 1,4 (6)
Media (± de)	1,7 ± 0,6	3,1 ± 1,6	2,0 ± 1,1	12,2 ± 0,83	

Tabla 4: Frecuencia y duración de los distintos tipos de ausencias del nido (“salidas”) registrados durante la etapa no reproductiva para el CCN en la colonia de Punta Loma. Se presentan los valores medios con sus desvíos estándar y, entre paréntesis, el número de observaciones para cada caso. Se resaltan en negrita las diferencias significativas entre temporadas.

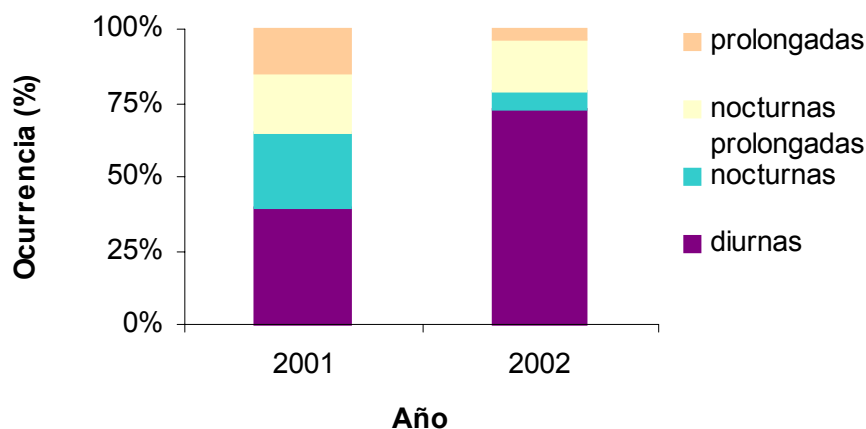


Figura 3: Porcentaje de ocurrencia de los distintos tipos de salidas observadas durante las temporadas no reproductivas de los años 2002 y 2003 para el CCN en la colonia de Punta Loma.

Comportamiento de alimentación: comparación entre temporadas reproductiva y no reproductiva

Si bien, de acuerdo a lo descrito en las dos secciones anteriores, el patrón general del comportamiento de alimentación del CCN es diferente en las temporadas reproductivas y no reproductivas, algunas de los aspectos estudiados son comparables (Tabla 5). Por ejemplo, el porcentaje de horas luz que las aves permanecen en la colonia fue mayor en las temporadas reproductivas que en la temporada no reproductiva del año 2002: $68 \pm 9,5$ vs. $33 \pm 15,3$ % ($n = 10$ y 3 individuos, respectivamente) (Mann-Whitney, $Z = 2,53$, $p < 0,01$) (Tabla 5). Por otro lado, durante la temporada no reproductiva del año 2003 los cormoranes permanecieron en la colonia un porcentaje de horas luz similar al de las temporadas reproductivas: $68 \pm 9,5$ vs. $53 \pm 9,6$ % ($n = 10$ y 3 individuos respectivamente) (Mann-Whitney, $Z = 1,85$, $p = 0,06$) (Tabla 5).

Por otro lado, el total de horas diarias en las cuales los animales dedicaron tiempo efectivo a la alimentación fue similar entre temporadas: $5,3 \pm 1,6$ (n = 10 individuos) en promedio durante las dos temporadas reproductivas vs. $4,5 \pm 1,2$ horas (n = 5 individuos) durante la temporada no reproductiva del año 2003 (Mann-Whitney, $Z = 1,22$, $p = 0,22$) (Tabla 5).

En todas las temporadas, los cormoranes realizaron un número similar de turnos de buceo por día: $2,2 \pm 0,5$ turnos (n = 10 individuos) en las temporadas reproductivas y $2,4 \pm 0,6$ turnos por día en la temporada no reproductiva del año 2003 (Mann-Whitney, $Z = -0,85$, $p = 0,39$) (Tabla 5). Sin embargo, la duración de los turnos de buceo fue diferente entre temporadas. Así, durante la temporada no reproductiva 2003, la duración promedio de los turnos fue similar a la de la temporada reproductiva 2001: $1,9 \pm 0,8$ h., n = 5 individuos, vs. $2,3 \pm 0,6$ h., n = 7 individuos) (Mann Whitney $Z = 0,7$, $p = 0,46$) y menor a la de la temporada reproductiva 2002 ($3,4 \pm 0,3$ h., n = 3 individuos) (Mann Whitney $Z = 2,23$, $p = 0,025$) (Tabla 5).

	R 2001	R 2002	NR 2002	NR 2003
Tiempo en colonia (%)		68 ± 9,5	33 ± 15,3	53 ± 9,6
Tiempo de alimentación por día (h)		5,3 ± 1,6		4,5 ± 1,2
Duración del turno de buceo (h)	2,3 ± 0,6	3,4 ± 0,3		1,9 ± 0,8
Número de turnos por día		2,2 ± 0,5		2,4 ± 0,6

Tabla 5: Características del comportamiento de alimentación (media ± de) del CCN durante las temporadas reproductivas y no reproductivas en la colonia de Punta Loma. En los casos donde no hubo diferencias significativas entre años para la temporada reproductiva se presenta el valor promedio de los dos años. Las diferencias significativas entre las temporadas reproductivas y no reproductivas se señalan en negrita.

Comportamiento de buceo

En el transcurso de las dos temporadas reproductivas se obtuvo un total de 5.650 buceos correspondientes a 140 viajes de alimentación de nueve cormoranes adultos equipados con radiotransmisores. Durante el muestreo del 2001, se recabó el 45,4 % de la información (2.562 buceos), mientras que en el 2002 se obtuvo el 54,6 % restante (3.088 buceos) (Tabla 6). Durante las temporadas no reproductivas se obtuvieron 11.918 buceos, provenientes de 206 turnos de buceo de nueve aves equipadas con radiotransmisores. El 38,4 % (4.577 buceos) correspondió a la temporada 2002 y el 61,6 % (7.341 buceos) a la temporada 2003 (Tabla 6).

El patrón general de buceo consistió en una serie de inmersiones prolongadas intercaladas con breves intervalos de recuperación en superficie. En general, las inmersiones fueron de mayor duración que los intervalos en superficie (IS) a lo largo de toda la secuencia de inmersiones en los turnos de buceo de todas las aves estudiadas tanto en temporadas reproductivas como no reproductivas. Tanto la duración de los buceos (DB) como IS se mantuvieron relativamente constantes a lo largo de la secuencia de buceos realizada en cada viaje de alimentación.

Los cormoranes permanecieron sumergidos por más tiempo durante los buceos realizados durante los períodos de crianza de pichones en las dos temporadas reproductivas que durante aquellos realizados durante las temporadas no reproductivas. Así, la duración media de los buceos realizados por los cormoranes durante las temporadas reproductivas fue de $51,1 \pm 9,4$ s y fue mayor a la observada durante las temporadas no reproductivas: $38,5 \pm 4,6$ (Mann Whitney, $Z = -2,9$, $p < 0,05$) (Tabla 6). Durante la reproducción, el 60 % de los buceos duró entre 40 y 60 s y la máxima duración de buceo registrada fue de 326 s. Durante la etapa no reproductiva, en cambio, el 80 % de los buceos se mantuvo entre los 30 y 50 segundos y la máxima duración registrada fue de 172 segundos.

La duración media de los intervalos de recuperación en superficie durante la etapa de crianza de pichones fue similar a la observada durante la temporada no reproductiva: $17,6 \pm 9,6$ y $18,8 \pm 3,9$ segundos, respectivamente (Mann Whitney, $Z = 1,4$, $p > 0,05$) (Tabla 6). Los intervalos prolongados en superficie (IPS), mayores a 70 segundos fueron muy poco frecuentes y representaron menos del 1 % en las temporadas reproductivas y menos del 1,5 % en las temporadas no reproductivas.

La eficiencia de buceo observada para el CCN en Punta Loma fue alta durante todas las temporadas (rango: 0,7 - 7,1), pero resultó mayor durante la época de crianza

de pichones que durante la temporada no reproductiva: $3,4 \pm 0,9$ vs. $2,1 \pm 0,5$ segundos, respectivamente (Mann Whitney, $Z = -2,8$, $p < 0,05$) (Tabla 6). En todas las temporadas, los cormoranes permanecieron la mayor parte del tiempo en el mar debajo del agua (rango: 23 – 86 %). En promedio, el porcentaje de tiempo de permanencia debajo del agua durante los turnos de buceo fue mayor durante la época reproductiva que durante la no reproductiva: $75,4 \pm 6,2$ % vs. $64,7 \pm 6,0$ % (Mann Whitney, $Z = -2,9$, $p < 0,05$) (Tabla 6).

	Reproductiva	No Reproductiva
Número total de buceos	5.650	11.918
Duración de buceo (s)	$51 \pm 9,4$	$38 \pm 4,6$
Dur. Interv. en superficie (s)	$17,6 \pm 9,6$	$18,8 \pm 3,9$
Eficiencia de buceo	$3,4 \pm 0,9$	$2,1 \pm 0,5$
Tiempo bajo el agua (%)	$75,4 \pm 6,2$	$64,7 \pm 6,0$

Tabla 6: Patrón de buceo (media \pm de) del Cormorán Cuello Negro durante las etapas reproductiva y no reproductiva en la colonia de Punta Loma. Para cada etapa se presentan los valores promedios obtenidos a partir de lo 10 y 9 individuos estudiados en las etapas reproductivas y no reproductivas, respectivamente (no se encontraron diferencias significativas entre años para una misma etapa). Se resaltan en negrita las diferencias significativas entre temporadas.

DISCUSIÓN



Phillips 2006

En líneas generales, el comportamiento de buceo y alimentación registrado para el CCN en Punta Loma durante el desarrollo de este trabajo de investigación, presentó las mismas características que el previamente reportado para la especie durante la etapa reproductiva en esta, y otras colonias de la costa patagónica (Quintana 1999, 2001; Quintana *et al.* 2002, Sapoznikow y Quintana 2003, Frere *et al.* 2005). Estos estudios describen al CCN como un buceador costero bentónico que durante el período reproductivo (al menos durante la incubación tardía y primeras semanas del período de crianza de pichones), realiza entre 3-4 viajes de alimentación por día, de 2-3 horas de duración, intercalados con periodos de permanencia en el nido. Las duraciones de buceo e intervalos en superficie promedios registradas en este trabajo, fueron también similares a las de los estudios previos (50 y 14 segundos respectivamente), como así también el porcentaje de horas luz que permanecían en el mar (35 %), la eficiencia de buceo (3,2 - 3,8) o el porcentaje de tiempo bajo el agua (70 - 80 %). Como se ve,

aunque puedan encontrarse algunas diferencias entre años y/o colonias, en líneas generales, el comportamiento de alimentación y buceo de la especie parece relativamente generalizado. Como se mencionó en capítulos anteriores, las aves pueden emplear su tiempo debajo del agua en diferente forma, dependiendo del tipo de presas que consumen, de su distribución, abundancia y disponibilidad. Bajo este razonamiento y asumiendo una menor influencia de otras características ecológicas sobre el patrón de alimentación y buceo de la especie, es lógico pensar que en las distintas colonias las fuentes de alimento utilizadas por el CCN presentan características similares en cuanto al tipo de presa consumida, su distribución, accesibilidad y abundancia.

En contraste con la similitud entre colonias anteriormente mencionada, el patrón de alimentación del CCN (áreas de alimentación, comportamiento de alimentación y buceo) es marcadamente diferente al observado para las otras especies simpátricas de cormoranes patagónicos. Mientras que el CCN utiliza para alimentarse casi exclusivamente zonas costeras de poca profundidad (< 5 Km., < 10 metros de profundidad), el Cormorán Imperial presenta alternativamente hábitos más pelágicos, pudiendo alimentarse en zonas más alejadas de la colonia y de la costa (> 8 Km.) y de mayor profundidad (al menos 70 m) (Wilson y Quintana 2004, Frere *et al.* 2005, Quintana *et al.* datos no publicados). En cuanto al buceo, los cormoranes imperiales realizan buceos e intervalos de recuperación en superficie más prolongados (100 y 163 s, respectivamente) y realizan solamente entre 1 y 2 viajes de alimentación por día (Wilson y Quintana 2004, Quintana *et al.* datos no publicados, Frere *et al.* 2005). Por otro lado, si bien tanto el Biguá como el Cormorán Gris parecen también ser especies costeras que se alimentan a poca profundidad (< 2 km, < 10 metros de profundidad) (Quintana *et al.* 2004, Gandini *et al.* 2005, Frere *et al.* 2005), su patrón de buceo es diferente. Ambas especies realizan buceos e intervalos en superficie de menor duración

que el CCN (DB: 26 y 18 s, IS: 9 y 7 s para el Cormorán Gris y el Biguá respectivamente) y realizan una mayor cantidad de viajes de alimentación por día pero de menor duración (Frere *et al.* 2002, 2005, Quintana *et al.* 2004, Gandini *et al.* 2005). Las diferencias interespecíficas observadas pueden ser resultado tanto de factores morfológicos (diferencias en la masa corporal de cada especie) como de características distintivas del comportamiento de alimentación de cada especie tales como: técnicas y estrategias de búsqueda y captura de presas, tipo de presas consumidas, profundidad utilizada dentro de la columna de agua, etc. (ver Wilson y Wilson 1988).

En la colonia de Punta Loma, los CCN utilizaron las mismas áreas de alimentación tanto durante el periodo reproductivo como no reproductivo, siendo el área oeste de la colonia la que presentó mayor intensidad de uso. Estas observaciones son también coincidentes con las descripciones hechas por Quintana y colaboradores en dos temporadas reproductivas anteriores (1996 y 1997) (Quintana 2001, Quintana *et al.* 2002). Los resultados obtenidos corroboran la primera de las predicciones enunciadas al inicio de este trabajo. Así, el hecho de que los cormoranes utilicen las mismas áreas de alimentación durante el periodo reproductivo y no reproductivo, constituye una evidencia más a favor de la primer hipótesis que planteaba la existencia y uso por parte del CCN, de fuentes de alimento relativamente permanentes y espacialmente predecibles en los alrededores de la colonia. De existir fuentes alternativas de alimento más productivas pero más alejadas de la colonia, estas podrían ser utilizadas al menos durante las temporadas no reproductivas, dado que los cormoranes no están obligados a regresar a la colonia y que, en este grupo, el vuelo es energéticamente menos costoso que el buceo (Gremillet 1997).

Además de una alta fidelidad al sector de alimentación, los cormoranes de Punta Loma mostraron una marcada consistencia en el uso de áreas particulares. Estos

resultados corroboran la segunda de las predicciones enunciadas al inicio de este capítulo. Además de constituir una evidencia sobre la existencia de recursos predecibles en espacio y tiempo (Hipótesis 1) (ver Gremillet *et al.* 1999, Hamer *et al.* 2001), estos resultados apoyan la idea de la capacidad de los individuos de conocer y recordar los sitios donde se hallan sus presas, lo que les permitiría aumentar su eficiencia de alimentación a través del conocimiento adquirido durante los diferentes viajes de forrajeo (Irons 1998, Anderson *et al.* 2004).

A diferencia de la alta similitud encontrada entre la temporada reproductiva y no reproductiva respecto a la utilización de las áreas de alimentación, algunos aspectos generales del comportamiento de alimentación mostraron diferencias entre estaciones. Durante las temporadas reproductivas, los cormoranes realizaron varios viajes de alimentación por día (máximo: 4 viajes), y al abandonar la colonia se dirigieron directamente al área de alimentación donde comenzaron una serie ininterrumpida de buceos, terminada la cual, regresaron directamente a la colonia. Durante la etapa no reproductiva, en cambio, los individuos realizaron solamente entre una y dos salidas de la colonia por día y destinaron parte del tiempo fuera de la colonia a alimentarse y parte a descansar en algún sitio cercano al área de alimentación. Dado que el tiempo que las aves marinas pasan en la colonia es el resultado de una situación de compromiso entre el tiempo dedicado a la reproducción (defensa del nido, adquisición de pareja, cuidado de la nidada, etc) y el tiempo dedicado a la búsqueda del alimento (Gaston y Nettleship, 1982) estas diferencias estarían relacionadas directamente con la obligación de regresar al nido durante la época reproductiva. Además, ya que el costo del vuelo en cormoranes es relativamente alto (Pennycuick 1975) aunque bajo comparado el del buceo (Gremillet 1997)), durante el periodo no reproductivo, cuando los individuos no están obligados a regresar a la colonia, resultaría energéticamente más ventajoso permanecer

cerca del área de alimentación una vez finalizado un turno de buceo. Por otra parte, el hecho de agruparse en áreas de descanso representaría otras ventajas para las aves, tales como: reducción de la demanda energética para la termorregulación o un aumento de la eficiencia de alimentación, si es que estas agrupaciones funcionan como centros de información (Beauchamp 1999).

Si bien el patrón general de permanencia en la colonia fue claramente diferente, la comparación entre estaciones respecto a la duración de los turnos de buceo no parece tan sencilla y es indispensable la atención de aspectos fisiológicos del buceo, los cuales no fueron considerados en la fundamentación de algunas de las predicciones formuladas en la introducción. La duración de los turnos de buceo fue similar entre la temporada reproductiva 2001 y la temporada no reproductiva 2003, pero resultó mayor durante la temporada reproductiva 2002 respecto a la no reproductiva 2003. Esto se debe básicamente a que la duración de los mismos en la temporada reproductiva 2002 fue mayor a la de la estación reproductiva del 2001. Este resultado podría relacionarse con la existencia de condiciones menos favorables (Ej. menor disponibilidad de presas) durante la temporada reproductiva del 2002, tal lo sugerido en el Capítulo 3. Varios estudios han reportado un aumento en la duración de los turnos de alimentación ante la disminución en la disponibilidad de presas, ya sea porque los individuos pasan más tiempo alimentándose en un parche o porque se alimentan en sitios más alejados (Monaghan *et al.* 1994, Wanless *et al.* 1998, Suryan *et al.* 2000, Kato *et al.* 2003, Pinaud *et al.* 2005). Si bien en este trabajo no se realizó una estimación de la disponibilidad de presas durante las temporadas de estudio, algunos de los parámetros reproductivos (éxito reproductivo, tamaño de nidada) reportados durante la temporada reproductiva 2002, fueron significativamente menores a los de la temporada

reproductiva previa, lo cual constituye una evidencia más a favor de la existencia de condiciones menos favorables durante la reproducción del 2002 (ver Capítulo 3).

En Punta Loma, los CCN se alimentaron durante la misma cantidad de horas durante la etapa reproductiva y no reproductiva y la duración de los turnos de buceo durante la temporada no reproductiva resultó menor solo al compararla con la reproductiva del 2002. Con estos resultados, no es posible corroborar la primera de las tres predicciones enunciadas a partir de la segunda hipótesis (ver Introducción) y parcialmente la segunda predicción. De esta forma, la idea de que la oferta de las fuentes de alimento utilizadas por los CCN es similar (en cuanto a tipo de presa y contenido energético) durante las etapas reproductiva y no reproductiva, estaría solo parcialmente soportada, por lo que resulta importante considerar otros aspectos.

Una visión alternativa para explicar la similitud encontrada podría surgir de la comparación de los requerimientos energéticos de los cormoranes durante la estación reproductiva y no reproductiva. Si bien en el razonamiento original se consideró un mayor requerimiento energético durante la reproducción como consecuencia de la demanda de los pichones (ver Introducción), durante el invierno, el gasto energético podría también ser elevado (y compensar al del verano), como consecuencia de un aumento de la tasa metabólica de los cormoranes en respuesta a las bajas temperaturas del ambiente y del agua. La relación de la temperatura ambiente (aire y/o agua) y la tasa metabólica ha sido recientemente estudiada en otras especies de cormoranes, indicando que los costos energéticos de la termorregulación durante el buceo son importantes y aún más marcados durante el invierno (Gremillet *et al.* 2003, Enstipp *et al.* 2005, 2006.). De ser este también el caso del CCN, ante similares ofertas de alimento en verano e invierno, es razonable pensar que no se encuentren diferencias en la cantidad de horas que dedican a alimentarse en las diferentes temporadas ya que las demandas

energéticas entre ambas temporadas son comparables aunque sean consecuencia de diferentes razones. Ahora bien, en el caso de que los requerimientos energéticos durante el invierno no sean tan altos, una menor abundancia o accesibilidad de las presas durante el invierno ayudaría a explicar los resultados encontrados. En este caso, los cormoranes aumentarían su esfuerzo de alimentación durante el invierno, dedicando una cantidad de horas a esta actividad comparable al que dedican durante la reproducción cuando sus requerimientos energéticos se incrementan por la demanda de los pichones. El estudio de la dieta del CCN (Capítulo 4) mostró que las aves consumen las mismas presas durante las etapas reproductiva y no reproductiva. Por lo tanto, las mismas presas están presentes en ambas etapas. Sin embargo, durante este estudio no se realizó ninguna estimación de la abundancia de presas en las áreas de alimentación del CCN en Punta Loma, por lo cual, esta última idea no puede ser descartada.

Tanto durante las temporadas reproductivas como no reproductivas, el patrón general de buceo se caracterizó por inmersiones prolongadas, seguidas de breves intervalos de recuperación en superficie, lo que determinó altas eficiencias de buceo y un gran porcentaje de tiempo bajo el agua. En particular, la eficiencia de buceo mostrada por el CCN en Punta Loma fue muy alta comparada con la de otras especies de cormoranes como *Phalacrocorax atriceps*, *Ph. aristotelis* y *Ph. capillatus*, cuyas eficiencias de buceo fueron menores a uno (Cooper 1986, Croxall *et al.* 1991, Kato *et al.* 1992, Wanless *et al.* 1993, Watanuki *et al.* 1996) y se vió incrementada durante la etapa reproductiva, debido a una mayor duración de los buceos. Dado que el incremento de tiempo bajo el agua durante un ciclo de buceo puede permitir a un individuo maximizar su tiempo disponible de búsqueda y alimentación (Kooyman y Davis 1987), y considerando que los cormoranes estudiados bucearon en aguas someras, donde el tiempo de tránsito hacia y desde el fondo se reduce, es razonable pensar que el tiempo

de búsqueda en el fondo representó casi la totalidad del tiempo de buceo. Si bien este comportamiento podría resultar ventajoso todo el año para el CCN, dado el bajo rendimiento energético de sus presas (ver Capítulo 4), resultaría de fundamental importancia durante la temporada reproductiva si es que los requerimientos energéticos son mayores (ver arriba). Buceos más largos durante momentos energéticamente críticos (como la reproducción o años con menor abundancia de presas) se han observado en otras aves marinas (Monaghan *et al.* 1994, Wanless *et al.* 1998, Ishikawa y Watanuki 2002). Los resultados obtenidos sobre la duración de las inmersiones y la eficiencia de buceo indican que éstas son mayores durante la temporada reproductiva, corroborando la tercera de las predicciones de la segunda hipótesis (ver Introducción).

Varios estudios muestran que las aves buceadoras poseen un comportamiento flexible con diferentes formas de compensar las exigencias energéticas que les plantea tanto la reproducción como las demandas fisiológicas del buceo (Herbers 1981, Burger y Piatt 1990, Wanless *et al.* 1993, Grémillet 1997, Dall'Antonia *et al.* 2001). En este caso, pareciera que los animales dedican el máximo de horas posible a alimentarse todo el año y se ajustan a las demandas energéticas de la reproducción, termorregulación, etc, aumentando su eficiencia de buceo durante aquellos períodos en los que las condiciones ambientales lo permiten.

BIBLIOGRAFÍA

- Anderson, C. D., Roby, D. D. y Collis, K. 2004. Foraging patterns of male and female Double-crested Cormorants nesting in the Columbia River estuary. *Can. J. Zool.* 82: 541-554.

- Beauchamp, G. 1999. The evolution of comunal roosting in birds: origin and secondary losses. *Behavioral Ecology* 10:675-687.
- Becker, P.H., Frank, D. y Sudmann, S.R. 1993. Temporal and spatial pattern of common Tern (*Sterna hirundo*) foraging in the Wadden Sea. *Oecología* 93: 389-393.
- Bell, W. J. 1991. Searching behaviour. Chapman and Hall, London.
- Benvenuti, S., Bonadonna, F., Dall'Antonia, L. y Gudmundsson, G. A. 1998. Foraging Flights of breeding thick-billed murres (*Uria lomvia*) as revealed by bird-borne direction recorders. *Auk* 115:57-66.
- Bertram, D. F., Welham, C.V. J. y Ydenberg, R. C. 1996. Flexible effort in breeding seabirds: adjustments of provisioning according to nestling age and mass. *Canadian Journal of Zoology* 74:1876-1881.
- Bolton, M. 1995. Food delivery to nestling storm petrels: limitations or regulations? *Functional Ecology* 9: 161-170.
- Bost, C. A., Zom, T., Le Maho, Y. y Duhamel, G. 2002. Feeding of diving predators and diel vertical migration of prey: King penguins' diet versus trawl sampling at Kerguelen Islands. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 227: 51-61.
- Boyd, I. L., Arnould, J. P. Y., Barton, T. y Croxall, J. P. 1994. Foraging behaviour of Antarctic fur seals during periods of contrasting prey abundance. *Journal of Animal Ecology* 63:703-713.
- Boyd, I. L. 1997. The behavioral and physiological ecology of diving. *Tree* 12:213-217.
- Burger, A. E. y Piatt, J. 1990. Flexible time budgets in breeding Common Murres: buffer against variable prey abundance. *Studies in Avian Biology* 14: 71-83.
- Butler, P. J. y Jones, D. R. 1982. The comparative physiology of diving in vertebrates. *Advances in Comparative Physiology and Biochemistry* 8: 179-364.

- Butler, P. J. y Stephenson, R. 1987. Physiology of breath-hold diving: a bird's eye view. *Scientific Progress, Oxford* 71:439-458.
- Cairns, D. K. 1987. Seabirds as indicators of marine food supplies. *Biol. Oceanogr.* 5:261-271.
- Cairns, D. K., Schneider, D.C. 1990. Hot spots in cold water; feeding habitat selection by Thick-billed Murres. *Stud. Avian. Biol.* 14:52-60.
- Carbone, C. y Houston, A. I. 1996. The optimal allocation of time over the dive cycle: an approach based on aerobic and anaerobic respiration. *Animal Behaviour* 51: 1247-1255.
- Cooper, J. 1986. Diving patterns of cormorants *Phalacrocoracidae*. *Ibis* 114:360-366.
- Costa, D. P., Croxall, J. P. y Duck, C. D. 1989. Foraging energetics of Antarctic fur seals in relation to changes in prey availability. *Ecology* 70: 596-606.
- Croxall, J.P. 1995. Remote-recording of foraging patterns in seabirds and seals for studies of predator-prey interactions in marine ecosystems. En: *Ecology of Fjords and Coastal Waters*. H. R. Skjoldal, C. Hpkins, K. E. Erikstad, y H. P. Leinnaas. (Editores.) Pp 429-442.
- Croxall, J. P., Naito, Y., Kato, A., Rotery, P. y Briggs, D. R. 1991. Diving patterns and performance in the Antarctic Blue-eyed Shag *Phalacrocorax atriceps*. *Journal of Zoology* 225: 177-199.
- Daan, S., Deerenberg, C. y Dijkstra, C. 1996. Increased daily work precipitates natural death in the kestrel. *Journal of animal ecology* 65:539-544.
- Dall'Antonia, L., Gudmundsson, G. A. y Benvenuti, S. 2001. Time allocation and foraging pattern of chick-rearing razorbills in northwest Iceland. *Condor* 103: 469-489.
- Dewar, J. M. 1924. *The bird as a diver*. Witherby, Londres.

- Drent, R. H. y Daan, S. 1980. The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding. *Ardea* 68: 225-252.
- Enstipp, M. R., Grémillet, D. y Svein-Hakon, L. 2005. Energetic costs of diving and thermal status in European Shags (*Phalacrocorax aristotelis*). *Journal of Experimental Biology* 208: 3451-3461.
- Enstipp, M. R., Grémillet, D., Jones, D. R. 2006. The effects of depth, temperature and food ingestion on the foraging energetics of a diving endotherm, the double-crested cormorant (*Phalacrocorax auritus*).
- Frere, E., Quintana, F. y Gandini, P. 2002. Diving behavior of the red-legged cormorant in southeastern Patagonia, Argentina. *Condor* 104: 440-444.
- Frere, E., Quintana, F. y Gandini, P. 2005. Cormoranes de la costa patagónica: estado poblacional, ecología y conservación. *Hornero* 20: 35-52.
- Gandini, P., Frere, E. y Quintana, F. 2005. Feeding performance and foraging area of the Red-legged Cormorant. *Waterbirds* 28 (1): 41-45.
- Gaston, A. J. y Nettleship, D. N. 1982. Factors determining seasonal changes in attendance at colonies of the Thick-billed Murre *Uria lomvia*. *Auk* 99: 468-473.
- Goodman, D. 1974. Natural selection and a cost ceiling on reproductive effort. *American Naturalist* 108: 247-268.
- Gremillet, D. 1997. Catch per unit effort, foraging efficiency and parental investment in breeding great cormorants *Phalacrocorax carbo carbo*. *ICES J. Mar.Sci.* 54: 635-644.
- Gremillet, D., Wilson, R. P., Storch, S. y Gary, Y. 1999. Three-dimensional space utilization by a marine predator. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 183: 263-273.
- Gremillet, D., Wright, G., Lauder, A., Carss, D. N. y Wanless, S. 2003. Modelling the

- daily food requirements of wintering great cormorants: a bioenergetics tool for wildlife management. *Journal of Applied Ecology* 40, 266-277.
- Hamer, K. C., Phillips, R. A., Hill, J. K., Wanless, S. y Wood, A. G. 2001. Contrasting foraging strategies of gannets *Morus bassanus* at two North Atlantic colonies: foraging trip duration and foraging area fidelity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 224: 283-290.
- Hamer, K. C., Schreiber, E. A. y Burger, J. 2002. Breeding biology, life histories, and life-history environment interactions in seabirds. En: *Biology of marine birds*. E. A. Schreiber, y J. Burger, (Editores). Pp:217-262. CRC Press. Florida.
- Herbers, J. M. 1981. Time resources and laziness in animals. *Oecologia* 49: 252-262.
- Houston, A. I. y Carbone, C. 1992. The optimal allocation of time during the diving cycle. *Behavioral Ecology* 3:233-266.
- Hull, C. L., Hindell, M. A. y Michael, K. 1997. Foraging zones of royal penguins during the breeding season and their association with oceanographic features. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 153:217-228.
- Hulbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiment. *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- Irons, D. B. 1998. Foraging area fidelity of individual seabirds in relation to tidal cycles and flock feeding. *Ecology* 79:647-655.
- Ishikawa, K. y Watanuki, Y. 2002. Sex and individual differences in foraging behavior of Japanese cormorants in years of different prey availability. *J. Ethol* 20: 49-54.
- Kato, A., Watanuki, Y. y Naito, Y. 1992. Diving patterns and performance in male and female Blue-eyed Cormorants *Phalacrocorax atriceps* at South Georgia. *Marine Ornithology* 19:117-129.
- Kato, A., Watanuki, Y. y Naito, Y. 2003. Annual and seasonal changes in foraging site

- and diving behavior in Adélie penguins. *Polar Biology* 26: 389-395.
- Gentry, R. L. y Kooyman, G. L. 1986. Methods of dive analysis. En: *Fur seals: maternal strategies on land and at sea*. R. L. Gentry y G. L. Kooyman (Editores). Pp. 28–40. Princeton University Press, Princeton,.
- Kooyman, G. L. 1989. *Diverse divers*. Berlin: Springer-Verlag.
- Kooyman, G. L. y Davis, R.W. 1987. Diving behaviour and performance with special reference to penguins. En: *Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems*. J. P. Croxall (Editor.). Pp 63-75 Cambridge University Press, Cambridge.
- Kramer, D. L. 1988. The behavioral ecology of air breathing by aquatic animals. *Canadian Journal of Zoology* 66: 89-94.
- Monaghan, P. 1996. Relevance of the behaviour of seabirds to the conservation of marine environments. *Oikos* 77:227-237.
- Monaghan, P., Walton, P., Wanless, S., Uttley, J. D. y Burns, M. D. 1994. Effect of prey abundance on the foraging behaviour, diving efficiency and time allocation of the breeding guillemots *Uria aalga*. *Ibis* 136: 214-222.
- Nelson, J. B. y Herron Baird, P. 2002. Seabird communication and displays. En: *Biology of marine birds*. E. A. Schreiber y J. Burguer. (Editores). CRC Press. Florida.
- Orians, G. H. y Pearson, N. E. 1979. On the theory of central place foraging. En: *Analysis of Ecological Systems*. D.J. Horn, R. D. Mitchell. y G. R. Stairs. (Editores.) Pp. 155-177. Ohio State Univ. Press, Columbus, Ohio.
- Phillips, K. 2006. Cost of deep diving for cormorants. *Journal of Exp. Biol.* 209 iii.
- Pennycuik, C.J. 1975. Mechanics of flight. En *Avian Biology*. Vol. 5. D.S. Farner y J. R. King (Editores). Pp 5-17. Academic Press, New York..

- Pinaud, D., Cherel, Y. y Weimerskirch, H. 2005. Effect of environmental variability on habitat selection, diet, provisioning behaviour and chick growth in yellow – nosed albatrosses. *Mar. Ecol. Progr. Ser.* 298: 295-304.
- Punta, G., Yorio, P. y Herrera, G. 2003. Temporal patterns in the diet and food partitioning in Imperial Cormorants (*Phalacrocorax atriceps*) and Rock Shags (*P. magellanicus*) breeding at Bahía Bustamante, Argentina. *Wilson Bulletin* 115 (3): 307-315.
- Quintana, F. 1999. Diving behavior of Rock Shags at a Patagonian colony of Argentina. *Waterbirds* 22: 446-447
- Quintana, F. 2001. Foraging behaviour and feeding locations of Rock shags *Phalacrocorax magellanicus* from a colony in Patagonia, Argentina. *Ibis* 143: 547-553.
- Quintana, F., Morelli, F. y Benedetti, Y. 2002. Buceo eficiente en aguas poco profundas: comportamiento de buceo y patrón de alimentación del Cormorán Cuello Negro *Phalacrocorax magellanicus*, en dos colonias de la costa patagónica. *Ecología Austral* 12: 19-28.
- Quintana, F., Yorio, P., Lisnizer, N., Gatto, A. y Soria, G. 2004. Diving behavior and foraging areas of the neotropic cormorant at a marine colony in Patagonia, Argentina. *Wilson Bulletin* 116 (1): 83-88.
- Sapoznikow, A. y Quintana, F. 2003. Foraging behavior and feeding locations of Imperial Cormorants and Rock Shags breeding sympatrically in Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 26: 184-191.
- Schreiber, E.A. y Burger, J. 2002. Seabirds in the marine environment. En: *Biology of marine birds*. E. A. Schreiber, y J. Burger (Editores). Pp 1-17. CRC Press. Florida.

- Stearns, S. C. 1992. The evolution of life histories. Oxford University Press, Oxford.
- Stephens, D. W. y Krebs, J. R. 1986. Foraging Theory. Princeton University Press, Oxford.
- Suryan, R. M., Irons, D. B. y Benson, J. 2000. Prey switching and variable foraging strategies of Black-legged Kittiwakes and the effect on reproductive success. *Condor* 102: 374-384.
- Wanless, S. y Harris, M. P. 1991. Diving patterns of full-grown and juvenile rock shags. *Condor* 93: 44-48.
- Wanless, S., Harris, M. P. y Russell, A. F. 1993. Factors influencing food-load sizes brought in by Shags *Phalacrocorax aristotelis* during chick rearing. *Ibis* 135:19-24.
- Wanless, S. Grémillet, D. y Harris, M. P. 1998. Foraging activity and performance of Shags *Phalacrocorax aristotelis* in relation to environmental characteristics. *Journal of Avian Biology* 29: 49-54.
- Watanuki, Y., Kato, A. y Naito, Y. 1996. Diving performance of male and female Japanese Cormorants. *Can. J. Zool.* 74:1098-1109
- White, G. C. y Garrot, R. A. 1990. Anlysis of wildlife radio-tracking data. Academic Press, Inc. San Diego, California.
- Wilson, R. P. y Wilson, M. P. T. 1988. Foraging behavior in four sympatric cormorants. *Journal of Animal Ecology* 57: 943-955.
- Wilson, R. P. y Quintana, F. 2004. Surface pauses in relation to dive duration in Imperial Cormorants; how much time for a breather? *The Journal of Experimental Biology* 207: 1789-1796.
- Weimerskirch, H., Salamolard, M., Sarrazin, F. y Jouventin, P. 1993. Foraging strategy

of wandering albatrosses through the breeding season: a study using satellite telemetry. *Auk* 110: 325-342.

Ydenberg, R.C. 1988. Foraging by diving birds. *Proceeding of the International Ornithological Congress* 19: 1832-1842.

Ydenberg, R. C. y Forbes, L. S. 1988. Diving and foraging in the western grebe. *Ornis Scandinavica* 19:129-133.

Ydenberg, R. C., Welham, C. V. J., Schmid-Hempel, R., Schmid-Hempel, P. y Beauchamp, G. 1994. Time and energy constraints and the relationships between currencies in foraging theory. *Behavioral Ecology* 5: 28-34.

Zar, J. H. 1984. *Biostatistical Analysis*. Prentice-Hall International Inc. New Jersey.

CAPÍTULO 6

CARACTERIZACIÓN DE LAS ÁREAS DE ALIMENTACIÓN DEL CORMORÁN CUELLO NEGRO EN PUNTA LOMA

INTRODUCCIÓN

Diversos estudios acerca de la distribución de las aves en el mar han revelado que los individuos no se encuentran uniformemente distribuidos en los distintos ambientes oceánicos (Ashmole 1971, Hunt 1990, Hunt *et al.* 1999). Esta distribución en parches está frecuentemente asociada a procesos oceanográficos de diferente escala espacial; desde pequeños fenómenos costeros como remolinos, filamentos o meandros dados por la geografía del sistema, hasta frentes y corrientes oceánicas que afectan áreas a mayor escala (Hunt y Schneider 1987). La disposición espacial y agregación de los componentes biológicos de un ecosistema marino dependen, a macroescala, mayormente de procesos advectivos mientras que a mesoescala tanto los procesos físicos como biológicos son importantes. A escalas menores (1-10 Km.), los patrones son predominantemente biológicos (Haury *et al.* 1978, Mann y Lazier 1996). Estos procesos, a través de distintos mecanismos, tienden a concentrar a los organismos marinos (principalmente plancton y peces) cerca de la superficie por transporte directo o inducen a condiciones favorables para su crecimiento. De este modo, generan parches con mayor abundancia de presas que están local y temporalmente disponibles para las aves marinas. Como consecuencia, la distribución y abundancia de las aves marinas

están relacionadas con un hábitat en particular y usualmente reflejan la disponibilidad de presas del mismo (Hunt 1991).

Varios estudios han descrito la fuerte asociación espacial entre aves marinas y sus presas a diferentes escalas y en distintos ambientes oceánicos (Schneider y Piatt 1986, Hunt *et al.* 1988, Veit y Hunt 1992, Parrish *et al.* 1998). La mayoría de estos estudios ha mostrado que la correlación entre los predadores y sus presas aumenta con la escala de análisis (Schneider y Piatt 1986, Heinemann *et al.* 1989, Erikstad *et al.* 1990, Hunt 1990, Mehlum *et al.* 1999, Fauchald *et al.* 2000). En particular, las aves marinas son capaces de volar sobre grandes áreas y por lo tanto, de detectar parches de presas a gran escala (Fauchald *et al.* 2000). Por otro lado, es esperable también que los patrones de distribución de las aves en el mar sean modificados por presiones conductuales, morfológicas y energéticas diferentes en cada especie de ave marina (Ej. selectividad de presas, distancia entre la colonia y las áreas de alimentación, capacidad de vuelo, etc.) (Hunt y Schneider 1987).

La mayoría de las investigaciones nombradas anteriormente centraron su atención en aves marinas pelágicas, que se alimentan en áreas extensas, de fuentes de alimento móviles, mayormente impredecibles o disponibles en un tiempo limitado. De esta forma, las características oceanográficas fueron estudiadas principalmente a macro (en el orden de los miles de kilómetros) y mesoescala (10-100 Km.). Solo unos pocos estudios han abordado las relaciones entre la distribución en el mar de especies costeras y las características de sus áreas de alimentación.

Como se mencionó en capítulos anteriores, los cormoranes son buceadores bentónicos cuyo comportamiento de alimentación se ve afectado por diferentes características del ambiente tales como: profundidad, tipo de fondo, o densidad y tamaño de presas (Dewar 1924, Ydenberg y Forbes 1988, Carbone y Houston 1996,

Monaghan *et al.* 1994). El CCN en particular, se alimenta durante todo el año de presas bentónicas, que constituyen, al parecer, fuentes de alimento relativamente estables y predecibles en espacio y tiempo (ver Capítulo 4). Por otra parte, los individuos de esta especie, se alimentan casi exclusivamente en zonas costeras y muy cercanas a la colonia (ver Capítulo 5). Dichas características, conforman un escenario adecuado desde el punto de vista metodológico - logístico para estudiar, al menos en forma exploratoria, la distribución de estas aves en el mar y conocer algunas de las características oceanográficas (físicas y biológicas) del ambiente marino que utilizan, a pequeña escala.

El objetivo principal de este capítulo es caracterizar las áreas de alimentación del CCN en los alrededores de la colonia de Punta Loma en cuanto a tipo de sustrato, profundidad y distribución y abundancia de sus principales presas. Además, se analizan, en forma exploratoria, las potenciales relaciones entre las características oceanográficas y la distribución y abundancia de los animales en el mar tanto durante el período reproductivo como no reproductivo.

Finalmente, se espera que parte de los resultados de este estudio aporten evidencias directas para algunas de las hipótesis planteadas en los capítulos anteriores en relación a las características de las fuentes de alimento utilizadas por el CCN.

METODOLOGÍA

Distribución y abundancia del CCN en el mar

Para estudiar la distribución y abundancia de los cormoranes en el mar, se realizaron censos a lo largo de 48 y 52 transectas perpendiculares a la costa para la

temporada reproductiva y no reproductiva, respectivamente. Las mismas, fueron de longitud variable (media = 390 m, rango = 80 - 550 m) y se extendieron desde tierra hasta aproximadamente 20 metros de profundidad y se encontraban a 300 metros de distancia unas de otras. De esta manera, se relevaron aproximadamente 7 Km. de costa hacia cada lado de la colonia, cubriendo la potencial área de alimentación del CCN (ver Capítulo 5) (Figura 1). El relevamiento fue realizado durante las temporadas no reproductivas (24 al 30 de julio) y reproductivas (18 al 21 de noviembre) del 2003. Las transectas se recorrieron con una embarcación a motor de 7,8 metros de eslora a una velocidad promedio de 9 Km./h. Desde un observatorio instalado en cubierta (altura 3,4 metros sobre el nivel del mar) se registró cada tres minutos de navegación el número de cormoranes observados en el agua, hacia una de las bandas de la embarcación, en un arco de 90 grados, y hasta una distancia aproximada de 300 metros (un detalle de la metodología de censo puede encontrarse en Tasker *et al.* 1984). Con un geoposicionador satelital se registró el inicio y fin de cada tramo recorrido cada tres minutos. A partir de los conteos de cormoranes en el mar, se estimó la densidad de aves en un área, dada por el largo del tramo recorrido y el ancho de la banda (300 metros). La posición del centroide de cada área fue determinada y se le asignó un valor de densidad de cormoranes dado y, finalmente, se calculó la distancia entre la colonia y cada uno de los centroides.

Debido a que el objetivo de estos censos fue estudiar la distribución y abundancia de cormoranes alimentándose, no se contabilizaron aquellos individuos en vuelo, registrándose solamente aquellas aves que se encontraban posadas en la superficie del agua, a las que se asumía realizando buceos de alimentación.

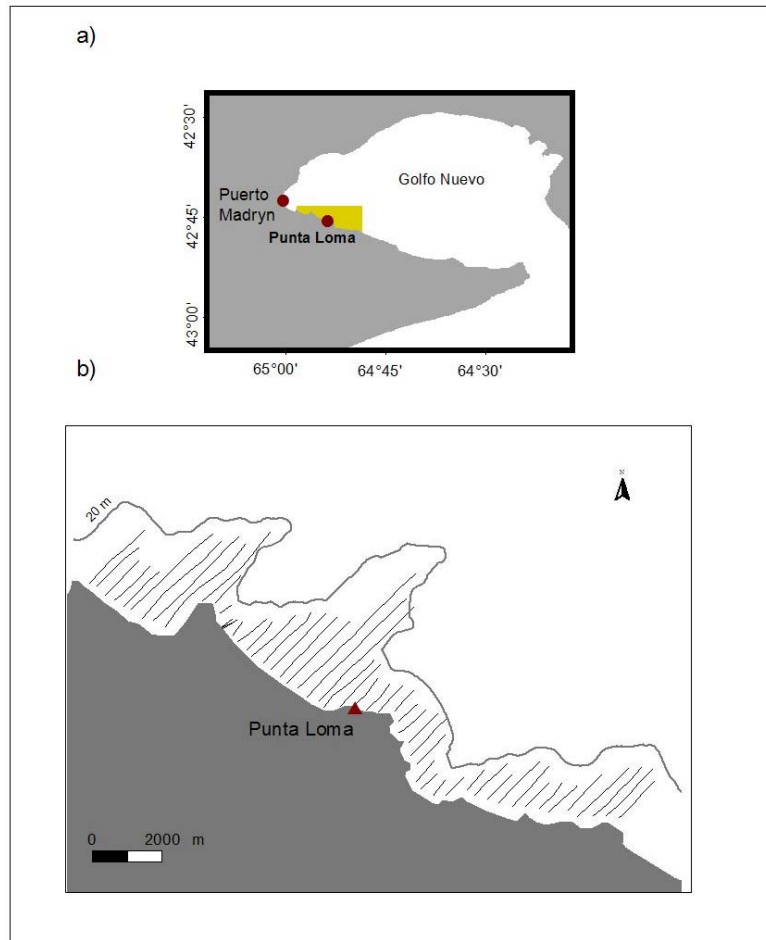


Figura 1: (a) Localización de la colonia de Cormorán de Cuello Negro de Punta Loma y área de mar relevada (en amarillo). (b) Detalle de los recorridos en transectas realizados para los diferentes relevamientos. Se muestra, a modo de referencia la isobata de 20 m.

Distribución y abundancia de las principales especies presa (peces)

El estudio de la distribución y abundancia de los principales peces presa de los cormoranes se realizó sobre las mismas transectas mencionadas anteriormente. En cada transecta se fijaron puntos de muestreo separados por 400 metros en los que se utilizó una red de arrastre de 0,55 m de ancho y 0,27 m de alto de boca para la captura de

peces. En cada uno de esos puntos se arrastró la red sobre 100 metros del fondo marino desde un bote semirrígido a una velocidad promedio de 3 Km./h. Una vez obtenida, cada muestra fue rotulada indicando su número de identificación, posición y fecha. Las mismas se conservaron en cámara fría hasta su posterior análisis en laboratorio. Al momento del análisis, se identificaron para cada muestra, las especies de peces presentes y se contabilizó el número de individuos de cada especie. La densidad de cada especie para cada sitio de muestreo se calculó como el número de individuos / área barrida por la red (m²). Las muestras correspondientes a la temporada no reproductiva fueron colectadas entre el 1 y 19 de agosto de 2003 y las correspondientes a la temporada reproductiva entre el 17 de noviembre de 2003 y el 5 de enero de 2004.

Las diferencias entre temporadas en la composición del ensamble de peces presentes en los alrededores de Punta Loma se analizaron mediante técnicas multivariadas incluidas en el paquete estadístico PRIMER (Clarcke 1993) (Ver Capítulo 4). En primer lugar, se construyó una matriz de similitud utilizando el índice de Bray-Curtis (Bray y Curtis 1957) y los datos generados por esta matriz se ordenaron en un espacio bidimensional mediante un Método de Escaleo no métrico Multidimensional (MDS, Non-metric multidimensional scaling), de manera de obtener una visualización espacial de la similitud entre las muestras. Luego se analizaron las diferencias estadísticas entre temporadas mediante un Análisis de Similitud de un factor (Anosim) (Clarke y Warwick 2001). Finalmente se determinaron las especies que contribuían mayormente a la diferencia entre estaciones mediante el procedimiento SIMPER (Similarity Percentages Breakdown) (Clarke y Warwick 2001). Solamente se tuvieron en cuenta las cuatro especies de peces más frecuentes, de manera de cumplir con los requerimientos de los procedimientos estadísticos utilizados (Clarke y Warwick 2001).

Batimetría

Durante el relevamiento de cormoranes en el mar, se utilizó una ecosonda que registraba cada dos segundos la posición (latitud y longitud) y profundidad del sitio. El valor registrado por la ecosonda fue corregido de acuerdo a la marea, de manera de llevar todos los valores a un mismo plano de referencia. Los datos corregidos fueron interpolados mediante el procedimiento “Krigging” utilizando el programa Surfer 7.0. El tamaño de celda utilizado para la interpolación fue de 300 x 500 m, de manera de respetar la escala a la cual fueron obtenidos los registros de cormoranes en el mar.

Determinación del sustrato del fondo marino

Para el relevamiento del sustrato del fondo marino se establecieron 20 transectas separadas por 500 metros, con rumbo NE (desde la costa a hasta los 20 metros de profundidad), dado que el sustrato se presenta en franjas paralelas a la costa (Mouzo *et al.* 1978). Un buzo comunicado con una embarcación recorrió las transectas y registró los puntos donde se observaba un cambio en el tipo de sustrato. Mediante la utilización de un geoposicionador satelital se obtuvieron las coordenadas geográficas de dichos puntos. En base a información bibliográfica (Mouzo *et al.* 1978) y relevamientos exploratorios previos, se determinó que, en líneas generales, el sustrato no era homogéneo sino que estaba representado por una matriz con parches de distinto tipo. De acuerdo a esto, las categorías de sustrato se definieron previo al muestreo de acuerdo a la matriz observada en: tosca, canto rodado, arena y fango. Así, para cada transecta se determinaron tramos con distintos tipos de sustrato.

La información sobre distribución y abundancia de los cormoranes en el mar, peces, profundidad y sustrato fue organizada mediante un sistema de información

geográfico (Arc View 3.2). Al centroide de cada censo de cormoranes se le asignó el valor más cercano registrado para la densidad de peces, el tipo de sustrato y la profundidad (siempre que el punto más cercano registrado para estas variables estuviera a una distancia menor a 500 metros).

RESULTADOS

Caracterización biológica del área marina en los alrededores de Punta Loma

Distribución y abundancia del CCN

Durante la temporada no reproductiva, se realizaron 222 censos en las 52 transectas recorridas (ver Metodología). Solamente se observaron cormoranes en el 18 % de los mismos, con valores de abundancia que oscilaron entre 1 y 10 individuos, representando densidades entre 3,8 y 63 cormoranes/Km.² (Figura 2a). Durante la temporada reproductiva de 2003 se realizaron 191 censos a lo largo de las 48 transectas de muestreo (ver Metodología). El número de cormoranes registrado en los diferentes tramos de las transectas fue variable y en general poco abundante (max.: siete individuos). En la temporada reproductiva, solamente se observaron cormoranes en el 41 % de los sectores de muestreo. Las densidades estimadas a partir de los conteos oscilaron entre 6,5 y 98 cormoranes/Km.² (Figura 2b). La distancia promedio desde los sitios con presencia de cormoranes (centroides de áreas de muestreo) (ver Metodología) a la colonia fue similar entre estaciones: $3.665,6 \pm 2.134,5$ m y $3.158,4 \pm 2.392,8$ m para la temporada reproductiva y no reproductiva, respectivamente ($n = 78$ y 42) ($t = 1,18$, $p = 0,23$).

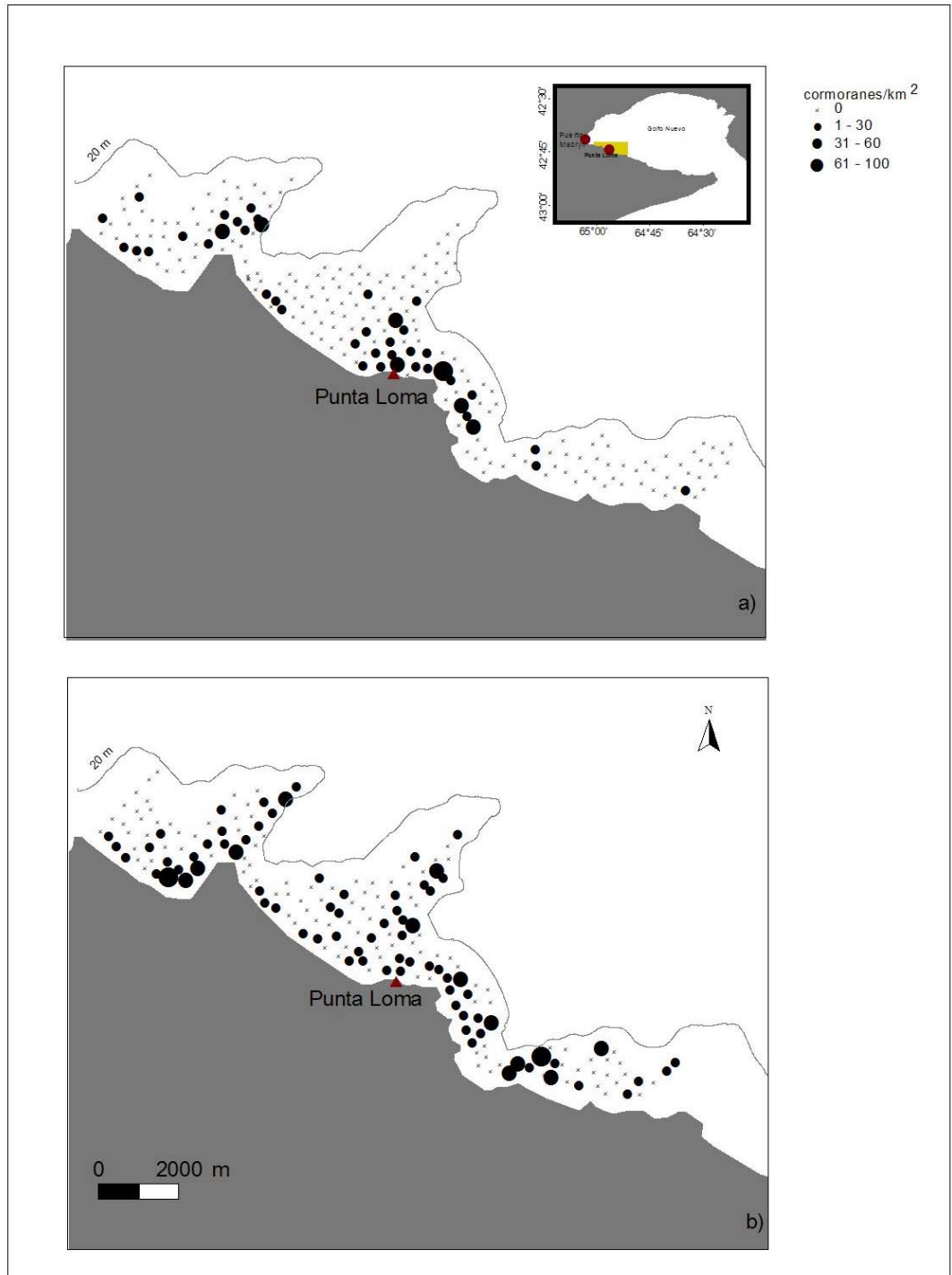


Figura 2: Distribución y abundancia de cormoranes en los alrededores de Punta Loma durante la temporada no reproductiva (a) y reproductiva (b). En ambos mapas se muestra, a modo de referencia, solo la isobata de 20 m de profundidad.

La distribución del CCN en el mar registrada a través de los conteos desde la embarcación coincidió con los resultados obtenidos mediante técnicas de radio telemetría (Capítulo 5). Tanto durante la temporada reproductiva como no reproductiva se observó un claro solapamiento espacial entre las áreas de ocurrencia obtenidas por los distintos métodos (Figura 3). Ambos enfoques mostraron que los individuos utilizaron principalmente el sector ubicado hacia el oeste de la colonia y en menor medida la zona frente a la colonia y al este de la misma (ver Capítulo 5).

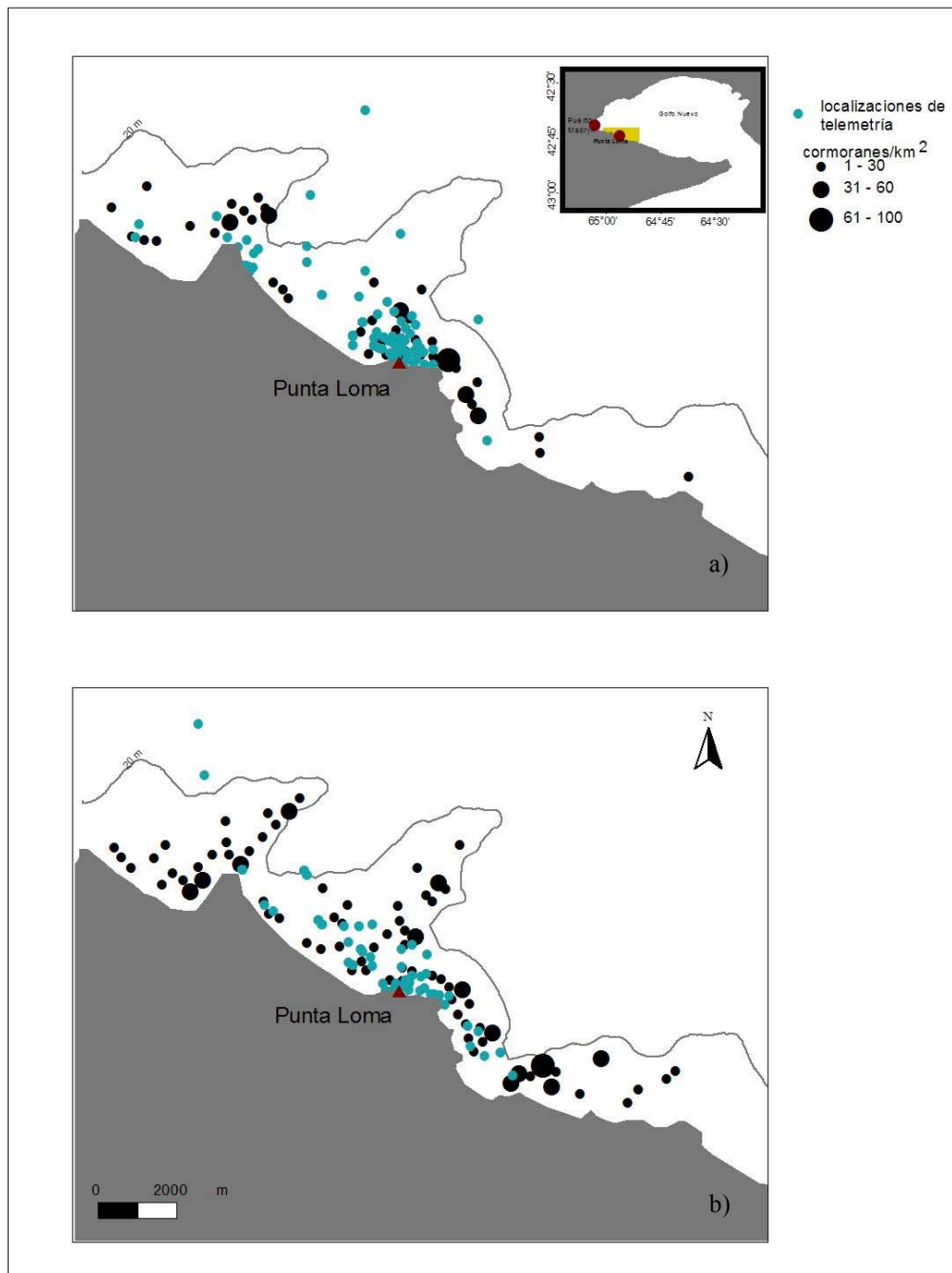


Figura 3: Distribución y abundancia en el mar (obtenida mediante conteos, ver texto) y localización de las áreas de alimentación (obtenida por radioteleetría, ver texto) del CCN de la colonia de Punta Loma durante las temporadas no reproductivas (a) y reproductivas (b). En ambos mapas se muestra, a modo de referencia, solo la isobata de 20 m de profundidad.

Distribución y abundancia de presas

En la temporada no reproductiva se recorrieron 48 transectas, de longitud variable (1 - 6 Km), tomándose un total de 294 muestras con red de arrastre. En la temporada reproductiva, por cuestiones meteorológicas se relevaron solamente 42 transectas, obteniéndose 269 muestras (ver Metodología). El muestreo realizado con la red de arrastre permitió conocer la distribución y abundancia de los principales peces presa de los CCN. Junto con los peces, la red extrajo algas, pequeños crustáceos y bivalvos. Si bien estas muestras son informativas acerca de la presencia de estos grupos en el área, este método de muestreo no es el más adecuado para evaluar su distribución y abundancia. Por ello, el análisis se centra solamente en los peces presa del CCN.

Las especies de peces encontradas fueron las mismas en ambas temporadas y reflejaron las principales presas encontradas en la dieta del CCN. Esto es, *Patagonotothen sp.*, *Ribeiroclinus eigenmanni*, *Helcogrammoides cuninghami*, *Agonopsis chilensis* y *Triathalasoithia argentina*. Solo en ocho muestras se registró *Leptonotus blainvillianus*, pez que nunca había sido detectado en la dieta de los cormoranes (ver Capítulo 4).

En la temporada no reproductiva, solamente el 57 % de los sitios estudiados presentó peces, siendo *Helcogrammoides cuninghami* la especie más frecuente (presente en el 71 % de los sitios con peces), seguida por *Patagonotothen sp* (41 %) y *Ribeiroclinus eigenmanni* (32 %) (Tabla 1). La abundancia promedio de peces en los sitios donde estos estuvieron presentes fue igual a $0,09 \pm 0,07$ peces/m² (Figura 4a). La especie más abundante fue *Helcogrammoides cuninghami* (densidad promedio, obtenida a partir de las muestras con presencia de peces = $0,07$ individuos/m² (Tabla 2).

En la temporada reproductiva, el 49 % de los sitios presentó peces, siendo *Patagonotothen sp* la especie más frecuente (presente en el 64 % de los sitios con peces), seguida por *Helcogrammoides cuninghami* (51 %) y *Ribeiroclinus eigenmanni* (30 %) (Tabla 1). La densidad promedio de peces en los sitios donde estos estuvieron presentes fue de $0,06 \pm 0,05$ peces/m² (Figura 4b). La especie más abundante fue *Patagonotothen sp.*, presentando una densidad media de 0,03 peces/m² (Tabla 2).

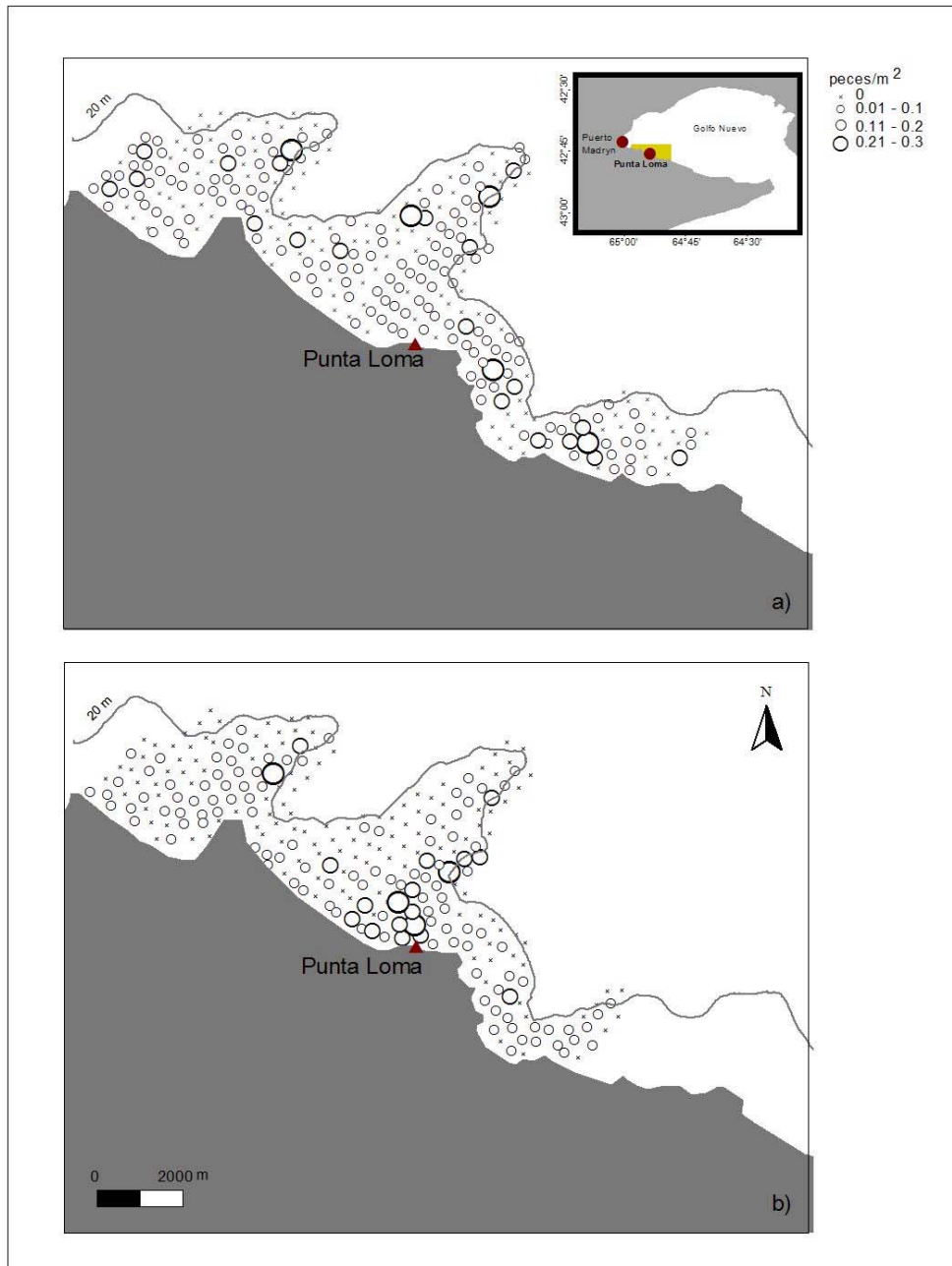


Figura 4: Distribución y abundancia de peces en los alrededores de Punta Loma durante la temporada no reproductiva (a) y reproductiva (b). En ambos mapas se muestra, a modo de referencia, solo la isobata de 20 m de profundidad.

La composición del ensamble de peces fue similar entre las dos estaciones del año, mostrando una amplia superposición, tanto en la frecuencia de ocurrencia como en la densidad de las distintas especies entre la estación reproductiva y no reproductiva (Figura 5 a y b). Si bien se encontraron diferencias significativas en la presencia y abundancia de las distintas especies en cada temporada (Anosim, $p < 0,01$), el valor de R obtenido en cada caso fue muy pequeño, con lo cual la superposición entre estaciones fue igualmente amplia (R = 0,062 y 0,079, para frecuencia de ocurrencia y abundancia, respectivamente). Las principales diferencias en cuanto a la frecuencia de ocurrencia de las distintas especies en los sitios con peces fueron dadas por *Patagonotothen sp.*, observada con mayor frecuencia durante la etapa reproductiva y por *Helcogrammoides cunnighami*, más frecuente en la etapa no reproductiva. Cada una de estas especies contribuyó al 32 % de las diferencias entre temporadas (Tabla 1). Por otro lado, las diferencias observadas en la abundancia de las distintas especies fueron dadas mayormente por una mayor densidad de *Helcogrammoides cunnighami*, especie que contribuyó en un 50 % a las diferencias observadas entre las dos temporadas (Tabla 2).

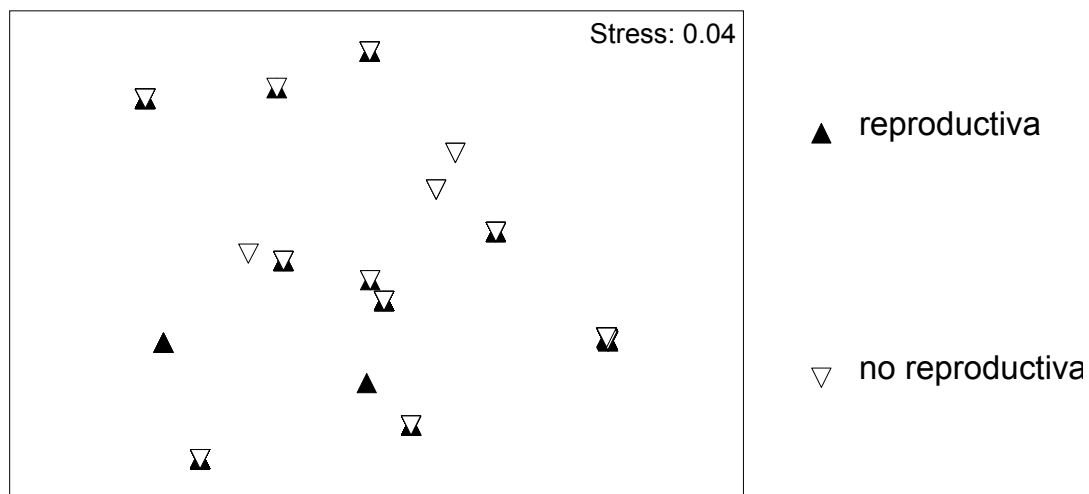
Especie	Frecuencia no reproductiva	Frecuencia reproductiva	Contribución %	Contribución % acumulada
<i>Patagonotothen sp.</i>	0,41	0,64	32,3	32,3
<i>Helcogrammoides sp.</i>	0,71	0,51	31,9	64,3
<i>Riberoclinus sp.</i>	0,32	0,30	23,2	87,5
<i>Agonopsis sp.</i>	0,10	0,13	12,5	100,0

Tabla 1: Frecuencia de ocurrencia de las diferentes especies de peces y su contribución (porcentaje de disimilitud explicado) a las diferencias encontradas en la composición del ensamble para las temporadas reproductiva y no reproductiva del año 2003 en los alrededores de Punta Loma.

Especie	Abundancia no reproductiva (Peces/m²)	Abundancia reproductiva (Peces/m²)	Contribución %	Contribución % acumulada
<i>Helcogrammoides sp.</i>	0,07	0,02	50,3	50,3
<i>Patagonotothen sp.</i>	0,02	0,03	30,0	80,3
<i>Riberoclinus sp.</i>	0,01	0,01	12,9	83,2
<i>Agonopsis sp.</i>	< 0,01	< 0,01	6,8	100,0

Tabla 2: Abundancia promedio de las diferentes especies de peces y su contribución (porcentaje de disimilitud explicado) a las diferencias encontradas en la composición del ensamble para las temporadas reproductiva y no reproductiva del año 2003 en los alrededores de Punta Loma.

a)



b)

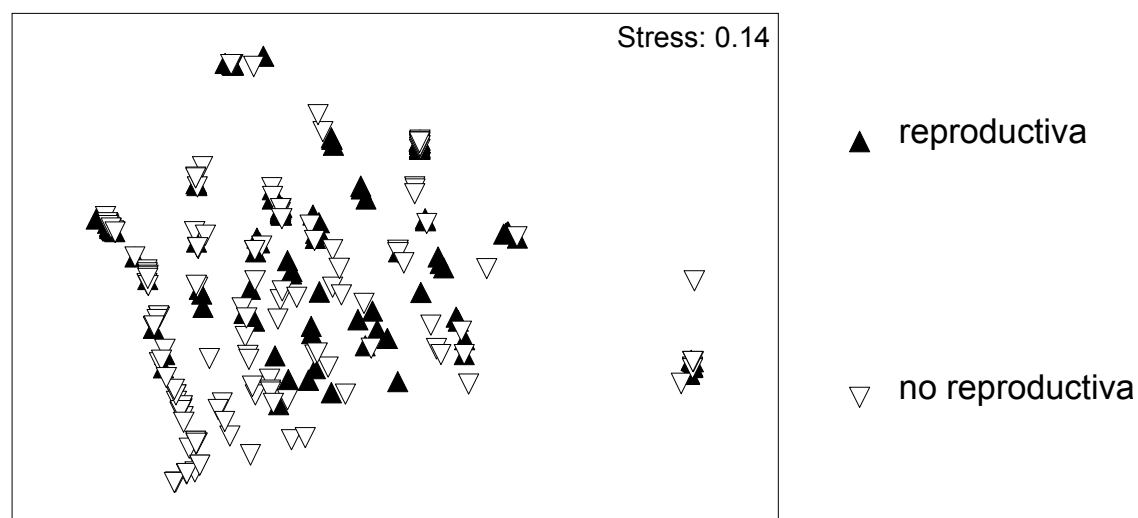


Figura 5: Ordenación espacial en dos dimensiones de las muestras de peces obtenidas durante la temporada no reproductiva y reproductiva del año 2003 caracterizadas por la presencia (a) y la abundancia (b) de las distintas especies. Dicha ordenación, se obtuvo mediante el método de Escaleo no métrico Multidimensional (MDS) a partir de la matriz de Bray Curtis (ver texto). Cada punto representa una muestra.

La densidad promedio de peces registrada en los sitios donde los cormoranes estuvieron presentes fue similar en ambas temporadas ($t = -0,41$, $p = 0,68$). En la temporada reproductiva, los CCN se alimentaron en sitios con una densidad promedio de $0,038 \pm 0,053$ peces/m² ($n = 73$), mientras que en la temporada no reproductiva lo hicieron en sitios con una densidad promedio de $0,043 \pm 0,048$ peces/m² ($n = 42$) (Figura 6). En ambas temporadas, se observó un claro solapamiento espacial entre los sitios de ocurrencia de cormoranes y las áreas con presencia de peces (Figura 6).

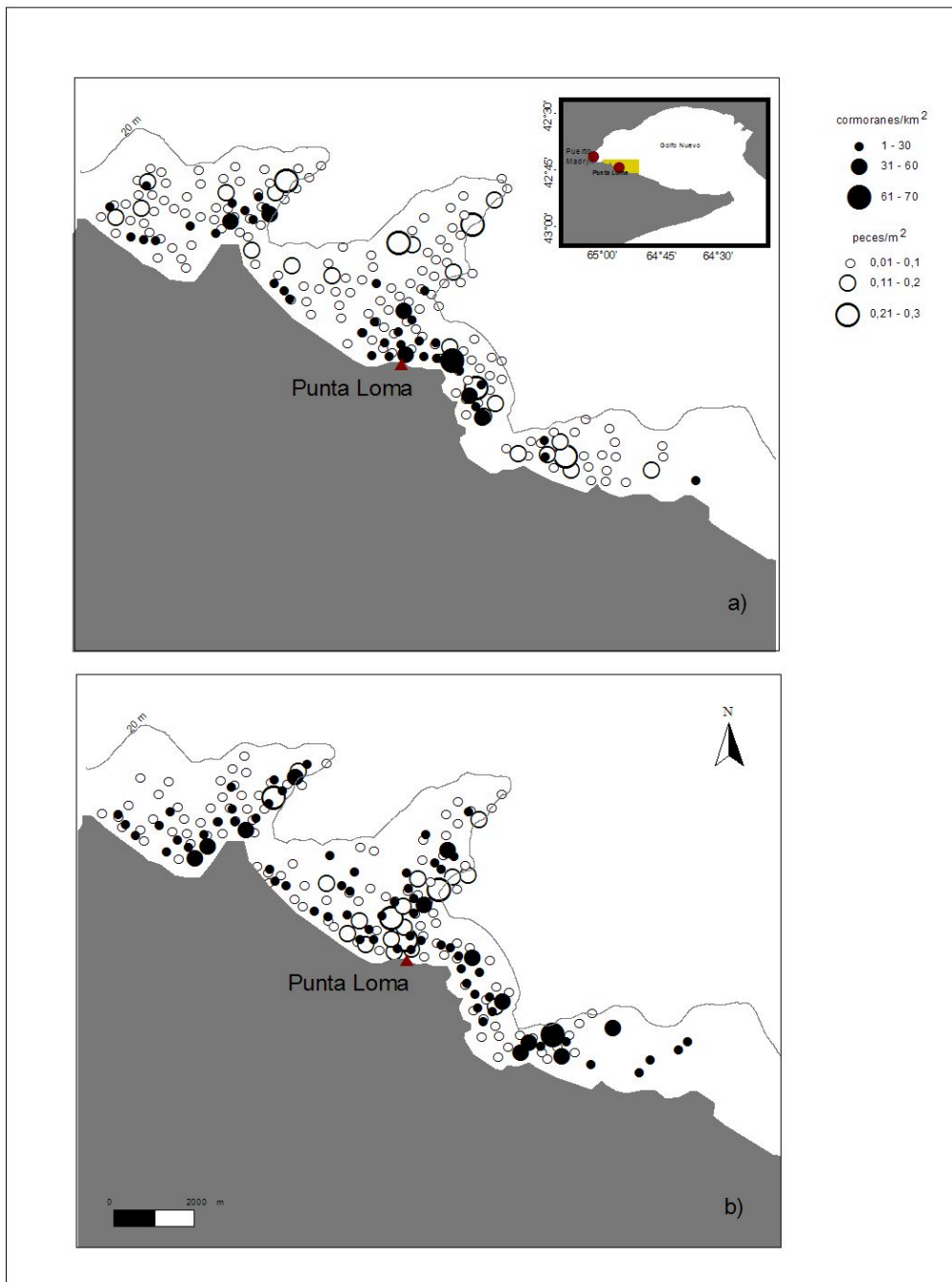


Figura 6: Distribución y abundancia de peces y cormoranes durante la temporada no reproductiva (a) y reproductiva (b) de 2003 en los alrededores de la colonia de Punta Loma. En ambos mapas se muestra, a modo de referencia, solo la isobata de 20 m de profundidad.

Caracterización física del área marina en los alrededores de Punta Loma

Batimetría

Las profundidades en los alrededores de Punta Loma (ver Metodología) oscilaron entre 0,1 y 25 m. El gradiente de profundidad fue variable debido a diferencias en la geomorfología de la costa. En playas de poca pendiente, la isobata de 20 metros se encontró a 3,5 Km. de la costa, mientras que en las zonas de mayor pendiente el gradiente fue más abrupto, encontrándose la isobata de 20 metros a 0,6 Km. de la costa. Tanto durante la temporada reproductiva como no reproductiva, la presencia de cormoranes alimentándose estuvo prácticamente restringida a áreas de menos de 10 - 15 m de profundidad (Figura 7). Así, la profundidad promedio de los sitios de ocurrencia de cormoranes fue de $10,2 \pm 4,2$ m. durante la temporada reproductiva ($n = 78$) y $9,4 \pm 4,3$ m. en la temporada no reproductiva ($n = 42$), siendo estas diferencias no significativas ($t = 0,96$, $p = 0,33$) (Figura 7).

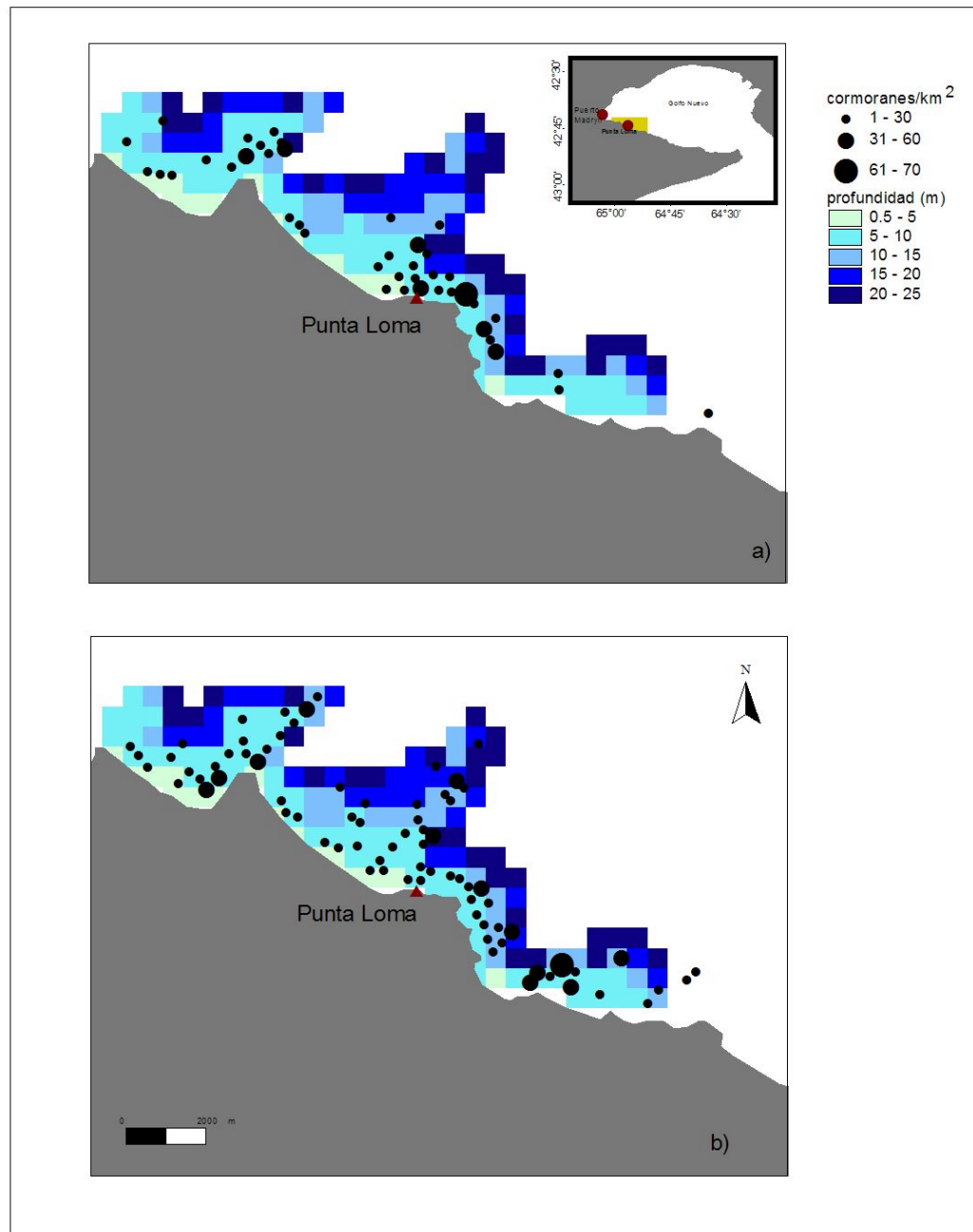


Figura 7: Batimetría del sector marino costero de los alrededores de Punta Loma y distribución y abundancia de cormoranes durante la temporada no reproductiva (a) y reproductiva (b) de 2003

Sustrato del fondo marino

El sustrato se dispuso en franjas paralelas a la costa de acuerdo a lo esperado, en la mayoría de los casos en el siguiente orden: tosca, canto rodado, arena y fango (Figura 8). La zona de tosca generalmente se encontró en playas rodeadas por acantilados, como proyecciones de los mismos bajos el agua (plataformas de abrasión o restingas). Las playas de arena o canto rodado no presentaron sustrato duro cercano a la costa, aunque este pudo aparecer como una isla a mayor profundidad debido a la presencia de algún alero o arrecife rocoso. La zona de fango se ubicó en los sectores de mayor profundidad.

En líneas generales, la presencia de cormoranes alimentándose en el mar pareció estar espacialmente asociada a los sustratos de tosca (Figura 8). En la temporada reproductiva, el 51 % de los sitios donde se observaron cormoranes tuvo fondos de tosca mientras que durante la temporada no reproductiva presentó fondos de tosca el 42 % de los mismos ($n = 40$ y 37 censos de cormoranes respectivamente) ($\chi^2_{3, 0,05} = 2,94$, $p = 0,4$). (Figura 8).

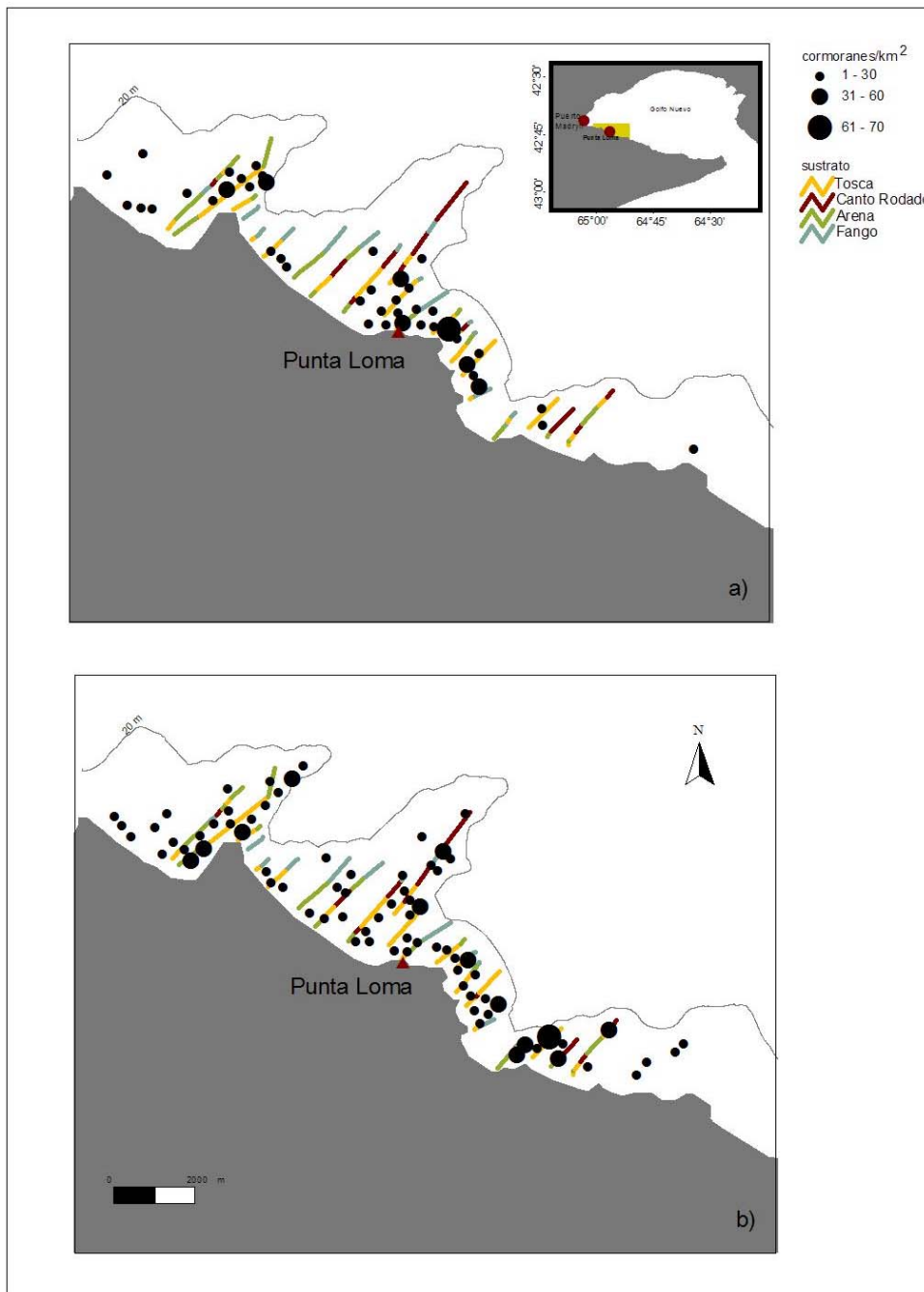


Figura 8: Características del sustrato marino en los alrededores de Punta Loma y distribución y abundancia de cormoranes durante la temporada no reproductiva (a) y reproductiva (b) de 2003. En ambos mapas se muestra, a modo de referencia, la isobata de 20 m de profundidad.

DISCUSIÓN

La caracterización del hábitat de alimentación de una especie buceadora, aún a escalas muy generales, no es una tarea sencilla debido a las dificultades logísticas y a las diferentes escalas de análisis posibles. Como se mencionó en la introducción el caso del CCN en Punta Loma, constituía un buen modelo para iniciar, de manera exploratoria, algunas investigaciones en esta dirección. Estudios previos sobre la ecología trófica de esta especie (alimentación y buceo) (Wanless y Harris 1991, Punta *et al.* 1993, Quintana 1999, Quintana 2001, Quintana *et al.* 2002) hacen referencia a las características del hábitat de alimentación de la especie en algunas colonias solo a través de información obtenida de la bibliografía. Este trabajo, incorpora características ambientales de las áreas de alimentación del CCN aún no estudiadas (distribución y abundancia de presas, tipo de sustrato) y constituye la primera caracterización de dicho hábitat con datos propios.

Los resultados de este estudio aportan evidencias directas para algunas de las hipótesis planteadas en los capítulos anteriores en relación a las características de las fuentes de alimento utilizadas por el CCN (ver Capítulo 1). Así, los resultados sobre la distribución y abundancia de los peces presa mostraron que tanto durante el período reproductivo como no reproductivo, se encontraron disponibles las mismas especies de peces presa, el porcentaje de sitios con presencia de peces fue similar y se observó una amplia superposición en la composición del ensamble de peces en cuanto a frecuencia de ocurrencia y abundancia. Por otra parte, en ambos relevamientos, no se encontraron peces que no fueran constituyentes de la dieta del CCN (a excepción de *Leptonotus blainvillianus* en muy baja frecuencia).

La distribución de los animales en el mar obtenida por conteo desde embarcaciones resultó altamente coincidente con la obtenida por técnicas de radiotelemetría a partir de la instrumentación de un número escaso de individuos. Estos resultados sirven entonces para validar la información obtenida exclusivamente por radiotelemetría en estudios previos realizados tanto en Punta Loma como en otras colonias de la especie (Quintana 1999, 2001; Quintana *et al.* 2002). A pesar del bajo número de animales que pueden ser estudiados mediante técnicas de telemetría y del error implícito en la técnica, ésta constituye una herramienta útil y alternativa a la difícil tarea de obtener información sobre los animales en el mar por medio de la observación directa.

A través de la caracterización física del sector costero en los alrededores de la colonia, se determinó que los cormoranes se alimentaron en zonas poco profundas inferiores a 15 m con predominio de sustratos de tosca. Estas características podrían ser indicadoras de la presencia de las principales presas del CCN aunque con la información obtenida en este trabajo, resulta imposible determinar cuales son los factores que condicionan la utilización de determinados sitios. Como se mencionó en otros capítulos, los peces encontrados en la dieta del CCN son béntonicos, poco móviles y están asociados a la zona intermareal, pozas de marea, fondos rocosos y praderas de algas (A. Gosztonyi, L. Manzur, D. Galván, com. pers.). Dichas características se corresponden con la descripción del sustrato predominantemente utilizado por estas aves, que utilizarían dichos sectores cercanos a la colonia en relación a la disponibilidad de presas. Con el fin de complementar algunas de estas observaciones sobre la relación entre la distribución espacial de los cormoranes en el mar y las variables ambientales estudiadas, se utilizó la prueba de Mantel (Mantel 1967, Legendre y Fortín 1989, Legendre y Legendre 1998). Los resultados de esta prueba indicaron que la presencia de

peces no estuvo correlacionada con la presencia de los cormoranes en el mar. Sin embargo, el hecho de que la relación con el sustrato fuera marginalmente significativa en una temporada y significativa en la otra es un hecho llamativo. Si bien, el sustrato podría estar afectando la distribución de los peces presa del CCN (ver arriba), es posible que la relación entre la presencia de peces y cormoranes no sea detectada por problemas de muestreo. El método de muestreo empleado para evaluar la abundancia de peces, si bien es útil para hacer comparaciones entre temporadas, es probable que subestime la presencia de peces en la zona de la restinga ya que la misma ofrece pozos y cuevas donde los peces pueden refugiarse y evitar ser capturados por la red de arrastre. Sin embargo, la relación entre el sustrato y la distribución de los cormoranes estaría indicando de manera indirecta la importancia de la distribución de las presas en la determinación de los sitios de alimentación de estas aves. Las observaciones de los buzos y marisqueros locales sobre el comportamiento de alimentación del CCN indican que los cormoranes bucean en zonas de restingas, introduciendo el pico en los huecos de la misma hasta obtener un pez. Un estudio más detallado sobre el ambiente de restinga en particular, con estimaciones de abundancia de peces realizadas mediante métodos visuales o trampas podría aclarar estos aspectos.

La interpretación de las correlaciones entre la distribución de predadores y presas es en general difícil, ya que su análisis requiere considerar la escala espacial y temporal en la cual operan los procesos que afectan esta relación (Hunt y Schneider 1987), y esta escala nos es, hasta el momento, completamente desconocida¹. Por otro lado, es altamente probable que existan otras variables que afectan la distribución de los cormoranes en el mar y que no han sido evaluadas en este trabajo. Algunas de ellas

¹ Nota del autor: *Al menos, hasta que pensemos como cormoranes para saber como perciben ellos mismos la presencia de los peces. Lo intenté, pero no logré compenetrarme tanto con mi objeto de estudio.*

podrían ser: cobertura y tipo de algas, turbidez del agua, corriente, viento, etc. En cuanto a las limitaciones logísticas del muestreo realizado, es importante destacar que cada transecta donde se realizaron los conteos fue recorrida una sola vez por temporada, por lo cual es posible que la distribución de los cormoranes en el mar esté sujeta a fluctuaciones diarias en el uso de esas zonas no detectadas en el muestreo.

Finalmente, el enfoque último de este trabajo constituye una primer aproximación a la comprensión de los factores que afectan la distribución en el mar de los CCN y abre una línea de investigación tan compleja como apasionante en el campo de la ecología trófica de esta especie. Así, en la medida que existan estudios profundos sobre la ecología de las presas y estudios a nivel ecosistémico que evalúen las relaciones tróficas del sistema, será más fácil estudiar los procesos que operan en la selección del hábitat de alimentación a distintas escalas en ambientes tan complejos como los ecosistemas marinos costeros.

BIBLIOGRAFÍA

- Ashmole, N. P. 1971. Seabird Ecology and the marine environment. En: Avian biology. D. S. Farner, J. R King (Editores). Pp 223-286. Academic Press, New York.
- Bray, J. R. y Curtis, J. T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. Ecol. Monogr. 27: 325-349.
- Carbone, C. y Houston, A. I. 1996. The optimal allocation of time over the dive cycle: an approach based on aerobic and anaerobic respiration. Animal Behaviour 51: 1247-1255.
- Clarke, K. R. 1993. Non-parametric multivariate analyses of changes in community

- structure. Aust. J. Ecol. 18:117-143.
- Clarke, K. R. y Warwick, R. M. 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd edition. Primer-E: Plymouth.
- Dewar, J. M. 1924. The bird as a diver. Witherby, Londres.
- Erikstad, K. E., Moun, T. y Vader, W. 1990. Correlations between pelagic distributions of Common and Brunnich's Guillemots and their prey in the Barents Sea. Polar Res 8:77-87.
- Fauchald, P., Erikstad, K. E., Skarsfjord, H. 2000. Scale-dependent predator-prey interactions: the hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. Ecology 81:773-783.
- Haury, L. R., McGowan J. A y Wiebe, P. H. 1978. Patterns and processes in the time-space scales of plankton distributions. En: Spatial pattern in plankton communities. J. H. Steele (Editor). Pp 277-327. Plenum Press, New York.
- Heinemann, D., Hunt, G. L., Everson, I. 1989. Relationships between the distributions of marine avian predators and their prey, *Euphasia superba*, in Bransfield Strait and southern Drake Passage, Antarctica. Mar. Ecol. Prog. Ser. 58:3-16.
- Hunt, G. L. J 1990. The pelagic distribution of marine birds in a heterogeneous environment. Polar Research 8:43-54.
- Hunt, G. L. J. 1991. Occurrence of polar seabirds in relation to prey concentrations and oceanographic factors. En: E. Sakshaug, C. C. E Hopkins, N. A. Oritsland, (Editores). Pro Mare Symp Polar Marine Ecology, Trondheim. Polar Res. 10 (2): 12-16.
- Hunt, G. L. J. y Schneider, D. C. 1987. Scale-dependent processes in physical and

- biological environment of marine birds. En: Seabirds: feeding biology and role in marine ecosystems. J. P. Croxall, (Editor). Pp: 7-41. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hunt, G. L. J., Harrison, N. M., Hamner, W. M., Obst B. S. 1988. Observations of a mixed-species flock of birds foraging on euphasiids near St. Matthew Island, Bearing Sea. *Auk* 105: 345-349.
- Hunt, G. L. J, Mehlum, F., Russell, R. W., Irons, D., Decker, M. B., Becker, P. H. 1999. Physical processes, prey abundance, and the foraging ecology of seabirds. En: Proc. 22nd Int. Ornithol. Congr. Durban. N. J. Adams y R. Slotow (Editores). Pp 2040-2056. BirdLife South Africa, Johannesburg.
- Legendre, P. y Fortín, M. J. 1989. Spatial pattern and ecological análisis. *Vegetatio* 80: 107-138.
- Legendre, P. y Legendre, L. 1998. Numerical ecology. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam, The Netherlands.
- Mann, K. H., y Lazier, J. R. N. 1996. Dynamics of Marine Ecosystems. Biological – Physical Interactions in the Oceans. Blackwell Science, Inc., Malden, MA.
- Mantel, N. 1967. The detection of disease clustering and a generalized regression approach. *Cancer Res.* 27:209-220.
- Mehlum, F., Hunt, G. L., Klusek, Z., Decker, M. B. 1999. Scale-dependent correlations between the abundance of Brunnich's guillemots and their prey. *J. Anim. Ecol* 68:60-72.
- Monaghan, P., Walton, P., Wanless, S., Uttley, J. D. y Burns, M. D. 1994. Effect of prey abundance on the foraging behaviour, diving efficiency and time allocation of the breeding guillemots *Uria aalga*. *Ibis* 136: 214-222.
- Mouzo, F. G., Garza, M. L. Izquierdo, J. F. y Zibecchi, R. O. 1978. Rasgos de la

- geología del golfo Nuevo (Chubut). Acta Oceanográfica 2 (1): 69-91
- Parrish, J. K., Lemberg, N., South-Oryschyn, L. 1998. Effects of colony location and nekton abundance on the at-sea distribution of four seabird species. Fish. Oceanogr. 7: 126-135.
- Punta, G. E., Saravia, J. R. C. y Yorio, P. M. 1993. The diet and foraging behavior of two patagonian cormorants. Marine Ornithology 21: 27-36.
- Quintana, F. 1999. Diving behavior of Rock Shags at a Patagonian colony of Argentina. Waterbirds 22: 446-447
- Quintana, F. 2001. Foraging behaviour and feeding locations of Rock shags *Phalacrocorax magellanicus* from a colony in Patagonia, Argentina. Ibis 143: 547-553.
- Quintana, F., Morelli, F. y Benedetti, Y. 2002. Buceo eficiente en aguas poco profundas: comportamiento de buceo y patrón de alimentación del Cormorán Cuello Negro *Phalacrocorax magellanicus*, en dos colonias de la costa patagónica. Ecología Austral 12: 19-28.
- Schneider, D. C. y Piatt, J. F. 1986. Scale-dependent correlation of seabirds with schooling fish in a coastal ecosystem. Mar. Ecol. Prog. Ser. 32: 237-246.
- Tasker, M. L. ., Jones, P. H., Dixon, T., Blake, B. F. 1984. Counting seabirds at sea from ships: a review of methods employd and a suggestion for a standardized approach. Auk 101:567-577.
- Veit, R. R. y Hunt, G. L. J. 1992. The spatial dispersion of seabirds near the South Orkney Islands and the Weddell-Scotia confluence. Polar Biol. 11: 637-641.
- Wanless, S. y Harris, M. P. 1991. Diving patterns of full-grown and juvenile rock shags. Condor 93: 44-48.
- Ydenberg, R. C. y Forbes, L. S. 1988. Diving and foraging in the western grebe. Ornis

Scandinavica 19:129-133.

CAPÍTULO 7

DISCUSIÓN GENERAL

El punto de partida de este trabajo de tesis lo constituyó un hecho observacional simple referido al patrón de distribución y abundancia del CCN en lo largo de todo su rango de distribución en la costa patagónica de Argentina. El mismo, se caracteriza por la existencia de numerosas colonias (~ 143) de tamaño reducido (max. ~ 450 parejas reproductivas). Dicho patrón es claramente diferente al del resto de las especies de cormoranes patagónicos (ver Frere *et al.* 2005) y podría estar relacionado con las características de las fuentes de alimento explotadas por esta especie. Así, bajo el marco general de las ideas de regulación poblacional de aves marinas (Ashmole y Lack 1963 y 1966, respectivamente), que consideran a la distribución, disponibilidad y abundancia de las fuentes de alimento como determinantes principales de su distribución y abundancia, se generó una hipótesis marco sobre la que se centró gran parte del trabajo de tesis. Esta hipótesis planteaba la existencia y utilización por parte del CCN de fuentes de alimento cercanas a las colonias y relativamente permanentes, pero de baja abundancia y/o accesibilidad, y/o rendimiento energético, como determinantes importantes del patrón de distribución y abundancia observado para la especie a lo largo de la costa patagónica.

Dada la dificultad de estudiar la distribución, abundancia y características de las fuentes de alimento en distintas colonias de la costa patagónica, esta hipótesis no fue puesta a prueba en forma directa sino que se trabajó con hipótesis derivadas que pudieran aportar

evidencias a la misma. De este modo, en cada capítulo se estudiaron distintos aspectos de la ecología del CCN de una colonia particular, bajo el marco de la hipótesis central y de otras hipótesis secundarias generadas en forma particular para cada uno de los temas abordados. A su vez, se estudiaron algunas de las características bióticas y abióticas de las áreas de alimentación de los cormoranes en los alrededores de la colonia de Punta Loma.

Los resultados obtenidos han sido ampliamente discutidos en cada capítulo. Por ello, a continuación solo se puntualizan los resultados principales en función de la hipótesis marco:

1) Los CCN se encuentran presentes todo el año en la colonia de Punta Loma, y no existen variaciones estacionales en su abundancia. No solo los individuos adultos permanecen en la colonia todo el año, sino que también hay una presencia importante de juveniles y pichones recientemente independizados. El seguimiento de individuos anillados sugiere fuertemente que los individuos presentan alta fidelidad a la colonia y al nido, aun durante la época no reproductiva.

2) Los CCN presentan una gran asincronía de puesta, un alto porcentaje de reposición de la nidada (con un éxito reproductivo similar al de las parejas con una sola puesta) y una baja o nula relación entre el éxito reproductivo de las parejas y la fecha de puesta.

3) La dieta del CCN en Punta Loma estuvo compuesta básicamente por especies bentónicas que por sus hábitos representan un alimento de baja accesibilidad y que además presentan bajo contenido energético. La composición similar de la dieta del CCN entre estaciones sugiere la presencia y uso de la misma fuente de alimento en la cercanía de la colonia durante todo el año.

4) Las aves utilizaron las mismas áreas de alimentación durante las épocas reproductivas y no reproductivas: se alimentaron siempre en zonas costeras, a menos de cuatro Km. de la colonia y 10 - 15 metros de profundidad. Los individuos presentaron una alta consistencia en el uso de una misma área de alimentación. Si bien el total de horas por día que dedicaron a alimentarse fue similar en las dos estaciones del año estudiadas, la eficiencia de buceo fue mayor durante la temporada reproductiva.

5) Los principales peces presa del CCN se encuentran presentes todo el año en la zona. Si bien se encontraron algunas diferencias en la frecuencia y abundancia de las distintas especies, se observó una amplia superposición de ambas variables entre la temporada reproductiva y no reproductiva. Los cormoranes utilizaron zonas con predominio de tosca, de igual profundidad y densidad de peces durante todo el año. Las características físicas de las áreas utilizadas podrían ser indicadoras de la presencia de peces presa.

En líneas generales, los resultados obtenidos, corroboran la mayoría de las predicciones derivadas de las hipótesis planteadas en cada uno de los capítulos y aportan evidencia a favor de la hipótesis marco. Así, la existencia y utilización de una fuente de alimento permanente en la cercanía de la colonia de Punta Loma, de baja accesibilidad y contenido energético podría ser un factor limitante clave para el establecimiento y regulación del número de parejas reproductoras de dicha colonia. El patrón de distribución y abundancia observado para la especie (elevado número de pequeñas colonias), podría entonces ser, en parte, consecuencia de la existencia y utilización de fuentes de alimento de características similares a las de Punta Loma distribuidas a lo largo de todo el rango de distribución en la costa patagónica. Si bien no se desconoce la existencia de hipótesis

alternativas para explicar el patrón observado, (algunas han sido mencionadas en la introducción de la tesis (Capítulo 1)), su puesta a prueba estaba fuera de los alcances de esta investigación.

Por otro lado, si bien los resultados apoyan la idea planteada en la hipótesis marco, corresponden solo a una de las 143 colonias distribuidas a lo largo de toda la costa patagónica, por lo cual, aunque interesantes, las conclusiones extrapolables al resto de los sitios de nidificación deben ser consideradas con precaución. En este sentido, resultaría importante ampliar investigaciones en aquellas colonias para las cuales se cuenta con poca información y continuar estudios a largo plazo sobre la biología reproductiva y dinámica poblacional de la especie, que permitan determinar los factores que afectan al establecimiento y crecimiento de las colonias. Para esto, es necesario también ampliar los estudios existentes sobre el comportamiento de alimentación de estas aves en el mar, estimar el consumo de alimento y sus requerimientos energéticos, comprender la ecología de las principales especies presa y determinar las características oceanográficas de las áreas de alimentación en distintas zonas de la costa patagónica.

BIBLIOGRAFÍA

- Ashmole, N. P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103: 458-473.
- Lack, D. 1966. *Population Studies of Birds*. Oxford University Press, Oxford.

Frere, E., Quintana, F. y Gandini, P. 2005. Cormoranes de la costa patagónica: estado poblacional, ecología y conservación. *Hornero* 20: 35-52.

Lic. Alexandra Sapoznikow
Tesista

Dr. Flavio Quintana
Director