



Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche

**EL USO DE LOS RECURSOS TRÓFICOS DE CUATRO
ESPECIES SIMPÁTRICAS DE CORMORANES
(*Phalacrocorax gaimardi*, *P. magellanicus*,
P. brasilianus y *P. atriceps*)
EN LA RÍA DESEADO, PROVINCIA DE SANTA CRUZ**

por

ANNICK MORGENTHALER

Trabajo de Tesis para optar al Título de Doctor en Biología

DIRECTORA: DRA. PATRICIA ALEJANDRA GANDINI

CODIRECTOR: DR. ESTEBAN FRERE

2019

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a *Patricia Gandini* y *Esteban Frere* por darme la oportunidad de formar parte de su grupo de trabajo y dirigirme esta tesis, con independencia pero siempre predispuestos a ayudarme. Ambos, cada uno a su manera, fueron una fuente de inspiración constante. Gracias por confiar y apostar en mí, abriéndome las puertas del Centro de Investigaciones de Puerto Deseado-UNPA.

A la *Universidad Nacional de la Patagonia Austral (UNPA)*, por su apoyo institucional, por permitirme formar parte de su equipo de docentes-investigadores y por financiar parte de mi investigación.

A *Wildlife Conservation Society*, por financiar parte de este trabajo.

A la *Universidad Nacional del Comahue*, Bariloche, y a la educación pública y gratuita de Argentina.

A *Ana Millones* por el invaluable aporte en la realización de este trabajo. Gracias, ¡y perdón!, por molestarte a diario. Cada consulta, cada charla, cada trabajo, cada congreso y cada salida a campo con ella fueron un aprendizaje que se vio fortalecido por su paciencia, su compañerismo y su amistad.

A *Diego Procopio* por su inmensa ayuda en los análisis de datos espaciales, y por estar siempre predispuesto en dar una mano.

A *mis compañeros del Centro de Investigaciones de Puerto Deseado - UNPA* y todos aquellos que en algún momento estuvieron trabajando allí: Ana, Titina, Diego, Melina, Alejandro, Fernanda, Rolando y Nahuel. Gracias por apoyarme, alentarme y por darme una mano cuando la necesitaba. Gracias por hacer de este lugar de trabajo un espacio al que da placer llegar cada día.

A *Javier* por quererme y aguantarme. Y por enseñarme muchísimas cosas, algunas de las cuales, como manejar el bote y conocer cada rincón y cada roca de la Ría, fueron indispensables para realizar este estudio. Gracias por ser parte de mi vida.

A *Darwin Expediciones* por la ayuda en el terreno.

A todos los que me ayudaron en el campo y/o en el laboratorio dedicándole horas bajo lupa para separar otolitos, huesitos, mandíbulas de cefalópodos y de poliquetos! Gracias a todos los ayudantes de la *Fundación Temaiken*, en especial a *Isma, Cristian y Pablo*. A los pasantes, estudiantes y/o colegas: Lucas Garbin, Alejandra Rodes, Camila MacLaughlin, Evangelina Laztra, Iris Azami, Jessica Davet y Edgardo Balverdi.

A la gente del *CENPAT*, Puerto Madryn. A *Flavio Quintana* por enseñarme a capturar cormoranes. A *Javier Ciancio* y *Alejandro Gatto* por los consejos relacionados a los análisis de isótopos estables. A *Nestor García, Atilia Gosztanyi* y *Cyntia Ibarra* por ayudarme en la identificación de otolitos y huesos de peces.

A *mi familia: mis sobrinos, mis hermanas* y sobre todo a *mis padres*, que alguna vez apoyaron esta locura de venirme a la Patagonia y siempre me alentaron a la distancia. Y aunque en un principio no entendían que hacía allí y que era lo que me había atrapado en este lugar...lo entendieron cuando navegaron la Ría Deseado y conocieron a todos sus habitantes marinos! Gracias por dejarme ser y dejarme seguir mi pasión.

A *Roxana* por su amistad incondicional. Gracias por alentarme, entenderme y confiar en mí siempre.

A la gente de la *Fundación Conociendo Nuestra Casa*, los chicos y los grandes, que en un ambiente de respeto y cariño siempre me abrieron su puerta, me dieron una mano y estuvieron dispuestos en realizar actividades de educación ambiental juntos, porque sabemos que “no se puede querer ni cuidar aquello que no se conoce”. Gracias *Marcos Oliva Day*... un abrazo al cielo.

A la Patagonia, y a Puerto Deseado que cambió mi vida y fomentó mi pasión por la naturaleza.

A la *República Argentina*, mi país de adopción, el que me dio mi segunda nacionalidad de la cual estoy muy orgullosa. Gracias por abrirme sus puertas y por reconocer la inmigración como enriquecedora y contemplarla como un pilar fundamental en su constitución.

A todas *las aves* que habitan este planeta sin ellas el mundo no tendría color.

A las aves,

y a mis padres que me dieron alas para seguirías

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN	x
ABSTRACT	xiii
CAPÍTULO 1	1
INTRODUCCIÓN GENERAL	1
1.1 MARCO TEÓRICO	1
1.2 LOS CORMORANES COMO MODELO DE ESTUDIO	2
1.3 OBJETIVOS E HIPÓTESIS	4
1.4 RELEVANCIA DE LA INVESTIGACIÓN	5
1.5 ESTRUCTURA DE LA TESIS	6
1.6 ESPECIES DE ESTUDIO	7
1.7 ÁREA DE ESTUDIO	14
CAPÍTULO 2	19
ESTUDIO DE LA DIETA MEDIANTE EL ANÁLISIS DE PELLETS Y REGURGITADOS	19
2.1 INTRODUCCIÓN	19
2.2 MÉTODOS	23
2.2.1 Muestreo	23
2.2.2 Análisis de datos	25
2.3 RESULTADOS	27
2.3.1 Cormorán gris	27
2.3.2 Cormorán cuello negro	30
2.3.3 Biguá	32
2.3.4 Cormorán imperial	34
2.3.5 Comparación entre las cuatro especies de cormoranes	37
2.4 DISCUSIÓN	43
2.4.1 Cormorán gris	43
2.4.2 Cormorán cuello negro	44
2.4.3 Biguá	45
2.4.4 Cormorán imperial	46
2.4.5 Conclusiones generales	47
CAPÍTULO 3	49
DESCRIPCIÓN DEL PATRÓN TRÓFICO Y DE LA DIETA MEDIANTE EL ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES	49
3.1 INTRODUCCIÓN	49
3.1.1 El análisis de isótopos estables de Carbono y Nitrógeno	49
3.1.2 Modelos de mezcla de isótopos estables	49
3.1.3 Los nichos isotópicos	50
3.1.4 Antecedentes de AIE en cormoranes en la Patagonia	50
3.2 MÉTODOS	51
3.2.1 Muestreo	51
3.2.2 Procesamiento de las muestras y análisis de isótopos estables	55
3.2.3 Modelos de mezcla bayesianos de isótopos estables	57
3.2.4 Análisis de los nichos isotópicos de pichones de cormoranes	60

3.3 RESULTADOS	61
3.3.1 <i>Valores de isótopos estables</i>	61
3.3.2 <i>Modelos SIAR de dos recursos</i>	66
3.3.3 <i>Modelos SIAR de recursos múltiples</i>	67
3.3.4 <i>Nichos isotópicos de pichones de cormoranes</i>	78
3.4 DISCUSIÓN	81
3.4.1 <i>Valores isotópicos</i>	81
3.4.2 <i>Perfiles dietarios y segregación de nichos isotópicos</i>	83
3.4.3 <i>El uso combinado de métodos de análisis de dieta: ventajas y limitaciones</i>	88
3.4.4 <i>Conclusiones generales</i>	91
CAPÍTULO 4	93
SEGREGACIÓN ESPACIAL DE LAS ÁREAS DE ALIMENTACIÓN DE CUATRO ESPECIES SIMPATRICAS DE CORMORANES DE LA RÍA DESEADO	93
4.1 INTRODUCCIÓN	93
4.1.1 <i>Antecedentes sobre el comportamiento de alimentación de las cuatro especies</i>	94
4.1.2 <i>Efectos de la marea en la accesibilidad a los recursos tróficos</i>	97
4.2 MÉTODOS	98
4.2.1 <i>Muestreo</i>	98
4.2.2 <i>Análisis de datos espaciales</i>	100
4.2.3 <i>Análisis del comportamiento de alimentación en relación a la marea</i>	101
4.3 RESULTADOS	102
4.3.1 <i>Comportamiento de alimentación</i>	102
4.3.2 <i>Solapamiento espacial de las áreas de alimentación</i>	104
4.4 DISCUSIÓN	112
4.4.1 <i>Partición espacial de las áreas de alimentación y segregación trófica</i>	112
4.4.2 <i>El método de estudio del uso de las áreas de alimentación: ventajas y limitaciones</i>	115
4.4.3 <i>Efecto del ciclo de las mareas sobre el uso de los recursos tróficos por parte de las diferentes especies de cormoranes</i>	116
CAPÍTULO 5	119
PARÁMETROS POBLACIONALES Y REPRODUCTIVOS RELEVANTES RELACIONADOS AL USO DE LOS RECURSOS TRÓFICOS	119
5.1 INTRODUCCIÓN	119
5.2 MÉTODOS	121
5.2.1 <i>Censos poblacionales</i>	121
5.2.2 <i>Cronograma reproductivo</i>	121
5.2.3 <i>Éxito reproductivo</i>	122
5.3 RESULTADOS	123
5.3.1 <i>Cormorán gris</i>	123
5.3.2 <i>Cormorán cuello negro</i>	125
5.3.3 <i>Biguá</i>	126
5.3.4 <i>Cormorán imperial</i>	128
5.3.5 <i>Comparación del cronograma reproductivo entre especies</i>	130
5.4 DISCUSIÓN	131
5.4.1 <i>Tamaños poblacionales en el área de estudio</i>	131
5.4.2 <i>Éxito reproductivo</i>	132
5.4.3 <i>Cronograma reproductivo</i>	132
CAPÍTULO 6	134
CONCLUSIONES FINALES	134

BIBLIOGRAFÍA	142
TRABAJO DE RESPALDO	162
Pelagic or benthic prey? Combining trophic analyses to infer the diet of a breeding South American seabird, the Red-legged Cormorant, <i>Phalacrocorax gaimardi</i> .	162
ANEXOS	173
Anexo 1: Principales aves marino-costeras haciendo uso de la Ría Deseado y su cercanía.	173
Anexo 2: Precipitaciones primaverales para el área de la Ría Deseado y zona de influencia (Río Deseado).	174
Anexo 3: Peso corporal (kg) de las cuatro especies de cormoranes de la costa patagónica.	175
Anexo 4: Medidas de pico (largo y ancho en) de las cuatro especies de cormoranes de la costa patagónica.	176

EL USO DE LOS RECURSOS TRÓFICOS
DE CUATRO ESPECIES SIMPÁTRICAS DE CORMORANES
(*Phalacrocorax gaimardi*, *P. magellanicus*, *P. brasilianus* y *P. atriceps*)
EN LA RÍA DESEADO, PROVINCIA DE SANTA CRUZ

RESUMEN

La competencia interespecífica por los recursos tróficos es considerada como la mayor fuerza de organización y estructuración de las comunidades de animales, y afectaría la manera en que las especies coexisten. La teoría de la exclusión competitiva predice que, cuando el recurso es limitante, las especies con requerimientos tróficos similares solo pueden coexistir si existen diferencias en algunas dimensiones de su nicho ecológico. La Ría Deseado, en la provincia de Santa Cruz, es una de las pocas localidades del mundo donde coexisten cuatro especies de cormoranes: el cormorán gris (*Phalacrocorax gaimardi*), el cormorán cuello negro (*P. magellanicus*), el biguá (*P. brasilianus*) y el cormorán imperial (*P. atriceps*). Todas se alimentan en las aguas de la Ría Deseado y tres de ellas (cormorán gris, de cuello negro y biguá) además reproducen en sus costas e islas. Los cormoranes conforman un gremio de aves marinas buceadoras que por sus hábitos coloniales, costeros y sus rangos de forrajeo restringidos constituyen un modelo interesante para estudiar la partición de los recursos a nivel local. Al igual que para otras especies de aves marinas coloniales, la etapa reproductiva es un momento de alta demanda para obtener los recursos necesarios para alimentar a las crías en rangos de alimentación limitados, por lo que se espera que la competencia interespecífica sea más fuerte.

El objetivo general de esta tesis fue estudiar la dieta, las estrategias tróficas, las áreas de alimentación y el calendario reproductivo de las cuatro especies de cormoranes que se encuentran en simpatría en la Ría Deseado y determinar si existen diferencias interespecíficas en uno o varios de los ejes relativos al uso de los recursos tróficos durante la primavera-verano. El estudio se realizó entre 2009 y 2013 combinando el análisis de pellets (egagrópilas) y regurgitados, el análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono, el

relevamiento de las áreas de alimentación y el seguimiento del cronograma reproductivo de las colonias.

Encontramos que el cormorán gris se situó en un nivel trófico bajo y fue el único que se alimentó casi exclusivamente de presas pelágicas (sardinias y calamaretos). Esta especie mostró una alta segregación espacial de sus áreas núcleo de alimentación (áreas de mayor intensidad de utilización), las que se situaron en aguas interiores de la ría y en cercanía de sus colonias. El cormorán cuello negro en cambio se situó en un nivel trófico alto y fue la especie de cormorán que presentó la dieta más bentónica (peces nototénidos y zoarcidos) y diversa, incluyendo a varios taxones de invertebrados (cefalópodos, crustáceos y poliquetos). El biguá se situó en un nivel trófico alto, similar al cormorán cuello negro, con quién solapó su nicho isotópico y sus áreas de alimentación núcleo. Se alimentó únicamente de peces bentónicos (nototénidos) y demersales-pelágicos (pejerrey). Sus áreas núcleo de alimentación se solaparon en gran parte con las áreas del cormorán cuello negro. El cormorán imperial, que no nidifica en la ría pero la utiliza para su alimentación, se segregó espacial y temporalmente con las otras especies. Su nicho isotópico se diferenció de las otras especies y presentó un nivel trófico intermedio, situado entre el cormorán gris y el grupo cuello negro - biguá. Su dieta fue muy diversa, incluyendo variedad de invertebrados, y si bien tuvo alguna superposición particularmente con el cuello negro, consumió con frecuencia presas diferentes. El tamaño de sus presas fue mayor a las presas de las otras especies de cormoranes. Respecto a los cronogramas reproductivos, que indican los períodos de mayor requerimiento de alimento, el biguá resultó ser la especie más asincrónica (con intervalo de fechas de puesta amplio entre las parejas) y la que presentó el pico de cría de pichones más tardío (en comparación a las otras dos especies que nidifican en la Ría Deseado: cuello negro y gris).

Aunque se observó un cierto grado de superposición en algunas dimensiones del nicho ecológico, en general las cuatro especies de cormoranes mostraron una partición en el uso de los recursos a pesar de ocupar un espacio geográfico bastante restringido y nidificar en cercanía unas con otras. Las diferencias interespecíficas observadas posiblemente actúan

reduciendo la competencia durante el período reproductivo cuando los cormoranes están restringidos a explotar recursos dentro de un área limitada, alrededor de sus colonias de reproducción. El abordaje multidimensional del estudio del uso de los recursos tróficos de estas cuatro especies nos permitió encontrar que el grado de segregación interespecífico varió según el eje examinado, un tema central para el concepto del hipervolumen n-dimensional del nicho ecológico. Técnicamente, la combinación de los diferentes métodos utilizados, y las respectivas dimensiones de nicho ecológico, ofrecieron un marco de estudio robusto para abordar la segregación trófica y la coexistencia de especies simpátricas estrechamente relacionadas.

THE USE OF TROPHIC RESOURCE BY
FOUR SYMPATRIC SPECIES OF CORMORANTS
(*Phalacrocorax gaimardi*, *P. magellanicus*, *P. brasilianus* y *P. atriceps*)
AT RÍA DESEADO, SANTA CRUZ

ABSTRACT

Interspecific competition for trophic resources is considered the mayor force in organizing and structuring animal communities, and could affect the way in which species coexist. The theory of competitive exclusion predicts that, when the resources are limited, species with similar trophic requirements can only coexist if there are differences in some dimensions of their ecological niche. The Ría Deseado, in the province of Santa Cruz, is one of the few places in the world where four species of cormorants/shags (from herein cormorants) coexist: the Red-legged cormorant (*Phalacrocorax gaimardi*), the Rock shag (*P. magellanicus*), the Neotropic cormorant (*P. brasilianus*) and the Imperial cormorant (*P. atriceps*). They all feed in the waters of the Ría Deseado and three of them (Red-legged, Rock and Neotropic) also breed on its shores and islands. The cormorants form a guild of diving seabirds that, due to their colonial and coastal habits and their restricted foraging ranges, constitute an interesting model to study resources partitioning at a local level. As for other colonial seabirds, interspecific competition between these cormorants is expected to be strongest during the reproductive stage, due to the increased demand for resources needed to feed their young, and due to their more limited feeding ranges.

The general objective of this thesis was to study the diet, trophic strategies, foraging areas and reproductive calendar of the four cormorant species that are found in sympatry in the Ría Deseado and to determine if there are interspecific differences in one or more of the axes related to the use of trophic resources during spring-summer. The study was carried out between 2009 and 2013 combining pellets and regurgitates analysis, stable isotopes analysis, surveys of the foraging areas and monitoring of the breeding chronogram.

We found that the Red-legged cormorant was located at a low trophic level and was the only one that fed almost exclusively on pelagic prey (sprats and squid). This cormorant showed a high spatial segregation of its core feeding areas (areas of greater intensity of use), which were located in the inland waters of the estuary close to its colonies. The Rock shag, on the other hand, was located at a high trophic level and was the species that presented the most benthic (rock fish) and diverse diet, including several invertebrate taxa (cephalopods, crustaceans and polychaetes). The Neotropic cormorant was situated at a similar trophic level as the Rock shag, with which it overlapped its isotopic niche, as well as its core feeding areas. The Neotropic cormorant fed only on fishes, both benthic (rock fish) and demersal-pelagic (silversides). Its core foraging areas overlapped largely with Rock shag's core areas. Finally, the Imperial cormorant, which does not nest in the estuary but uses it for feeding, segregated spatially and temporarily with the other species. Its isotopic niche differed from the other species; and presented a trophic level situated in between the Red-legged and the Rock-Neotropic group. Its diet was very diverse, including a variety of invertebrates, and although its diet showed some overlap, particularly with the Rock shag, it frequently consumed different prey. The size of its prey was greater than the prey of the other species of cormorants, which is consistent with its larger body size. Regarding the breeding calendar, which indicates the period of greatest food requirement, the Neotropic cormorant turned out to be the most asynchronous species (with a wide range of laying dates between pairs) and the one that presented the latest chick breeding peak (comparing to the other two species that nest in the Ría Deseado: Rock and Red-legged).

Although a certain degree of overlap was observed in some dimensions of the ecological niche, in general the four species of cormorants showed a partition of the use of their resources despite occupying a rather restricted geographical space and nesting in close proximity to each other. The observed interspecific differences possibly act by reducing competition during the reproductive period when cormorants are restricted to exploiting resources within a limited area, around their breeding colonies. The multidimensional approach to study the use of the trophic resources of these four species allowed us to find that the degree of interspecific segregation varied according to the

axis examined; a central theme to the n-dimensional hypervolume concept of the ecological niche. Technically, the combination of the different methods, and the respective ecological niche dimensions they reflect, provided a robust study framework to address trophic segregation and the coexistence of closely related species.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

1.1 MARCO TEÓRICO

Diferentes fuerzas y mecanismos interactúan en la estructuración de las comunidades del ecosistema marino (Menge y Sutherland 1987). En ambientes poco perturbados, donde las condiciones abióticas son estables, la competencia y la depredación serían las fuerzas más importantes; y en los niveles tróficos más altos la competencia sería la fuerza predominante (Menge y Sutherland 1976). La competencia interespecífica por los recursos tróficos se considera como la mayor fuerza de organización y estructuración de las comunidades de animales, e influiría en la manera en que las especies coexisten (Hutchinson 1959; MacArthur y Levins 1967; Schoener 1974, 1983; Connell 1980). En efecto, la teoría del principio de exclusión competitiva predice que, cuando el recurso es limitante, las especies similares solo pueden coexistir si existen diferencias en su nicho ecológico (Gause 1934; Hutchinson 1959; Schoener 1974). En otros términos, esta teoría predice que las especies similares que viven en simpatria deberían diferenciarse en algunos de los ejes del hipervolumen de las n-dimensiones de su nicho ecológico (MacArthur 1958; Hutchinson 1959; Pianka 1969). La gran cantidad de posibles dimensiones del nicho ecológico implica un gran potencial para la segregación de nicho entre especies potencialmente competitivas, en particular considerando que diferencias menores en varios ejes pueden resultar en una diferencia global importante (Wilson 2010). El nicho ecológico de una especie tiene una mayor amplitud en ausencia de potenciales competidores (nicho fundamental) de lo que tendría en presencia de los mismos (nicho efectivo) (Hutchinson 1957). Aunque los procesos que conllevan a la coexistencia de potenciales competidores son aún poco conocidos (Lack 1947; Connell 1980; Schluter 2000), la forma en que las especies simpátricas se diferencian en el uso de los recursos ha sido discutido ampliamente en ecología. Existen dos tipos principales de competencia: (1) competencia por explotación, cuando los individuos de dos especies compiten indirectamente por el mismo recurso

limitante que agota la cantidad disponible para los otros; y (2) competencia de interferencia, cuando los individuos interfieren directamente con la búsqueda de alimentos, su supervivencia o la reproducción de otros (Birch 1957).

En nuestro modelo de estudio, las aves marinas coloniales, la etapa reproductiva corresponde a un período de alta demanda de alimento por parte de los adultos, sumado a la necesidad de buscar el alimento en cercanías de la colonia. Una de las formas para reducir esta competencia en un momento pico de demanda sería la asincronía en el cronograma reproductivo (Croxall y Prince 1980). Sin embargo, la estacionalidad en ambientes marinos a altas latitudes, no deja mucho margen para que esta diferenciación sea muy marcada. Otra forma de segregación interespecífica es a través de la utilización de diferentes recursos alimenticios o la explotación de distintas áreas, profundidades o hábitats de alimentación (Croxall 1987; Weimerskirch et al. 1988; González-Solís et al. 2007; Steenweg et al. 2011; Linnebjerg et al. 2013; Quillfeldt et al. 2015a).

Tradicionalmente, el estudio de la dieta por análisis de pellets (egagrópilas), regurgitados y contenidos estomacales fue una de las herramientas más usadas para estudiar el uso y la partición de los recursos tróficos entre especies de aves marinas (Barrett et al. 2007). Desde hace unas décadas, el uso de los análisis de isótopos estables de Carbono y de Nitrógeno abrió nuevas perspectivas para el estudio de la ecología trófica; y particularmente desde que se introdujo el concepto de nicho isotópico (Hobson et al. 1994; Bearhop et al. 2004; Chereil et al. 2007; Newsome et al. 2007; Polito et al. 2015; Gatto y Yorio 2016). Ambas técnicas usadas en combinación ofrecen un marco complementario de estudio del uso de los recursos tróficos en especies simpátricas (Layman et al. 2012).

1.2 LOS CORMORANES COMO MODELO DE ESTUDIO

En un gremio, definido por Root (1967) como un grupo de especies que explota el mismo tipo de recurso ambiental de un modo similar, se espera que la competencia interespecífica tenga o haya tenido un rol importante en el modelado actual (Begon et al. 2006). Los cormoranes conforman un gremio que por sus hábitos coloniales, costeros y sus rangos de forrajeo restringidos,

resultan buenos indicadores de cambios tróficos, y representan un modelo interesante para poder estudiar la partición de los recursos a nivel local (Humphries et al. 1992; Gremillet et al. 1998; Sapoznikow y Quintana 2003; Frere et al. 2008). En la costa patagónica reproducen cinco especies de cormoranes, con rangos de distribución superpuestos parcialmente (Frere et al. 2005). Todas las especies son buceadoras, principalmente piscívoras y de conducta oportunista, perteneciendo a niveles tróficos altos (Forero et al. 2004; Nelson 2005). Se alimentan esencialmente de peces bentónicos y meso-pelágicos, pero también de invertebrados marinos como cefalópodos, crustáceos y poliquetos (Frere et al. 2005).

La Ría Deseado es una de las pocas localidades del mundo donde coexisten cuatro especies de cormoranes: el cormorán gris (CG), *Phalacrocorax gaimardi*, el cormorán cuello negro (CCN), *P. magellanicus*, el biguá (B), *P. brasilianus* y el cormorán imperial (CI), *P. atriceps* (Fig. 1.1). Todas se alimentan en las aguas de la Ría Deseado y tres de ellas (CG, CCN y B) además reproducen en sus costas e islas (Doello-Jurado 1917; Zapata 1967; Gandini y Frere 1998). El estudio de la dieta y del comportamiento trófico en esta localidad permitirá determinar la existencia de diferenciaciones tróficas entre estas especies.

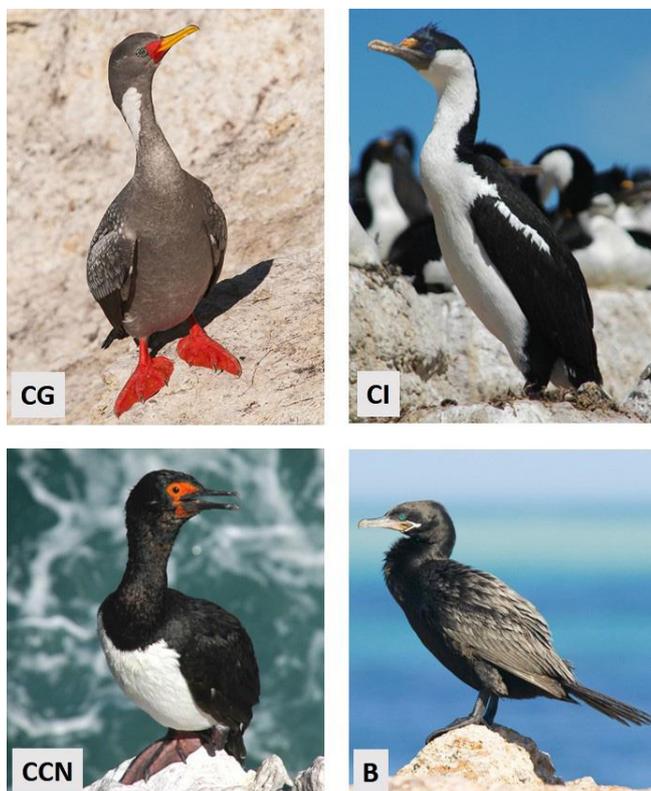


Figura 1.1. Las cuatro especies de cormoranes que conviven en la Ría Deseado. CG: cormorán gris, CI: cormorán imperial, CCN: cormorán cuello negro, B: biguá.

1.3 OBJETIVOS E HIPÓTESIS

Objetivo general

El objetivo general de esta tesis fue estudiar el uso de los recursos tróficos de las cuatro especies de cormoranes que se encuentran en simpatría en la Ría Deseado, y determinar si existe una partición interespecífica en el uso de los recursos tróficos durante la estación reproductiva (período primavera-verano).

Objetivos específicos

- 1) Análisis de dieta
 - a. Describir y comparar la dieta de las cuatro especies de cormoranes mediante análisis convencionales de egagrópilas (pellets) y regurgitados.
 - b. Describir y comparar la dieta de las cuatro especies de cormoranes mediante el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno.
 - c. Describir y comparar las posiciones y amplitudes de sus nichos isotópicos.
- 2) Áreas y comportamiento de alimentación:
 - a. Determinar y comparar las áreas de alimentación de las cuatro especies de cormoranes dentro de la Ría Deseado.
 - b. Comparar sus comportamientos de alimentación en relación a las mareas.
- 3) Parámetros poblacionales y reproductivos de las colonias de estudio:
 - a. Determinar los tamaños poblacionales y el éxito reproductivo de cada una de las especies de estudio.
 - b. Describir y comparar el cronograma reproductivo entre especies.

Hipótesis general

Existe una partición en el uso del recurso trófico entre las cuatro especies de cormoranes simpátricas durante el período primavera-verano que permite su coexistencia en la Ría Deseado.

Predicciones generales

Se espera encontrar diferencias interespecíficas en uno o varios de los siguientes ejes relativos al uso de los recursos tróficos:

- 1) La composición de la dieta: tipo taxonómico y ecológico de presas, diversidad, porcentajes de biomasa y tallas de las presas.
- 2) Los nichos isotópicos: posiciones y amplitudes.
- 3) Las áreas de alimentación: rangos y sitios.
- 4) El comportamiento de alimentación en relación al ciclo de marea y las estrategias de alimentación (i.e solitario o en grupo).
- 5) Los cronogramas reproductivos: fechas y duración de los períodos de crianza de pichones.

1.4 RELEVANCIA DE LA INVESTIGACIÓN

Además de contribuir al estudio de la temática desde el punto de vista teórico-conceptual, el enfoque multiespecífico para un sector de costa marítima de importancia como lo es la Ría Deseado, permite avanzar en el conocimiento de numerosos aspectos de la ecología de estas cuatro especies de cormoranes.

Varios factores podrían afectar la disponibilidad de sus recursos tróficos, como por ejemplo las variaciones en las condiciones oceanográficas o ciertas actividades antrópicas, y por ende, podrían afectar de manera diferencial a las diferentes especies de cormoranes como también a la dinámica de sus poblaciones. Por estas razones, estudiar el uso de los recursos por parte de

estas especies permite generar información que puede ser aplicada a la conservación de estas aves.

La generación de este conocimiento permitirá tener más herramientas para el manejo de las áreas protegidas “Reserva Provincial Ría Deseado” y “Parque Interjurisdiccional Isla Pingüino”, en particular, y del ecosistema del mar argentino, en general.

1.5 ESTRUCTURA DE LA TESIS

La Tesis está estructurada en seis capítulos. En la *Introducción general* (*capítulo 1*), se presenta el marco teórico, los objetivos y las hipótesis generales, las especies de estudio y el área de estudio. En el capítulo siguiente (*capítulo 2*) se desarrolla el estudio de dieta mediante el análisis de pellets (egagrópilas) y regurgitados (correspondiendo al objetivo 1a). Luego, en el *capítulo 3* se desarrolla el estudio de dieta mediante el análisis de isótopos estables (objetivo 1b). Además, se desarrolla el estudio de los nichos isotópicos (objetivo 1c). En el *capítulo 4* (objetivo 2a) se desarrolla el aspecto espacial del nicho trófico con el estudio de las áreas de alimentación de las cuatro especies de cormoranes dentro de la Ría Deseado. Adicionalmente se estudia también cómo las mareas (dirección y altura) influyen en el comportamiento de alimentación (objetivo. 2b). Luego, en el *capítulo 5* se describen algunos parámetros poblacionales y reproductivos relacionados al uso de los recursos tróficos (objetivo 3a), con énfasis en los cronogramas reproductivos de las tres especies que nidifican en la Ría Deseado (objetivo 3b). Cada uno de los capítulos (2 a 5) contiene su introducción, metodología, resultados y discusiones. Finalmente, en el último capítulo (6) se desarrolla una *Discusión final* sobre la segregación trófica interespecífica en sus diferentes ejes, integrando los resultados y las conclusiones más sobresalientes abordadas a lo largo del trabajo.

1.6 ESPECIES DE ESTUDIO:

distribución, abundancia y hábitat

1.6.1 Cormorán gris, *Phalacrocorax gaimardi*

Este cormorán nidifica a lo largo de la costa del Pacífico desde Perú hasta el sur de Chile, y en una pequeña porción de la costa del Atlántico, restringida a la provincia de Santa Cruz, Argentina (Zavalaga et al. 2002; Frere et al. 2004; Millones et al. 2015). Esta especie es la única de las cuatro especies de cormoranes considerada “cercana a la amenaza” por la IUCN debido a que su población muestra una disminución de moderada a rápida debido principalmente a la mortalidad incidental en redes de pesca y a la explotación no sustentable de sus presas (Birdlife International 2016). En Argentina, su población (de aproximadamente 945 parejas reproductoras) mostró una leve disminución entre 1990 y 2009 (Millones et al. 2015) y la especie, a nivel nacional, se considera "amenazada" (MAyDS y AA 2017). El tamaño de sus colonias varía entre 7 y 538 parejas reproductivas (Millones et al. 2015). La productividad primaria fue identificada como un factor clave que afecta las variaciones temporales en la población argentina, y también como un factor importante que influye en los patrones de uso del hábitat de reproducción (Millones y Frere 2012; Millones et al. 2015).

Los nidos son construidos por algas entremezcladas con guano, sobre salientes de acantilados rocosos (> 12 m de altura), entre 2 y 4 m por encima de la línea de pleamar, tanto en la costa continental como en islas (Fig. 1.2 y 1.3) (Frere y Gandini 2001; Millones et al. 2010).

En la Ría Deseado el CG se encuentra distribuido en seis colonias que suman un total de aproximadamente 264 parejas reproductivas (Fig. 1.12) (Gandini y Frere 1995; Millones et al. 2015). Entre 1990 y 2009 las tendencias poblacionales fueron variables entre colonias, aunque en su mayoría negativas (Millones et al. 2015).



Figura 1.2. Colonia de cormorán gris de la Isla Elena y detalle de una pareja en su nido.



Figura 1.3. Pareja de cormorán gris con un pichón grande / volantón a la vista.

1.6.2 Cormorán cuello negro, *Phalacrocorax magellanicus*

Este cormorán nidifica a lo largo de la costa de la Patagonia, tanto en el Atlántico como en el Pacífico (Harrison y Peterson 1985; Johnsgard 1993; Yorio et al. 1998). En Argentina esta especie forma colonias de tamaño pequeño, de entre 2 y 400 nidos y su población a lo largo de la costa se estima en aproximadamente 7.000 parejas reproductivas (Yorio et al. 1998). Nidifica

frecuentemente junto al CI en colonias mixtas o adyacentes (Yorio et al. 1998). Construye sus nidos con algas, ramas y guano, en repisas ubicadas en acantilados rocosos de la costa marina, tanto en islas como en el continente (Fig. 1.4 y 1.5) (Frere et al. 2005).

En la Ría Deseado nidifica en una sola colonia de 124 parejas reproductivas, situada en la barranca de la Isla Elena, que es compartida con el CG (Fig. 1.4 y 1.12) (Gandini y Frere 1998).



Figura 1.4. Colonia de cormorán cuello negro de la Isla Elena y detalle de una pareja en su nido.



Figura 1.5. Nido de cormorán cuello negro: adulto con un pichón de menos de una semana de vida.

1.6.3 Biguá, *Phalacrocorax brasilianus*

Esta especie se distribuye ampliamente por toda la Región Neotropical, desde el sur de los Estados Unidos hasta el Cabo de Hornos, utilizando tanto ambientes de agua dulce como marinos (Orta 1992). En la costa patagónica de Argentina a mediados de la década de los 90, su población se estimaba en 1.200 parejas repartidas en 13 pequeñas colonias, de entre 30 y 356 parejas, que presentaban fuertes oscilaciones interanuales (Yorio et al. 1998).

En la costa patagónica nidifica sobre plataformas construidas principalmente con palos y ramitas situadas en la parte superior de arbustos de zampa (*Atriplex* spp.) y jume (*Suaeda divaricata*), en colonias compartidas con el pingüino de Magallanes y la gaviota cocinera (Fig. 1.6-1.8) (Gandini y Frere 1998; Quintana et al. 2002).

A principios de los 90, su población en la Ría Deseado se distribuía en dos colonias situadas en la Isla de los Pájaros (126 parejas reproductivas) y en el Islote del Cañadón del Puerto (80 parejas reproductivas) (Gandini y Frere 1998). A partir de mediados de los años 90 solo se mantuvo la colonia de la Isla de los Pájaros con una población de aproximadamente 150 parejas reproductivas (Albrieu y Navarro 1997).



Figura 1.6. Vista de un sector de la colonia de biguá de la Isla de los Pájaros.



Figura 1.7. Vista aérea de un sector de la colonia de biguá de la Isla de los Pájaros.



Figura 1.8. Nido de biguá con huevos y nido con pichones de aproximadamente 20 días de edad.

1.6.4 Cormorán imperial, *Phalacrocorax atriceps*

Esta especie nidifica a lo largo de la costa de la Patagonia, tanto en el Atlántico como en el Pacífico, y en algunos lagos interiores (Harrison y Peterson 1985; Woods y Woods 1997; Yorio et al. 1998). En la costa argentina, entre 1993 y 2005, se censaron 57 colonias de entre 3 y 5.933 parejas reproductivas, sumando una población total de aproximadamente 54.000

parejas reproductivas para la costa patagónica. Es la especie más abundante de cormorán, y la cuarta especie de aves marina más abundante, de la costa patagónica (Yorio et al. 1998; Frere et al. 2005).

Este cormorán forma grandes colonias con densidades de nidos muy altas en áreas planas de sustrato rocoso y libre de vegetación, tanto en islas como en la costa, donde construye sus nidos principalmente con algas y guano (Fig. 1.9 y 1.10) (Frere et al. 2005).

No nidifica dentro de la Ría Deseado, pero se observan todo el año individuos alimentándose en sus aguas (Albrieu y Navarro 1997). En la actualidad existe un apostadero no-reproductivo con un tamaño variable entre 100-300 individuos en Península Foca. Durante algunos años se observaron nidos activos (ej. 2004, datos no publicados). Este apostadero está situado al este de la ciudad de Puerto Deseado en el límite entre la desembocadura de la ría y el mar, en una pequeña península cuyo acceso desde la costa se interrumpe durante la marea alta (Fig. 1.12). La colonia reproductiva más cercana, se encuentra en la Isla Chata, situada a 20 km al sur de la Ría Deseado, en el Parque Interjurisdiccional Marino Isla Pingüino, y es la colonia más grande de la costa argentina (Fig. 1.11). Esta colonia con más de 10.000 parejas en 1990, presentó una fuerte disminución a principios de los años 90, seguida de importantes fluctuaciones interanuales (Fig. 9) (Frere et al. 2005).



Figura 1.9. Vista aérea de parte de la colonia de cormorán imperial de la Isla Chata y detalle de adultos en sus nidos.

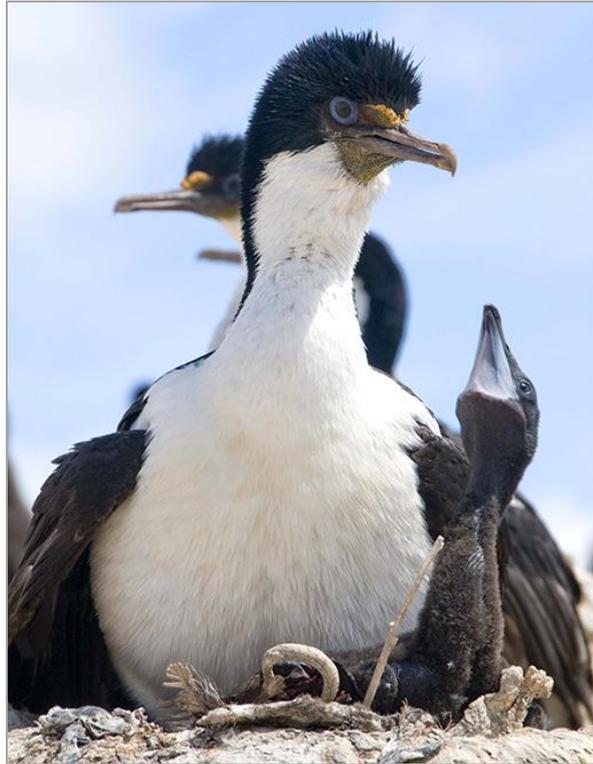


Figura 1.10. Adulto de cormorán imperial con un pichón en Isla Chata.

1.6.5 Antecedentes de estudios sobre la ecología trófica de los cormoranes en la Ría Deseado y áreas aledañas

Existen pocos estudios sobre la dieta o el comportamiento de alimentación de las diferentes especies de cormoranes de nuestra área de estudio. Millones et al. (2005) realizaron un estudio de la dieta del CG (frecuencia de ocurrencia y porcentaje numérico de presas) mediante el análisis de pellets, recolectados durante períodos reproductivos y no reproductivos en la colonia de la Isla del Rey (Fig. 1.12). Las áreas de alimentación y el comportamiento de buceo del CG y del CCN de la Isla Elena fueron estudiadas a través de radio-telemetría de individuos adultos capturados durante la etapa de incubación de 1999 (Frere et al. 2002, 2008; Gandini et al. 2005). Además existen estudios preliminares de dieta del B (Isla de los Pájaros) y de los CI y CCN (Isla Chata e Isla Pingüino) (Frere y Gandini, datos no publicados) mencionados por Frere et al. (2005). Finalmente, Nasca et al. (2004) realizaron un estudio de las asociaciones multiespecíficas de aves

marinas en la Ría Deseado, donde se describen algunos aspectos del comportamiento de alimentación de los cormoranes en este lugar. En las introducciones de los capítulos siguientes (capítulos dos a cinco) se mencionan estudios relevantes sobre el uso de los recursos (dieta, comportamiento de alimentación y buceo) de los diferentes cormoranes realizados en el resto del litoral patagónico.

1.7 ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se llevó a cabo principalmente en la Reserva Provincial Ría Deseado (47°45'S, 65°57'O), situada en el Noreste de la Provincia de Santa Cruz, próxima a la ciudad de Puerto Deseado (Fig. 1.11 y 1.12). La Ría Deseado se originó por la inundación postglacial con agua de mar de un valle fluvial y abarca más de 40 km de extensión (E-O) con un ancho (N-S) de entre 0,5 y 3 km, y una profundidad que varía entre 0,5 y 35 m (Isla e Iantanos 2004). La Ría Deseado se caracteriza por su costa rocosa, sus cañadones que desembocan en la ría, la presencia de acantilados, islas y salientes. Esta ría presenta una gran amplitud de marea (rango de amplitudes medias: 2,9-4,2 m, amplitud máxima: 5,2 m) que generan fuertes corrientes de marea al subir y bajar, particularmente en los sectores más angostos (Isla e Iantanos 2004). La onda salina proveniente del mar se desplaza horizontalmente hasta 40 km en el interior (Iantanos et al. 2002).

Los fondos de la ría están compuestos por planicies areno-fangosas en las bocas de los cañadones y en sitios de poca profundidad, y por submareales de gravas y rodados en el centro de la ría y en sitios de mayor profundidad, además de intermareales rocosos en gran parte de la costa (Iantanos et al. 2002; Martín y Bastida 2008). Cada tipo de fondo está asociado a una comunidad de algas, invertebrados y peces. La comunidad bentónica de planicies areno-fangosa, de substrato blando donde crecen pocas algas, es dominada por poliquetos, crustáceos anfípodos y decápodos, poríferos y equinodermos, en este tipo de fondo algunos peces bentónicos de las familias Nototénidos y Zoárcidos suelen habitar entre las rocas dispersas. En el fondo de gravas y rodados, de substrato duro, se encuentran comunidades de algas Laminariales, dominando en forma abundante el cachiyuyo, *Macrocystis*

pyrifera, acompañadas de algas pardas y algas rojas. La comunidad de fondos de gravas y rodados, de alta riqueza específica, es dominada por poliquetos y moluscos bivalvos, crustáceos anfípodos e isópodos y abundantes peces, ya sea individuos solitarios (bentónicos y pelágicos) o cardúmenes. La comunidad del intermareal rocoso es dominada por los moluscos bivalvos y tunicados (Martin y Bastida 2008; Millones 2009). En la columna de agua se pueden encontrar cardúmenes de pequeños peces pelágicos y crustáceos gregarios que penetran las aguas de la ría con las corrientes de marea entrantes (Nasca et al. 2004).

La ría alberga una gran diversidad y abundancia de aves marinas costeras y de mamíferos marinos (Gandini y Frere 1998; Nasca et al. 2004; Righi et al. 2013). De las 15 aves marinas-costeras que reproducen en la Ría Deseado, tres especies presentan poblaciones reproductivas muy abundantes en sus islas y costas: el pingüino de Magallanes, *Spheniscus magellanicus*, con aproximadamente 25.000 parejas, la gaviota cocinera, *Larus dominicanus*, y el gaviotín sudamericano, *Sterna hirundinacea* (ver anexo 1; Gandini y Frere 1998). Estas tres especies se observan con frecuencia alimentándose en ensambles multiespecíficos dentro de la ría, acompañadas en ocasiones con una o varias especies de cormoranes, y toninas overas, *Cephalorhynchus commersonii* (Nasca et al. 2004). La Ría Deseado, junto a la Isla Pingüino e islas adyacentes, es considerada área de importancia para la conservación de las aves (BirdLife International 2018).

La Ría Deseado es una de las pocas localidades del mundo donde coexisten cuatro especies de cormoranes, y es la única localidad de la costa patagónica donde conviven permanentemente estas cuatro especies (Frere et al. 2005; Nelson 2005). Todas ellas se alimentan en las aguas de la ría y tres (CG, CCN y B) además reproducen en sus costas e islas. Existen algunas otras localidades en Santa Cruz donde conviven ocasionalmente estas cuatro especies (Frere et al. 2005).

Las colonias reproductivas de cormoranes se encuentran dentro los primeros 15 km desde la desembocadura hacia el interior de la ría (Fig. 1.12). Las seis colonias reproductivas de CG se ubican en Isla Elena, Cañadón del Puerto, Cañadón del Indio, Cañadón Torcido, Punta Piedrabuena e Isla del Rey, la colonia de CCN en Isla Elena, y la colonia de B en la Isla de los Pájaros

(Fig. 1.12-1.14). La mayor parte de las tareas de campo de este estudio tuvieron lugar en las colonias de la Isla Elena (CG y CCN) y de la Isla de los Pájaros (B) (cap. 2, 3 y 5), así como en las aguas de la ría (cap. 4) (Fig. 1.12-1.14).

El CI cuenta con un apostadero no-reproductivo en la desembocadura de la ría (Península Foca, Fig. 1.12 y 1.15) y una importante colonia reproductiva situada a 20 km al sur de la ría, en la Isla Chata ($47^{\circ} 55'S$, $65^{\circ}44'O$), Parque Interjurisdiccional Marino Isla Pingüino (Fig. 1.11 y 1.12). Este trabajo se centró en el uso de los recursos de los cormoranes de la Ría Deseado, y por esta razón se realizaron tareas de campo en el apostadero de CI de Península Foca (cap. 2), sin embargo para poder realizar capturas de CI se trabajó también en la colonia reproductiva de Isla Chata (cap. 3).

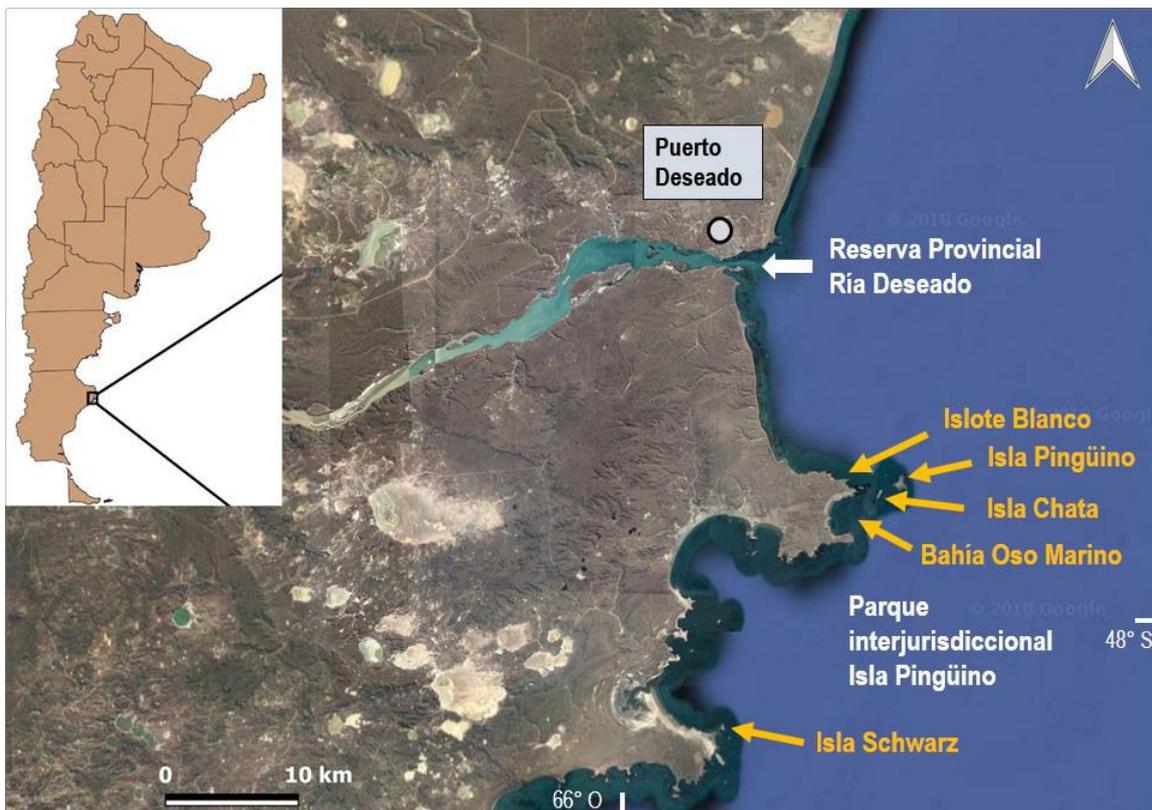


Figura 1.11. Ubicación del área de estudio principal, la Reserva Provincial Ría Deseado, y de algunas localidades de referencia situadas dentro del Parque Interjurisdiccional Isla Pingüino.



Figura 1.12. Ubicación de las colonias reproductivas de cormoranes: gris (CG), cuello negro (CCN) y biguá (B) de la Ría Deseado, y del apostadero no-reproductivo de cormorán imperial (CI) situado en la desembocadura.

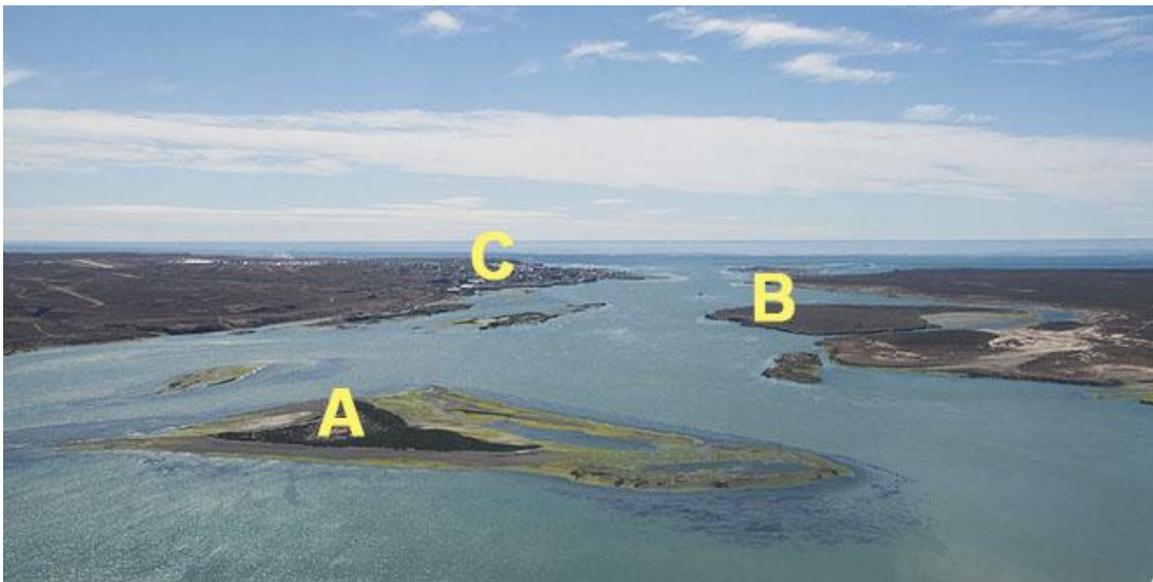


Figura 1.13. Vista aérea de la Ría Deseado, con la Isla de los Pájaros (A), la Isla Elena (B) y la ciudad de Puerto Deseado (C).



Figura 1.14. Barranca de la Isla Elena que alberga una de las seis colonias de cormorán gris y la única colonia de cormorán cuello negro de la Ría Deseado.



Figura 1.15. La Península Foca, situada en la desembocadura de la ría, alberga un apostadero no reproductivo de cormorán imperial.

CAPÍTULO 2

ESTUDIO DE LA DIETA MEDIANTE EL ANÁLISIS DE PELLETS Y REGURGITADOS

2.1 INTRODUCCIÓN

La evaluación de la dieta a través de pellets (egagrópilas) y regurgitados espontáneos (contenido estomacal) ha sido un método ampliamente utilizado, particularmente para cormoranes, dado que los muestreos son simples y no invasivos (Barrett et al. 2007). Sin embargo, este método puede presentar algunos sesgos dado que los pellets representan un momento determinado de la dieta y que la erosión diferencial de algunos restos de presas puede llevar a sobreestimar o subestimar la presencia de alguna de ellas sobre otras, también la retención de algunos restos secundarios pueden generar algunos sesgos en los resultados del análisis (Casaux et al. 1995; Barrett et al. 2007). Este tipo de análisis es adecuado para poder describir la composición de la dieta no así la proporción exacta que representa cada presa en la misma (Carss et al. 1997), salvo se conozcan los factores de correcciones específicos para compensar la erosión de los otolito (Casaux et al. 1998; Casaux 2003). Este método entonces se complementa muy bien con otros, como el análisis de isótopos estables, cuando es utilizado simultáneamente (ver capítulo 3). Bajo condiciones apropiadas, el análisis de isótopos estables de Carbono y Nitrógeno permite cuantificar la importancia relativa de las principales presas consumidas, a través del uso de modelos de mezcla (Phillips y Gregg 2003; Parnell et al. 2010).

Cormorán gris

Existe poca información publicada sobre la dieta y el comportamiento de alimentación del cormorán gris (CG) a lo largo de su rango de distribución. Frere et al. (2002) y Gandini et al. (2005) observaron que los CG de la colonia reproductiva de Isla Elena, en la Ría Deseado, se alimentan cerca de su

colonia (< 3 km), en aguas poco profundas (< 15 m) con un patrón de buceo acorde a la explotación de presas bentónicas, mostrando una relación entre la duración de los buceos y la altura de la marea. Millones et al. (2005), analizando pellets del CG recolectados en la colonia de Isla del Rey, Ría Deseado, encontraron que la dieta estaba compuesta por cinco taxones, siendo los peces el taxón más frecuente. En dicho trabajo se observó que las especies de peces más frecuentes durante el período no reproductivo fueron los *Patagonotothen* spp., de hábitos bentónicos, mientras que durante el período reproductivo fueron las sardinias (*Sprattus fuegensis* y *Ramnogaster arcuata*) de hábitos pelágicos. Los cambios estacionales registrados en la ocurrencia de algunas de las presas y la escasez de presas dominantes en los diferentes períodos del año sugieren una conducta oportunista por parte de esta especie de cormorán (Millones et al. 2005). Los CG de la Ría Deseado se alimentan generalmente de manera individual, pero a veces también lo hacen en bandadas mono o multiespecíficas sobre cardúmenes de peces (Frere et al. 2002; Nasca et al. 2004).

Cormorán de cuello negro

La composición de la dieta del cormorán de cuello negro, en todas las colonias estudiadas a lo largo del litoral patagónico, muestra una alta proporción de peces bentónicos *Patagonotothen* spp., invertebrados marinos del grupo de los poliquetos, cefalópodos y crustáceos y, en menor proporción, unas pocas especies de peces demersales-pelágicos (ver Frere et al. 2005 para una revisión). Particularmente en Punta Loma, Chubut, cuando se analizó la diferencia de dieta entre el período reproductivo y no-reproductivo, se encontró poca variabilidad, lo que sugiere que su fuente de alimento bentónica es relativamente predecible y estable, aunque poco abundante y de bajo contenido energético (Sapoznikow et al. 2009). El CCN se alimenta por lo general en forma individual, en aguas poco profundas (< 10 m) y cercanas a la costa (< 5 km), realiza gran cantidad de buceos por día (280–360), de una duración promedio de 47–50 s (Quintana et al. 2002a; Nasca et al. 2004). Se sugiere que las características de las fuentes de alimento explotadas por el CCN serían un factor determinante en la dinámica poblacional de la especie y

se correspondería con los bajos tamaños de sus poblaciones reproductoras a lo largo de la costa patagónica (Quintana et al. 2002a; Sapoznikow et al. 2009).

Biguá

El biguá (B) es considerado una especie de hábitos tróficos generalistas y, como tal, incluiría en su dieta a las presas con mayor disponibilidad en el ambiente (Barquete et al. 2008). Pese a ser una especie ampliamente distribuida en Argentina, sus hábitos tróficos han sido escasamente estudiados (Frere et al. 2005). Lo poco que se conoce sobre su dieta en ambientes marinos-costeros proviene de estudios realizados en la Provincia de Buenos Aires donde las presas predominantes fueron peces, principalmente especies bentónicas como la lucerna, *Porichthys porosissimus*, la corvina rubia, *Micropogonias furnieri*, y lenguados del orden *Pleuronectiformes*, y algunas especies demersales como el pejerrey, *Odontesthes argentinensis* (Favero et al. 2001; Petracci et al. 2009). Para el litoral patagónico, solo existen datos aislados que indicarían que la dieta de esta especie está constituida por una alta proporción de peces que se desplazan en cardúmenes cerca de la superficie, como el pejerrey, *Odontesthes spp.*, o de fondo, como el róbalo, *Eleginops maclovinus* (Frere et al. 2005).

Un estudio sobre comportamiento de alimentación y buceo realizado en las colonias de Caleta Malaspina, Chubut, mostró que los B se alimentaron cerca de la costa (< 1,3 km), a poca profundidad (< 10 m), realizaron buceos cortos (< 20 s) y de duración variable (Quintana et al. 2004). Estos resultados serían consistentes con técnicas de alimentación y dietas flexibles donde los B pasarían tiempo buscando presas bentónicas predecibles, pero también aprovecharían los cardúmenes de pequeños peces cuando están presentes en el área (Quintana et al. 2004). En la Ría Deseado, se observó que el comportamiento de alimentación de los B consiste tanto en el forrajeo individual, como en bandadas mono o multiespecíficas (Nasca et al. 2004; Frere et al. 2005).

Cormorán imperial

En el mar patagónico el cormorán imperial (CI) se alimenta principalmente de peces aunque también incorpora con frecuencia distintos

grupos de invertebrados marinos como cefalópodos, crustáceos y poliquetos (ver Frere et al. 2005 para una revisión). El CI consume peces demersales pelágicos como anchoíta, *Engraulis anchoíta*, sardina fueguina, merluza común, *Merluccius hubbsi*, y algunas especies de pejerrey del género *Odontesthes*, como así también peces demersales bentónicos como *Patagonotothen* spp., *Helcogrammoides cunninghami* y *Raneya brasiliensis* (Frere et al. 2005; Yorio et al. 2010, 2017). Se encontraron diferencias en las presas consumidas tanto entre temporadas reproductivas como entre las diferentes etapas de una misma temporada. La principal diferencia observada fue la presencia de una mayor proporción de pequeños peces pelágicos (anchoíta, sardina) durante la etapa de crianza de pichones respecto al resto de la temporada reproductiva, lo mismo respecto al período no-reproductivo (Punta et al. 1993; Malacalza et al. 1994; Michalik et al. 2010).

Algunas de las presas del CI tienen valor comercial, como es el caso del langostino patagónico, *Pleoticus muelleri*, la merluza común y la anchoíta (Yorio et al. 2010). El CI se alimenta tanto en aguas costeras de poca profundidad como en aguas profundas (aproximadamente 70 m) y alejadas de la costa (más de 8 km), utilizando diferentes estratos de la columna de agua (Quintana et al. 2007, 2011). De las cuatro especies de cormoranes, el CI es la especie que tiene la mayor capacidad de buceo (Wilson y Quintana 2004; Frere et al. 2005). El CI puede alimentarse tanto en forma individual como en bandadas monoespecíficas o mixtas (Punta et al. 1993; Nasca et al. 2004).

Cormoranes en simpatría

Se han realizado pocos estudios acerca de la superposición del uso de los recursos tróficos entre distintas especies de cormoranes que viven en simpatría, en la región patagónica. Punta et al. (2003) encontraron una alta superposición en las presas consumidas por el CI y el CCN, durante tres años de estudio en colonias de Bahía Bustamante, Chubut, con altos índices de solapamiento para los años 1993 y 1994 (0,67 y 0,69, respectivamente). Los CI consumieron proporciones significativamente más grandes de peces pelágicos o demersales respecto de los CCN, mientras que los CCN consumieron peces bentónicos en mayores proporciones. Los buceos de CI ($24,4 \text{ m} \pm 18,8$) fueron significativamente más profundos y más variables que los de CCN ($9,3 \text{ m} \pm 4,1$)

(Punta et al. 2003a). Bulgarella et al. (2008) encontraron resultados similares estudiando la dieta de las mismas especies en la misma área. Si bien compartían gran parte de las presas encontradas durante la temporada de reproducción estudiada, el CI consumió una variedad más amplia de presas que el CCN; e incorporó también especies de peces pelágicos en su dieta, mientras el CCN se alimentó principalmente de especies de peces demersales-bénticos (Bulgarella et al. 2008).

Objetivo

El objetivo del presente capítulo es describir la dieta, mediante el análisis de pellets (egagrópilas) y regurgitados, del cormorán gris, cormorán de cuello negro, biguá y cormorán imperial y determinar si existen diferencias o solapamientos en esta dimensión del nicho trófico.

2.2 MÉTODOS

2.2.1 Muestreo

Para la recolección de pellets de CG y CCN se trabajó en la Isla Elena donde ambas especies coexisten en diferentes sectores del mismo acantilado (Fig. 1.3, 1.5 y 1.12). Se recolectaron pellets y restos no digeridos de alimento durante cuatro temporadas reproductivas (2009, 2011, 2012 y 2013). La recolección se realizó mediante la fijación de cuatro bolsas de media sombra de 2 x 0,7 x 0,5 m debajo de nidos en los acantilados (dos bolsas en la colonia de CG y dos bolsas en la colonia CCN, cada una abarcando entre tres y cinco nidos) (Fig. 2.1). Dichas bolsas eran revisadas y vaciadas cada 7-14 días. El muestreo se realizó entre los meses de noviembre y febrero. Por lo tanto, la recolección de pellets abarcó las tres etapas del período reproductivo: la incubación (aproximadamente desde principios de noviembre hasta mediados de diciembre), la crianza de pichones pequeños (pichones de hasta cuatro semanas de edad aproximadamente; mediados de diciembre hasta mediados de enero), y la crianza de pichones grandes (pichones entre aproximadamente cuatro semanas de edad) y volantones (mediados de enero hasta finales de febrero).



Figura 2.1. Bolsas recolectoras de pellets instaladas bajo los nidos de cormorán cuello negro y de cormorán gris en las colonias de la Isla Elena, Ría Deseado. Fotos: A. Millones y A. Morgenthaler.

En el caso del B se trabajó en la colonia de la Isla de los Pájaros, solamente durante la época de cría de pichones medianos a grandes (3-8 semanas de edad aprox.) para evitar los grandes disturbios generados al ingresar a la colonia durante la época de incubación y pichones chicos, ya que los B suelen volar y dejar el nido expuesto frente a la presencia humana (exponiendo el contenido al riesgo de depredación por gaviotas). Por lo tanto, los regurgitados frescos de pichones y adultos se recolectaron durante febrero y marzo de las cuatro temporadas reproductivas (2009, 2011, 2012 y 2013).

Se recolectaron también pellets de CI en el apostadero no reproductivo de Península Foca, situado en la boca de la Ría entre noviembre y febrero de 2009, 2011, 2012 y 2013.

Todos los pellets y regurgitados recolectados fueron conservados congelados hasta su análisis bajo lupa binocular en el laboratorio. Para cuantificar e identificar las presas al nivel taxonómico más bajo posible se utilizaron los restos duros de las presas (otolitos y huesos de peces, mandíbulas de cefalópodos y poliquetos, y exoesqueletos de crustáceos).

Algunos otolitos de los peces del género *Patagonotothen* pudieron ser identificados como *P. cornucola*, *P. ramsayi*, *P. tessellata* y *P. sima*, pero como no siempre fue posible discriminar entre estas cuatro especies, se consideraron de manera general como *Patagonotothen spp.* La misma consideración se tuvo con las dos especies de pejerrey *Odontesthes smitti* y *O. nigricans*, informadas como *Odontesthes spp.* Para la cuantificación de individuos por pellets, se utilizó el número más alto de otolitos correspondientes a un solo lado (derecho o izquierdo) para los peces, y de mandíbulas (superior o inferior) para los cefalópodos. En el caso de las sardinas se dividió el número total de capsulas proóticas encontradas en cada pellet por dos (Cousseau 1982). Para la cuantificación individual de poliquetos se dividió el número total de mandíbulas encontradas en cada pellet por cuatro (Polynoidae) o por dos (Nereididae y Eunicidae), basado en observaciones y disecciones realizadas sobre individuos recolectados en la Ría Deseado (Morgenthaler A, obs. pers.). La identificación se realizó mediante el uso de colecciones propias, colecciones del Centro de Investigaciones de Puerto Deseado (UNPA), colecciones del CENPAT-CONICET y de guías y catálogos publicados (Cousseau 1982; Boschi et al. 1992; Gosztonyi y Kuba 1996; Pineda et al. 1996; Boschi 1998; Volpedo y Echeverría 2000).

2.2.2 Análisis de datos

Para cada especie se calculó el porcentaje de ocurrencia numérica (%N) y el porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO) de cada presa. El %N refleja el comportamiento de forrajeo del cormorán y sus preferencias de presas, y el %FO provee información sobre la constancia de los individuos para seleccionar cierto tipo de presas (Rogers et al. 2012). El largo total (LT) y el peso húmedo (P) de las diferentes presas se calcularon utilizando regresiones alométricas a partir del largo de los otolitos (LO) de peces y del largo de las mandíbulas de cefalópodos encontrados en los pellets de las diferentes especies de cormoranes (Cousseau 1982; Pineda et al. 1996; Hansen 1999). Cuando no se disponía de regresiones previas que correspondieran a la zona de estudio, se utilizaron datos de nuestra propia colección. En base a los %N y P estimados, se calculó para cada especie de cormorán, el porcentaje de biomasa (%P) de las principales presas, lo cual refleja el valor metabólico relativo de cada presa

(Rogers et al. 2012). Con el fin de expresar la diversidad de presas para cada especie, se calculó el índice de diversidad de Shannon-Weaver para: 1) el conjunto total de datos (todos los años y etapas reproductivas), 2) cada año por separado y 3) cada etapa reproductiva por separado en el caso del CG y CCN (valor promedio de los cuatro años; Tramer 1969).

Las diferencias en la composición dietaria, teniendo en cuenta las estimaciones de la biomasa (P) entre grupos (ej. especies, años, etapas reproductivas) se evaluaron con análisis multivariados de similitud (ANOSIM) utilizando el paquete R 'vegan' (Oksanen et al. 2016). Primero se generaron matrices usando el coeficiente de similitud de Bray–Curtis (Clarke y Warwick 2001). Después, para evaluar las diferencias estadísticas, se llevaron a cabo procedimientos de permutación que comparan las disimilitudes de las muestras por rangos. El estadístico R del ANOSIM alcanza su máximo valor (1) cuando las disimilitudes entre grupos son mayores que las disimilitudes dentro de los grupos, y su valor mínimo (~0) cuando no hay diferencias entre grupos. Se determinó la significancia estadística comparando el R de las muestras con los producidos por la asignación al azar a los grupos de muestras. El valor p de la prueba se calcula utilizando la proporción de arreglos aleatorios con valores de R más altos que el valor de la muestra. Para estimar la superposición de la dieta entre pares de cormoranes se calcularon los porcentajes de similitud: $(1-R)*100$. Se realizaron análisis SIMPER para determinar que presas contribuyeron más a las diferencias entre pares de cormoranes (porcentaje de contribución a la diferencia >10 %) (Clarke y Warwick 2001; Oksanen et al. 2016). Para estos últimos análisis se atribuyeron los valores P de los peces no identificados a los peces identificados de acuerdo a los respectivos porcentajes obtenidos.

Para determinar la existencia de diferencias interespecíficas en la talla de las presas (LT) consumidas se realizó una prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, con comparaciones *post-hoc* entre pares de especies.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Cormorán gris

De los 209 pellets analizados se identificaron 13 presas, pertenecientes a cinco taxones diferentes (peces teleósteos, cefalópodos, crustáceos, poliquetos y algas) (Tabla 2.1). En general la diversidad de presas fue baja (índice de Shannon-Weaver: 0,65) y variable entre años (2009: 0,82; 2011: 0,28; 2012: 0,46 y 2013: 0,34) y entre etapas reproductivas (valores promedios de los cuatro años: incubación: 0,61; pichones chicos: 0,34 y pichones grandes: 0,42). La composición de la dieta, teniendo en cuenta las estimaciones de la biomasa (P) de las principales presas, mostró diferencias significativas entre años (Anosim, $R = 0,055$, $p = 0,013$) y entre las etapas reproductivas (Anosim, $R = 0,057$, $p = 0,003$) a pesar de presentar un alto grado de solapamiento.

El calamarete patagónico, *Loligo gahi*, fue la presa que presentó las estimaciones de biomasa más altas durante los períodos de incubación durante los cuatro años (Fig. 2.2). Durante la crianza de pichones las proporciones de calamarete variaron según el año. Se encontró en altas proporciones en los estadios de crianza de pichones chicos y grandes durante el 2012 y durante la crianza de pichones chicos en 2013, y estuvo completamente ausente durante la temporada del 2011 (Fig. 2.2).

La sardina fueguina, *Sprattus fuegensis*, por el contrario, fue siempre más abundante en la etapa de crianza de los pichones respecto del período de incubación de huevos (Fig. 2.2). Las sardinas mostraron una alta variabilidad interanual (Fig. 2.2). En 2011, el 100 % de la biomasa estimada de la dieta durante las dos etapas de crianza de pichones se atribuyó a las sardinas.

El pejerrey, *Odontesthes* spp., estuvo presente en proporciones bajas en 2009 durante todas las etapas reproductivas, y en 2013 durante la etapa de crianza de pichones grandes (Fig. 2.2). Aparte de los tres tipos principales de presa, los peces bentónicos *Patagonotothen* spp. estuvieron presentes sólo en proporciones muy bajas durante la etapa de crianza de pichones grandes durante la temporada 2009 (Fig. 2.2).

	<i>n</i>	%N	%FO
PECES	1.037	89,3	79,9
<i>Sprattus fuegensis</i> (P)	934	80,4	68,1
<i>Odontesthes</i> spp. (DP)	24	2,1	7,8
<i>Ramnogaster arcuata</i> (P)	4	0,3	1,5
<i>Patagonotothen</i> spp. (DB)	3	0,3	1,5
<i>Pinguipes brasiliensis</i> (DB)	1	0,1	0,5
<i>Parona signata</i> (DP)	1	0,1	0,5
<i>Iluocoetes</i> sp. (DB)	1	0,1	0,5
Peces NI	69	5,9	14,2
CEFALOPODOS	95	8,2	26,5
<i>Loligo gahi</i> (DP)	95	8,2	26,5
CRUSTACEOS	8	0,7	4,4
<i>Eurypodius latreilli</i> (B)	3	0,3	1,5
<i>Nauticaria magellanica</i> (DB)	1	0,1	0,5
Crustáceos NI	6	0,5	2,9
POLIQUETOS	21	1,8	4,9
Polynoidae (B)	6	0,5	0,5
Nereididae (B)	15	1,3	3,4
ALGAS			26,0

Tabla 2.1. Porcentajes de presas en la dieta del **cormorán gris**. Número de individuos-presa (*n*), porcentaje numérico (%N) y porcentaje de frecuencia de ocurrencia (%FO), obtenidos a partir de 209 pellets recolectados durante cuatro temporadas reproductivas. El grupo ecológico de cada presa se muestra entre paréntesis (P: pelágico, B: bentónico, DP: demersal-pelágico, DB, demersal-bentónico). NI: no identificado.

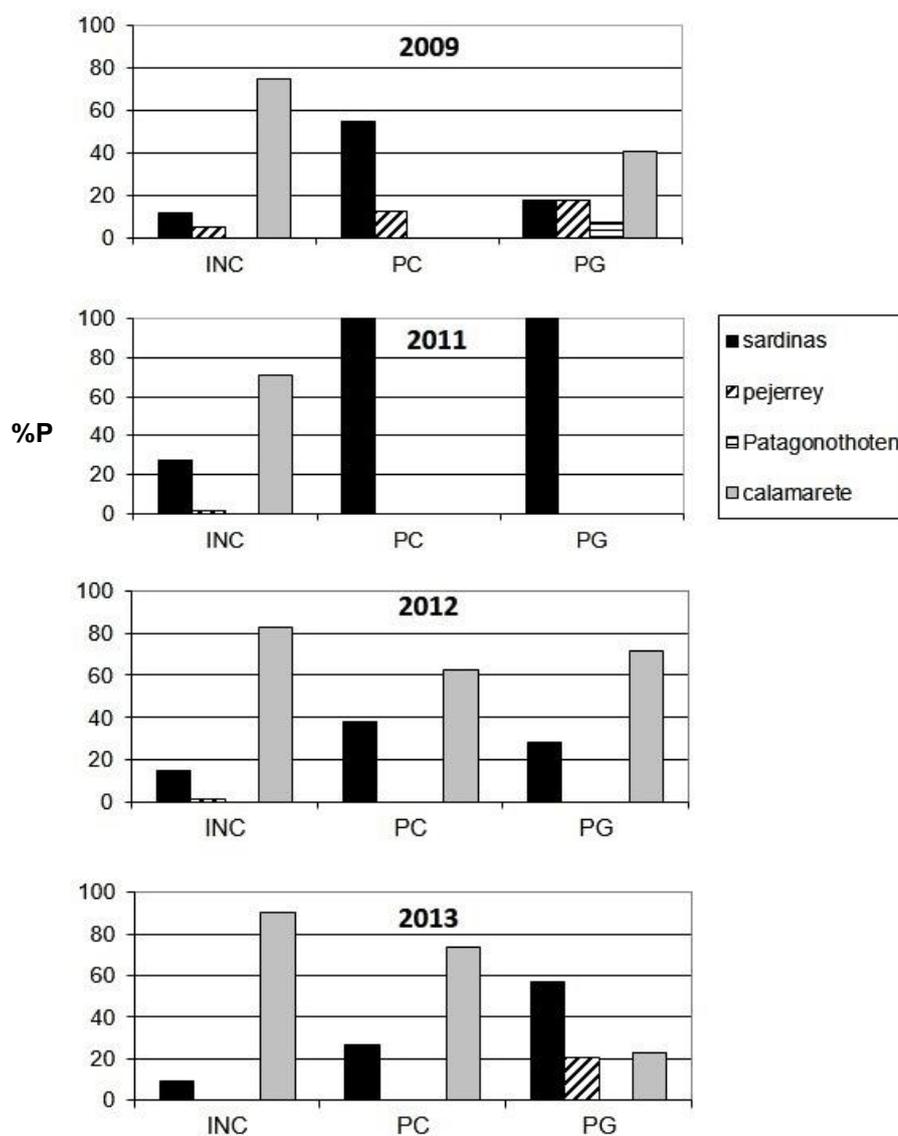


Figura 2.2. Porcentajes estimados de peso húmedo (%P) de las principales presas del **cormorán gris** para cada año y en cada etapa reproductiva: sardinas (*Sprattus fuegensis* y *Ramnogaster arcuata*), pejerrey (*Odontesthes* spp.), *Patagonotothen* spp. y calamarete (*Loligo gahi*). Los valores se muestran para cada una de las cuatro temporadas y sus respectivas etapas reproductivas: incubación (INC), cría de pichones chicos (PC) y cría de pichones grandes (PG) (número de pellets: $N_{2009} = 105$, $N_{2011} = 42$, $N_{2012} = 41$, $N_{2013} = 21$).

2.3.2 Cormorán cuello negro

De los 70 pellets analizados se identificaron 26 presas, pertenecientes a siete taxones diferentes (peces teleósteos, cefalópodos, crustáceos, poliquetos, gasterópodos, ascidias y algas) (Tabla 2.2). En general la diversidad de presas fue alta (índice de Shannon-Weaver H' : 1,43) y no varió mucho entre años (2009: 1,16; 2011: 1,45; 2012: 1,35 y 2013: 1,57) ni entre estadios reproductivos (incubación: 1,34, pichones chicos: 1,58 y pichones grandes: 1,38).

La composición de la dieta, teniendo en cuenta las estimaciones de la biomasa (P) de las principales presas, presentó un alto grado de solapamiento entre años (Anosim, $R = 0,050$; $p = 0,044$) y entre estadios reproductivos (Anosim, $R = 0,031$; $p = 0,175$), respectivamente. Las presas más importantes, basado en las estimaciones de biomasa (para los tres estadios reproductivos), fueron los peces *Patagonotothen* spp., seguido por los zoárcidos, y por el pulpo colorado, *Enteroctopus megalocyathus* (Fig. 2.3). Cabe destacar que los poliquetos, a pesar de ser presas muy pequeñas y de baja biomasa individual, aportaron un porcentaje de biomasa significativa, sobre todo durante la época de incubación (9,7 %). Todas las presas principales del CCN son de hábitos demersales-bentónicos o bentónicos, salvo el calamarete que es de hábitos demersales-pelágicos (%P promedio: 3,1 %).

Capítulo 2: Estudio de la dieta mediante el análisis de pellets y regurgitados

	2009		2011		2012		2013	
	%N	%FO	%N	%FO	%N	%FO	%N	%FO
<i>N individuos presa - N pellets</i>	1.086	10	1.187	20	1.162	20	870	20
PECES	30,8	90	43,4	100	40,1	95	62,3	100
<i>Patagonotothen</i> spp. (DB)	8,7	90	15,7	100	16,9	85	25,9	95
Zoárcidos (DB)	0,2	20	3,7	50	5,2	70	15,4	90
<i>Phucocoetes latitans</i> (DB)	0,0	0	1,5	25	1,8	40	8,4	70
<i>Iluocoetes elongatus</i> (DB)	0,1	10	0,9	15	0,2	10	0,7	20
<i>Austrolycus laticinctus</i> (DB)	0,0	0	0,2	5	0,3	10	0,8	20
<i>Dadyanos insignis</i> (DB)	0,0	0	0,1	5	0,1	5	1,8	25
Zoárcidos NI	0,1	10	1,0	30	2,7	55	3,9	30
<i>Agonopsis chilensis</i> (DB)	0,9	30	1,7	35	1,4	30	1,5	35
<i>Cottoperca gobio</i> (DB)	0,0	0	0,1	5	0,3	5	0,1	5
<i>Salilota australis</i> (DP)	0,0	0	0,1	5	0,0	0	0,1	5
<i>Paranotothenia magellanica</i> (DB-DP)	0,0	0	0,2	10	0,0	0	0,0	0
<i>Eleginops maclovinus</i> (DB)	0,0	0	0,0	0	0,1	5	0,0	0
<i>Odontesthes</i> spp.(DP)	0,0	0	0,1	5	0,0	0	0,0	0
Peces NI	20,9	90	21,9	90	16,2	80	19,3	75
CEFALOPODOS	1,0	50	1,3	40	1,0	25	1,1	30
<i>Enteroctopus megalocyathus</i> (DB)	1,0	50	0,8	30	1,0	20	0,5	15
<i>Loligo gahi</i> (DP)	0,0	0	0,4	20	0,0	0	0,7	20
CRUSTACEOS	1,7	80	3,7	95	2,0	75	2,1	70
Decapoda	0,6	60	2,5	70	1,4	50	1,4	60
<i>Eurypodius latreilli</i>	0,3	20	0,8	25	0,0	0	0,2	10
<i>Peltarion spinosulum</i>	0,0	0	0,1	5	0,3	5	0,1	5
<i>Halicarcinus planatus</i>	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,1	5
<i>Betaeus truncatus</i>	0,0	0	0,0	0	0,9	40	0,2	10
Callinassidae	0,0	0	0,1	5	0,0	0	0,0	0
Decapoda NI	0,4	40	1,6	50	0,3	10	0,7	25
Isopoda	0,7	40	0,9	40	0,6	30	0,3	15
Stomatopoda	0,0	0	0,0	0	0,0	0	0,1	5
Amphipoda	0,0	0	0,1	5	0,0	0	0,0	0
Crustaceos NI	0,3	30	0,2	10	0,0	0	0,2	10
POLIKUETOS	66,5	100	51,3	100	56,7	95	33,8	95
Polynoidae	37,7	90	23,8	90	18,8	90	21,4	85
Nereididae	26,2	90	25,3	95	37,3	85	11,3	80
Eunicidae	1,9	30	1,6	30	0,6	30	1,1	35
Poliquetos NI	0,7	20	0,6	5	0,1	5	0,0	0
GASTEROPODOS	0,1	10	0,2	10	0,1	5	0,7	30
ASCIDIAS	0,0	0	0,1	5	0,1	5	0,0	0
ALGAS		70		75		45		45
PIEDRAS		70		60		5		45

Tabla 2.2. Porcentajes de presas en la dieta del **cormorán cuello negro**. Porcentajes numéricos (%N) y porcentajes de frecuencia de ocurrencia (%FO) de presas por año. El grupo ecológico de cada presa se muestra entre paréntesis (P: pelágico, B: bentónico, DP: demersal-pelágico, DB, demersal-bentónico). NI: no identificado.

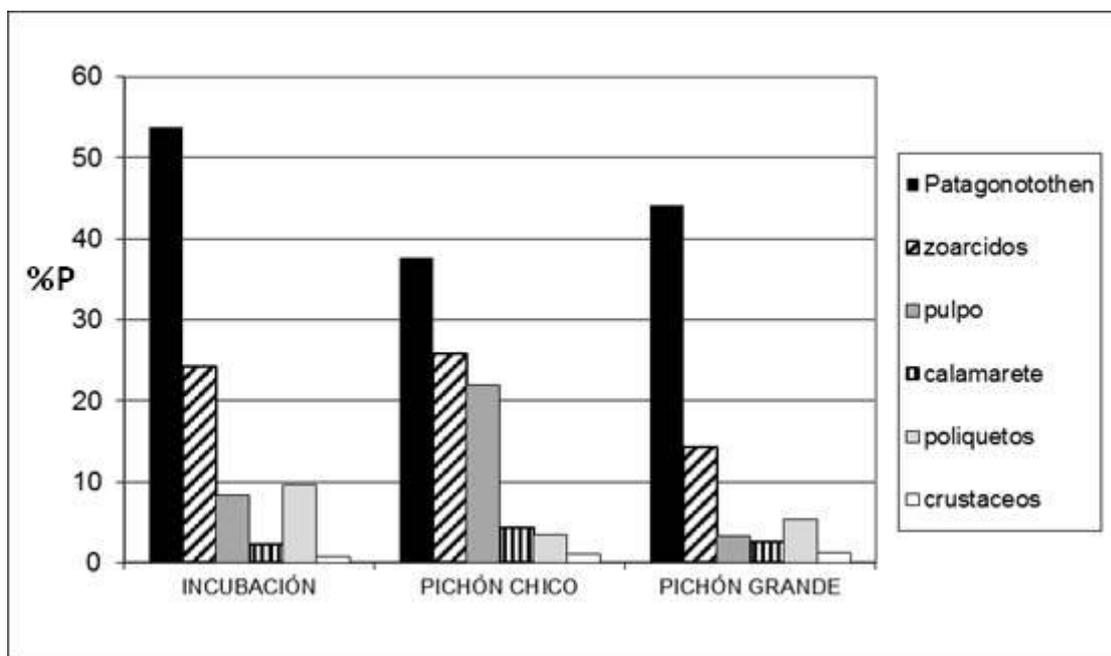


Figura 2.3. Porcentajes estimados de peso húmedo (%P) de las principales presas del **cormorán cuello negro** en cada etapa reproductiva, obtenidos a partir de 70 pellets recolectados durante cuatro temporadas reproductivas: los peces *Patagonotothen* spp. y zoárcidos, el pulpo colorado (*Enteroctopus megalocyathus*), el calamarete (*Loligo gahi*), los poliquetos y los crustáceos.

2.3.3 Biguá

De los 55 regurgitados analizados se identificaron ocho presas, pertenecientes a un único taxón: los peces teleósteos (Tabla 2.3). Durante el análisis de los regurgitados se encontraron restos de crustáceos (isópodos y anfípodos). Sin embargo, estos siempre estuvieron asociados a los estómagos de los peces presentes en los regurgitados con contenido poco digerido, razón por la cual no fueron considerados como presas directas del Biguá. La diversidad de presas fue relativamente baja (índice de Shannon-Weaver H' de 0,97) y variable entre años (2009: 0,63; 2012: 0,84 y 2013: 1,14). La

composición de la dieta, teniendo en cuenta las estimaciones de la biomasa (P) de las principales presas presentó un alto grado de superposición entre años y no mostró diferencias significativas entre años (Anosim, $R = 0,061$; $p = 0,051$). Las presas más importantes, basándose en las estimaciones de biomasa, fueron el pez *Paranotothenia magellanica* (%P: 56,3 %), seguido del róbalo, *Eleginops maclovinus* (%P: 19,5) (Fig. 2.4). El pez *Patagonotothen spp.* a pesar de ser la presa más abundante numéricamente (%N: 70,1) y más frecuente (%FO: 76,4) solo contribuyó un 12,6 % a la biomasa total estimada (%P). La única presa de hábitos demersales-pelágicos, el pejerrey, presentó una estimación de biomasa (%P) de 6,2 %.

	2009		2011		2012		2013	
	%N	%FO	%N	%FO	%N	%FO	%N	%FO
<i>N individuo presas - N pellets</i>	188	12	15	3	207	20	208	20
PECES	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
<i>Patagonotothen spp.</i> (DB)	83,0	83,3	68,8	100,0	71,5	70,0	56,7	75,0
<i>Eleginops maclovinus</i> (DB)	5,9	16,7	6,3	33,3	0,5	5,0	25,0	15,0
<i>Paranotothenia magellanica</i> (DB-DP)	2,7	25,0	25,0	33,3	15,9	10,0	8,7	5,0
<i>Odontesthes spp.</i> (DP)	8,5	25,0	0,0	0,0	8,2	25,0	8,7	15,0
Zoárcidos (DB)	0,0	0,0	0,0	0,0	2,9	10,0	1,0	10,0
<i>Austrolycus laticinctus</i> (DB)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,0	10,0
<i>Phucocoetes latitans</i> (DB)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	5,0	0,0	0,0
Zoárcidos NI	0,0	0,0	0,0	0,0	2,4	5,0	0,0	0,0
<i>Bovichtys argentinus</i> (DB)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	5,0	0,0	0,0
<i>Sebastes oculatus</i> (DB)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	5,0	0,0	0,0

Tabla 2.3. Porcentajes de presas en la dieta del biguá. Porcentajes numéricos (%N) y porcentajes de frecuencia de ocurrencia (%FO) de presas, obtenidos a partir de 55 regurgitados recolectados durante cuatro temporadas reproductivas. El grupo ecológico de cada presa se muestra entre paréntesis (DP: demersal-pelágico, DB, demersal-bentónico). NI: no identificado.

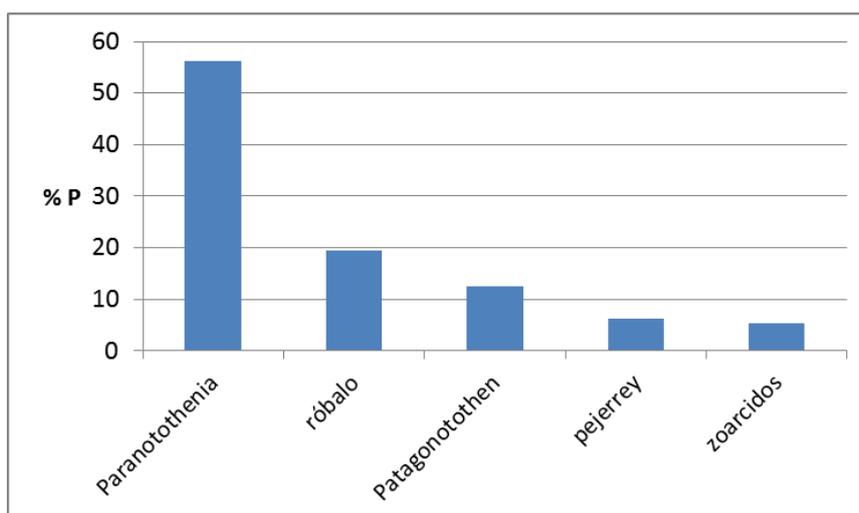


Figura 2.4. Porcentajes estimados de peso húmedo (%P) de las principales presas de **biguá** obtenidos a partir de 55 regurgitados recolectados durante cuatro temporadas reproductivas (crianza de pichones): *Paranotothenia magellanica*, róbalo (*Eleginops maclovinus*), *Patagonotothen* spp., pejerrey (*Odontesthes* spp.) y zoarcidos.

2.3.4 Cormorán imperial

De los 45 pellets analizados se identificaron 25 presas, pertenecientes a siete taxones diferentes (peces teleósteos, cefalópodos, crustáceos, poliquetos, gasterópodos, ascidias y algas) (Tabla 2.4). Los peces y los poliquetos fueron los grupos presas más abundantes (%N) y presentaron importantes variaciones interanuales (Tabla 2.4). En general la diversidad de presas fue bastante alta (índice de Shannon-Weaver: 1,18) y varió entre años (2011: 1,77; 2012: 1,61 y 2013: 0,58). La composición de la dieta, teniendo en cuenta las estimaciones de la biomasa (P) de las principales presas, mostró diferencias significativas entre años a pesar de presentar un alto grado de superposición entre años (Anosim, $R = 0,228$, $p < 0,0001$). Las presas más importantes, basándose en las estimaciones de biomasa fueron el calamarete (%P: 24,7) y el pez *Cottoperca gobio* (%P: 21,1). Sin embargo, otras cinco presas (*Patagonotothen* spp., pulpo, *Salilota australis*, zoarcidos y poliquetos) aportaron porcentajes de biomasa significativos (%P: entre 13,9 y 7,2) (Fig. 2.5). Las presas de hábitos demersales-pelágicos, el calamarete y el pez *Salilota australis*, contribuyeron al 35 % de la biomasa de la dieta.

	2011		2012		2013	
	%N	%FO	%N	%FO	%N	%FO
<i>N individuo presas - N pellets</i>	698	15	1.233	15	2.618	15
PECES	68,2	100,0	40,7	86,7	14,2	86,7
<i>Patagonotothen</i> spp. (DB)	11,7	93,3	11,4	80,0	3,5	66,7
<i>Agonopsis chilensis</i> (DB)	17,5	93,3	8,3	66,7	1,5	53,3
Zoarcidae spp, (DB)	6,9	80,0	5,9	66,7	0,6	26,7
<i>Phucocoetes latitans</i>	3,3	26,7	4,1	26,7	0,1	6,7
<i>Austrolycus laticinctus</i>	1,3	33,3	0,6	20,0	0,1	6,7
<i>Ilucoetes elongatus</i>	1,9	20,0	0,1	6,7	0,0	0,0
<i>Austrolycus / Ilucoetes</i> NI*	0,0	0,0	0,2	13,3	0,0	0,0
<i>Dadyanos insignis</i>	0,3	13,3	0,0	0,0	0,0	0,0
Zoarcidae NI	3,0	33,3	0,9	33,3	0,4	20,0
<i>Cottoperca gobio</i> (DB)	5,0	66,7	2,3	66,7	0,4	33,3
<i>Salilota australis</i> (DP)	0,3	13,3	0,2	20,0	0,2	26,7
<i>Bovichtys argentinus</i> (DB)	0,1	6,7	0,2	13,3	0,0	0,0
<i>Ramnogaster arcuata</i> (P)	0,0	0,0	3,1	6,7	0,0	0,0
<i>Sprattus fuegensis</i> (P)	1,0	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Engraulis anchoita</i> (P)	0,1	6,7	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Odontesthes</i> spp. (DP)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	6,7
Peces NI	25,5	86,7	9,3	40,0	8,0	66,7
CEFALOPODOS	9,5	100,0	5,2	86,7	2,1	80,0
<i>Loligo gahi</i> (DP)	2,3	53,3	4,3	66,7	1,1	60,0
<i>Enteroctopus megalocyathus</i> (B)	7,2	93,3	0,9	53,3	1,0	53,3
CRUSTACEOS	1,0	40,0	0,7	53,3	0,8	86,7
DECAPODA	0,7	13,3	0,2	13,3	0,7	66,7
Infraorden Brachyura (cangrejos):	0,3	0,0	0,2	0,0	0,5	46,7
<i>Eurypodius latreilli</i>	0,0	0,0	0,1	6,7	0,0	6,7
<i>Peltarion spinosulum</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	13,3
Brachyura NI	0,3	13,3	0,1	6,7	0,4	33,3
Infraorden Caridae (camarones):	0,4	0,0	0,1	0,0	0,2	33,3
<i>Betaeus truncatus</i>	0,3	6,7	0,1	6,7	0,1	13,3
<i>Campylonotus</i> sp,	0,1	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Caridae NI	0,0	0,0	0,0	0,0	0,1	20,0
ISOPODA NI	0,1	6,7	0,3	20,0	0,0	6,7
Crustaceo NI	0,1	6,7	0,2	13,3	0,0	6,7
POLIIQUETOS	21,1	80,0	52,8	86,7	82,8	80,0
Polynoidae	16,9	40,0	43,9	86,7	81,1	73,3
Nereididae	1,9	40,0	6,1	60,0	1,3	33,3
Eunicidae	0,9	20,0	0,7	13,3	0,1	20,0
Poliqueto NI	1,4	13,3	2,1	33,3	0,3	13,3
GASTEROPODOS		13,3		46,7		0,0
ALGAS		0,0		6,7		0,0
PIEDRAS		13,3		20,0		0,0

Tabla 2.4. Porcentajes de presas en la dieta del **cormorán imperial**. Porcentajes numéricos (%N) y porcentajes de frecuencia de ocurrencia (%FO) de presas, obtenidos a partir de 45 pellets recolectados durante tres años (meses noviembre – febrero) en un apostadero no reproductivo de la Ría Deseado. El grupo ecológico de cada presa se muestra entre paréntesis (P: pelágico, B: bentónico, DP: demersal-pelágico, DB, demersal-bentónico). NI: no identificado.

* *Austrolycus / Iluocoetes* NI: cuando no se pudo diferenciar entre otolitos de *Austrolycus laticinctus* y *Iluocoetes elongatus* se registraron en esta categoría

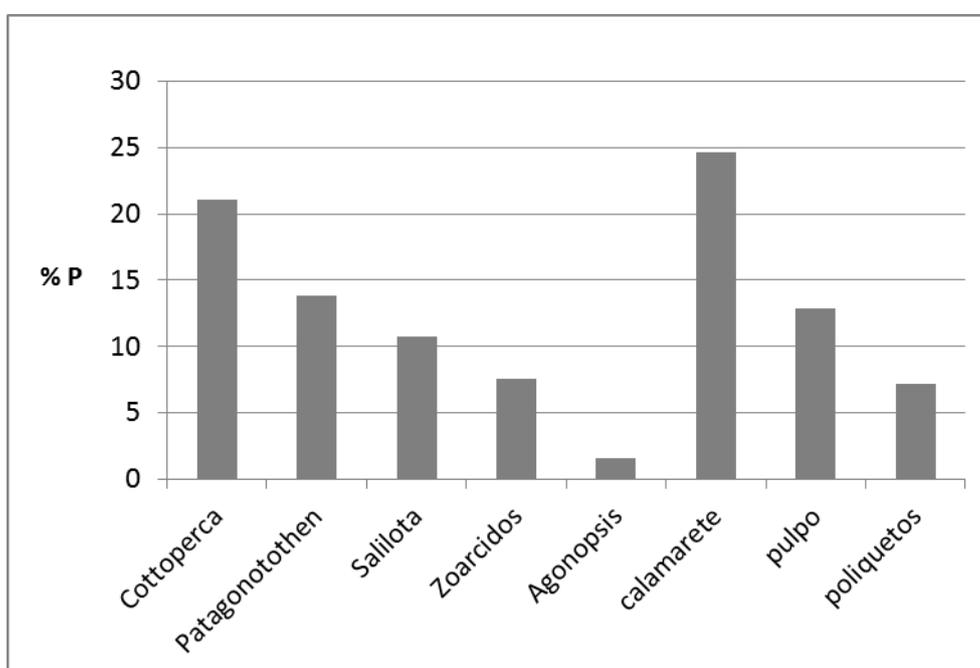


Figura 2.5. Porcentajes estimados de peso húmedo (%P) de las principales presas de **cormorán imperial** obtenidos a partir de 45 pellets recolectados durante tres años (meses noviembre - febrero) en un apostadero no reproductivo de la Ría Deseado: *Cottoperca gobio*, *Patagonotothen* spp., *Salilota australis*, zoárcidos, *Agonopsis chilensis*, calamarete (*Loligo gahi*), pulpo colorado (*Enteroctopus megalocyathus*), poliquetos.

2.3.5 Comparación entre las cuatro especies de cormoranes

De los 379 pellets/regurgitados ($N_{\text{presas}}: 11.126$) analizados para las cuatro especies de cormoranes se identificaron en total 34 presas pertenecientes a siete taxones diferentes (peces teleósteos, cefalópodos, crustáceos, poliquetos, gasterópodos, ascidias y algas) (Tabla 2.5). El CG y el B presentaron los índices de diversidad (índice de Shannon-Weaver) más bajos. En ambas especies el taxón más abundante numéricamente fue el de los peces (Tabla 2.5), siendo el único taxón encontrado en el B. El CCN presentó el índice de diversidad más alto, seguido del CI. En estas últimas dos especies, el taxón más abundante numéricamente fueron los poliquetos, seguido por los peces (Tabla 2.5).

Teniendo en cuenta las estimaciones de la biomasa (P) de las principales presas (Fig. 2.6) se observó una diferencia significativa en la dieta de los cuatro cormoranes con una similitud (1-R) del 56 % (Anosim, $R = 0,440$, $p < 0,0001$) y diferencias significativas entre cada par de especies de cormoranes (Tabla 2.6, todos los $p = 0,001$). Los pares de especies de cormoranes que mostraron los mayores porcentajes de similitud en sus dietas fueron el CCN y el B, y el CCN y el CI (Tabla 2.6). Los pares de especies que mostraron los menores porcentajes de similitud fueron el CG y el CCN, y el CG y el B (Tabla 2.6). Los análisis SIMPER mostraron que algunas presas en particular contribuyeron a caracterizar la dieta de cada especie de cormorán por su disimilitud con la de los demás (presas características): el calamarete para el CG, los peces *Paranotothenia magellanica* y *Patagonotothen* spp. para el B, los peces *Patagonotothen* spp. y zoárcidos para el CCN y, el pulpo, el calamarete y el pez *Cottoperca gobio* para el CI (Tabla 2.6).

Los cormoranes se diferenciaron en las tallas de las presas consumidas (Kruskal-Wallis: $H = 25,52$; $p < 0,0001$), siendo el CI la especie que consumió las presas de mayor tamaño (mediana: 86,6 mm), seguido por el B (79,9 mm), el CCN (77,2 mm) y siendo el CG el que consumió las más pequeñas (70,8 mm). Comparando los pares de cormoranes, solo el CI mostró diferencias significativas en las tallas de las presas consumidas respecto de los demás cormoranes (todos los $p < 0,04$, ver Fig. 2.7).

Capítulo 2: Estudio de la dieta mediante el análisis de pellets y regurgitados

	Gris		Biguá		Cuello Negro		Imperial	
	%N	%FO	%N	%FO	%N	%FO	%N	%FO
N individuos presa y N pellets/reg.	1.161	209	618	55	4.305	70	5.042	45
PECES	89,3	79,9	100,0	100,0	43,1	97,1	36,6	91,1
<i>Patagonotothen</i> spp. (DB)	0,3	1,5	70,1	76,4	16,3	92,9	6,2	80,0
<i>Paranotothenia magallanica</i> (DP)			9,7	12,7	0,0	2,9		
<i>Eleginops maclovinus</i> (DB)			10,4	12,7	0,0	1,4		
Zoarcidae spp, (DB)	0,1	0,5	1,3	7,3	5,6	62,9	2,7	57,8
<i>Phucocoetes latitans</i>			0,2	1,8	2,6	38,6	1,5	20,0
<i>Austrolycus laticinctus</i>			0,3	3,6	0,3	10,0	0,4	20,0
<i>Ilucoetes elongatus</i>	0,1	0,5			0,5	14,3	0,3	8,9
<i>Austrolycus / Ilucoetes</i> NI					0,3	10,0	0,1	4,4
<i>Dadyanos insignis</i>					0,4	10,0	0,0	4,4
Zoarcidae NI			0,8	1,8	1,5	25,7	0,8	28,9
<i>Agonopsis chilensis</i> (DB)					1,4	32,9	5,2	71,1
<i>Cottoperca gobio</i> (DB)	0,1	0,5			0,1	4,3	1,4	55,6
<i>Bovichtys argentinus</i> (DB)			0,2	1,8			0,1	6,7
<i>Sebastes oculatus</i> (DB)			0,2	1,8				
<i>Sallota australis</i> (DP)					0,0	2,9	0,2	20,0
<i>Odontesthes</i> spp. (DP)	2,1	7,8	8,3	20,0	0,0	1,4	0,0	2,2
<i>Sprattus fuegensis</i> (P)	80,4	68,1					0,1	2,2
<i>Ramnogaster arcuata</i> (P)	0,3	1,5					0,8	2,2
<i>Engraulis anchoita</i> (P)							0,0	2,2
<i>Parona signata</i> (DP)	0,1	0,5						
Peces NI	5,9	14,2			19,6	82,9	19,7	64,4
CEFALOPODOS	8,2	26,5			1,1	34,3	3,7	88,9
<i>Loligo gahi</i> (DP)	8,2	26,5			0,3	11,4	2,0	60,0
<i>Enteroctopus megalocyathus</i> (B)					0,9	25,7	1,7	66,7
CRUSTACEOS	0,7	4,4			2,4	80,0	0,7	60,0
DECAPODA	0,4				1,3	60,0	0,5	31,1
Infraorden Brachyura	0,3				0,5		0,4	15,6
<i>Eurypodius latreilli</i>	0,3	1,5			0,3	12,9	0,0	4,4
<i>Peltarion spinosulum</i>					0,1	4,3	0,0	4,4
<i>Halicarcinus planatus</i>					0,0	1,4		
Brachyura NI							0,3	17,8
Infraorden Caridae	0,1				0,3	30,0	0,2	11,1
<i>Betaeus truncatus</i>					0,3	30,0	0,1	8,9
<i>Campylonotus</i> sp.							0,0	0,0
<i>Nauticaris magellanica</i>	0,1	0,5						
Caridae NI							0,1	6,7
Infraorden Axiidae					0,0	1,4		
Callianassidae sp.					0,0	1,4		
Decapoda NI					0,7	14,3		
ISOPODA					0,7	30,0	0,1	11,1
AMPHIPODA					0,0	1,4		
STOMATOPODA					0,0	1,4		
Crustaceo NI	0,5	2,9			0,2	10,0	0,1	8,9
POLIKUETOS	1,8	4,9			53,1	97,1	58,8	82,2
Polynoidae	0,5	0,5			25,4	88,6	55,2	66,7
Nereididae	1,3	3,4			25,9	87,1	2,4	44,4
<i>Eunicidae</i>					1,3	31,4	0,4	17,8
Poliqueto NI					0,4	5,7	0,9	20,0
GASTEROPODOS		1,0				14,3		20,0
ASCIDIAS						2,9		
ALGAS		26,0				57,1		2,2
PIEDRAS						41,4		11,1
INDICE DE SHANNON - WEAVER H'	0,62		0,97		1,43		1,18	

Tabla 2.5. Porcentajes de presas en la dieta de **las cuatro especies de cormoranes**. Para cada especie se presentan los porcentajes numéricos (% N) y porcentajes de frecuencia de ocurrencia (% FO) de presas. El grupo ecológico se muestra entre paréntesis (P: pelágico, B: bentónico, DP: demersal-pelágico, DB, demersal-bentónico). Debajo de cada columna figura el índice de diversidad de Shannon-Weaver H' de la especie correspondiente. NI: no identificado.

%P

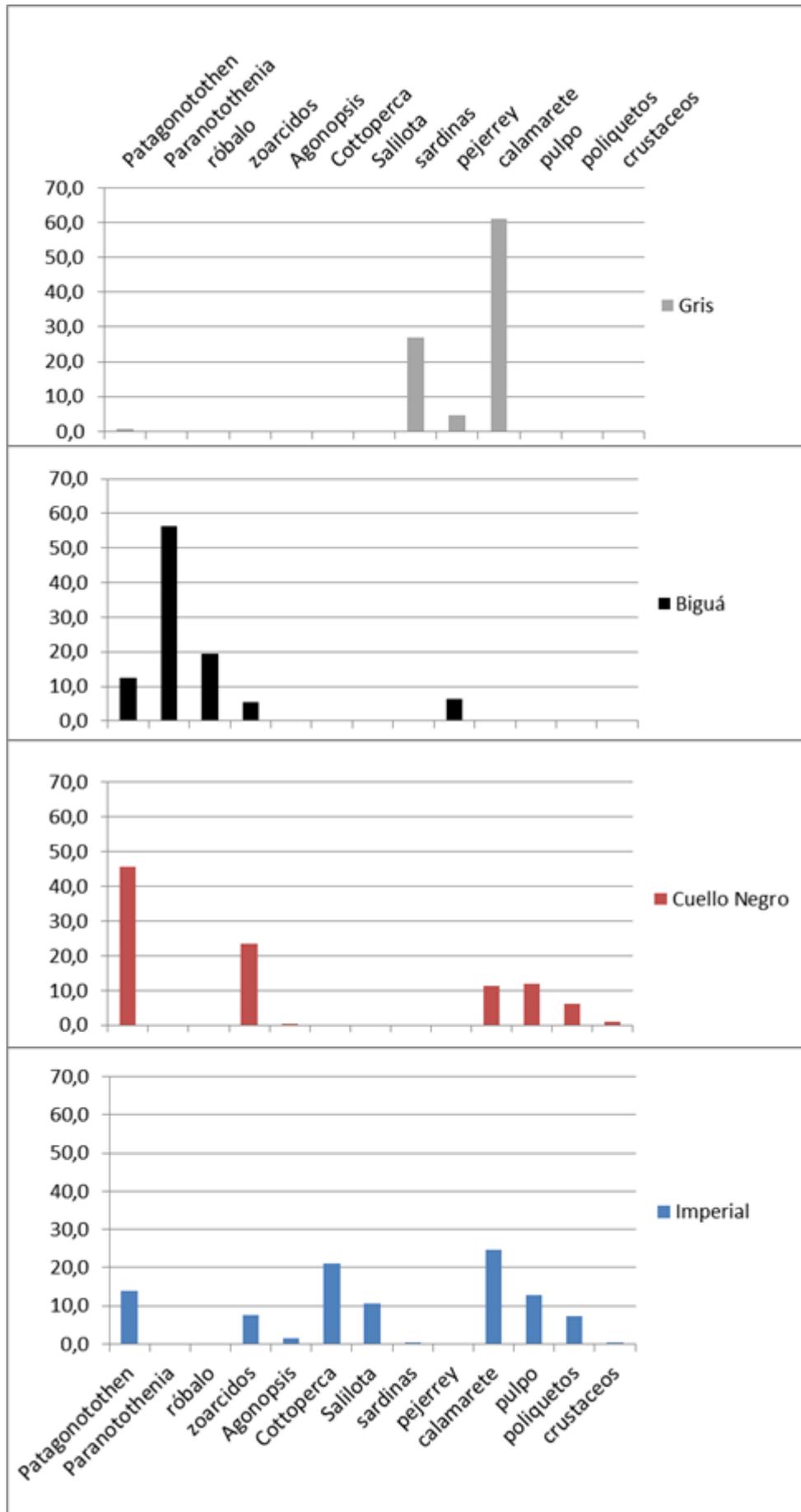


Figura 2.6. Porcentajes estimados de peso húmedo (%P) de las principales presas en la dieta de las **cuatro especies de cormoranes**: *Patagonotothen* spp., *Paranotothenia magellanica*, róbalo (*Eleginops maclovinus*), zoárcidos, *Agonopsis chilensis*, *Cottoperca gobio*, *Salilota australis*, sardina (*Sprattus fueguensis* / *Ramnosgaster arcuata*), pejerrey (*Odontesthes* spp.), calamarete (*Loligo gahi*), pulpo (*Enteroctopus megalocyathus*), poliquetos y crustáceos.

Similitud dietaria entre pares de cormoranes (%)	Presas contribuyendo a la diferencia y % contribución
CCN-B: 63,0*	<i>Patagonotothen</i> spp. (CCN) 27,5 <i>Paranotothenia magellanica</i> (B) 20,0 zoárcidos (CCN) 10,4
CCN-CI: 61,4*	pulpo (CI) 15,3 calamarete (CI) 14,7 <i>Cottoperca gobio</i> (CI) 14,1 <i>Patagonotothen</i> spp. (CCN) 11,1
CG-CI: 53,8*	calamarete (CG) 18,5 pulpo (CI) 17,9 <i>Cottoperca gobio</i> (CI) 16,7 <i>Patagonotothen</i> spp. (CI) 12,8 zoárcidos (CI) 10,1
CI-B: 46,0*	<i>Patagonotothen</i> spp. (CI) 15,0 calamarete (CI) 14,4 pulpo (CI) 14,2 <i>Cottoperca gobio</i> (CI) 13,8
CG-B: 41,2*	<i>Patagonotothen</i> spp. (B) 39,1 <i>Paranotothenia magellanica</i> (B) 34,0
CG-CCN: 40,8*	<i>Patagonotothen</i> spp. (CCN) 35,4 zoárcidos (CCN) 17,9 pulpo (CCN) 12,1 calamarete (CG) 10,4

Tabla 2.6. Porcentajes de similitud de dieta (basada en el peso húmedo P) entre pares de cormoranes y presas contribuyendo a las diferencias, con sus respectivos porcentajes de contribución a las diferencias (> 10 %). Presas: *Patagonotothen* spp., *Paranotothenia magellanica*, zoárcidos, *Cottoperca gobio*, calamarete (*Loligo gahi*),

pulpo (*Enteroctopus megalocyathus*), poliquetos y crustáceos. Entre paréntesis figura la especie de cormorán cuya presa contribuye a la diferencia, CCN: cormorán de cuello negro, CI: cormorán imperial, CG cormorán gris, B: biguá. La estrella (*) indica una diferencia significativa en la dieta entre pares de especies (ANOSIM, $p = 0,001$).

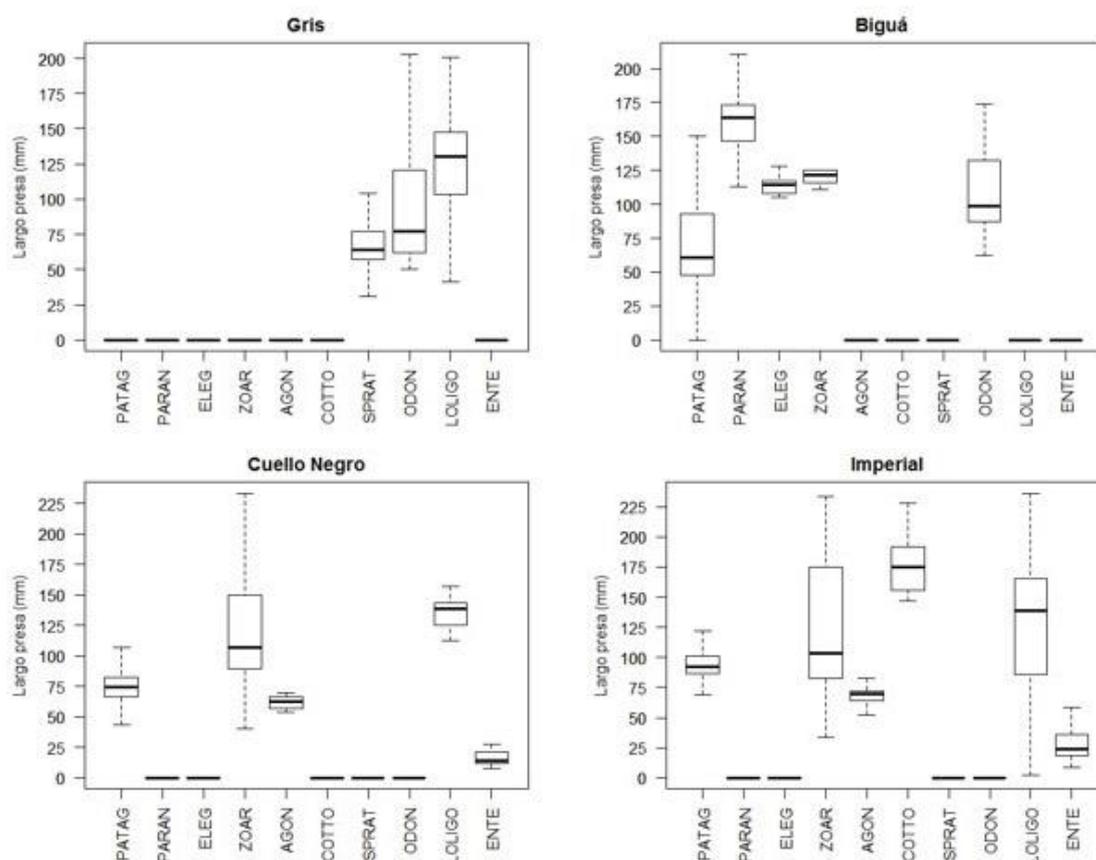


Figura 2.7. Largos estimados (mm) de las presas principales de las cuatro especies de cormoranes de la Ría Deseado (mediana, 1^{er} y 3^{er} cuartiles, valores máximos y mínimos). Las abreviaciones corresponden a las siguientes presas: PATAG: *Patagonotothen* spp., PARAN: *Paranotothenia magellanica*, ELEG: *Eleginops maclovinus* (róbalo), ZOAR: zoárcidos, AGON: *Agonopsis chilensis*, COTTO: *Cottoperca gobio*, SPRAT: *Sprattus fueguensis* (sardina fueguina), ODON: *Odontesthes* spp. (pejerrey), LOLIGO: *Loligo gahi* (calamarete), ENTE: *Enteroctopus megalocyathus* (pulpo colorado).

2.4 DISCUSIÓN

Las diferencias en la dieta de los cuatro cormoranes de la Ría Deseado podría estar indicando un cierto grado de segregación del recurso trófico. Comparando cada par de especies se observó que la segregación trófica entre algunos pares es más importante que entre otros, si bien todos los pares mostraron diferencias significativas. A continuación, se discute el perfil trófico de cada especie y su superposición con las demás especies.

2.4.1 Cormorán gris

Es la especie que presenta la dieta más diferente. Es también la especie que presenta el índice de diversidad más bajo, lo cual podría reflejar un nicho trófico más estrecho e indicar una dieta más especializada. Su dieta difiere de los otros cormoranes por estar integrada principalmente por especies demersales-pelágicas (calamarete, pejerrey) y pelágicas (sardina) durante el período reproductivo. Mientras que en el período no reproductivo el CG se alimenta principalmente de presas bentónicas (Millones et al. 2005). La sardina fueguina, su presa numéricamente más abundante, se considera como una presa de mayor calidad por su alto contenido energético en comparación con cualquier otra presa del ecosistema de la plataforma patagónica (Ciancio et al. 2007). Las sardinas se congregan y desovan entre el sur de Santa Cruz y Tierra del Fuego, y cuando las larvas se desarrollan, derivan hacia el norte (Sánchez et al. 1995; Ciancio et al. 2015). Por lo tanto, los cardúmenes de sardinas se encuentran normalmente con mayor abundancia en nuestra área de estudio entre fines de primavera y fines de verano, período que se corresponde con la etapa de crianza de pichones del CG. La abundancia de esta presa en la dieta del CG durante esta época podría estar relacionada con su disponibilidad y abundancia en el área de alimentación. El calamarete en cambio sería más abundante a principios de temporada (octubre - diciembre) cuando los adultos se acercan a las costas para desovar (Patterson 1988). Por lo dicho, la sardina parece ser su presa preferida, y cuando su disponibilidad se ve reducida, el CG se alimentaría de un espectro de presas más amplio y de menor contenido energético tales como el calamarete y el pejerrey, como se observó durante el 2012. No conocemos ningún estudio publicado sobre la

dieta del CG en la costa del Pacífico donde se encuentra gran parte de su población mundial. Teniendo en cuenta que la sardina es un componente importante de la dieta para esta especie en la costa atlántica durante la temporada reproductiva, y que numerosas especies de aves marinas de la Corriente de Humboldt se alimentan de pequeños peces pelágicos (Duffy 1983), podemos esperar que el CG se alimente también de pequeños peces pelágicos a lo largo de la costa del Pacífico.

2.4.2 Cormorán cuello negro

Esta es la especie que comparte mayor proporción de presas con las otras especies de cormoranes. Es también la especie que presenta el índice de diversidad más alto, lo cual se correspondería con un comportamiento más generalista y el uso de un nicho trófico más amplio. El 70 % de la biomasa consumida pertenece a presas de bajo contenido energético: nototénidos y zoárcidos (Ciancio et al. 2007; Fernández et al. 2009). La mayoría de los estudios previos sobre la dieta de CCN (Punta et al. 1993, 2003a; Bulgarella et al. 2008; Sapoznikow et al. 2009) mostraron que los peces bentónicos, y en particular los *Patagonotothen* spp., fueron las presas más frecuentes y/o abundantes, lo cual coincide con nuestros resultados en la Ría Deseado. Los *Patagonotothen* spp. están asociados a fondos rocosos y a la parte más baja (los grampones) de los bosques de cachiyuyo, *Macrocystis pyrifera* (Vanella et al. 2007). Los zoárcidos, otro grupo de peces bentónicos, que en nuestro estudio fueron el segundo grupo presa más importante (%P), estuvieron escasamente representados en los estudios de dieta de CCN publicados (Bulgarella et al. 2008). En otros estudios los peces pelágicos formaban parte de la dieta del CCN, si bien en proporciones mucho menores que los peces bentónicos (Punta et al. 2003a). En nuestro caso, en la dieta del CCN la única presa pelágica que se encontró, y en proporciones (P%) bajas, fue el calamarete. Ninguno de los peces pelágicos que suelen frecuentar la Ría Deseado (sardinias y pejerrey) fue hallado como presa de esta especie de cormorán.

Los poliquetos fueron el grupo más frecuente (%FO) y numéricamente abundante (%N), que a pesar de ser de pequeño tamaño contribuyeron con un porcentaje de biomasa no despreciable (%P: 6,2). Si bien algunos autores

consideran a los poliquetos como presas secundarias (Casaux et al. 1995), Sapoznikow et al. (2009) los consideraron como presas primarias en la dieta del CCN por su alta frecuencia y abundancia (algunos pellets solo contenían restos de poliquetos), al igual que en nuestro estudio. Por su densidad energética comparable o superior a la de los peces bentónicos, los poliquetos podrían ser consideradas presas importantes a nivel energético (Ciancio et al. 2007; Sapoznikow et al. 2009).

No se encontraron diferencias en las presas consumidas por el CCN entre las distintas etapas del ciclo reproductivo ni entre los diferentes años de muestreo, coincidiendo de esta manera también con lo observado por Sapoznikow et al. (2009). La dieta del CCN presentó sus mayores porcentajes de similitud de presas consumidas con las dietas del B y del CI. Sin embargo, la dieta del CCN se diferencia de ellos por presentar mayores proporciones (%P) de *Patagonotothen* spp. y zoárcidos.

El valor de solapamiento obtenido para el CCN y el CI (0,61) fue similar a los valores encontrados en condiciones similares de simpatria en colonias de Bahía Bustamante, Chubut (0,67 y 0,69 respectivamente), donde los CI consumieron proporciones significativamente más grandes de peces pelágicos o demersales que los CCN, mientras los CCN consumieron peces bentónicos en mayores proporciones que los CI (Punta et al. 2003a). En el presente trabajo, el CCN presentó la dieta más diversa y con mayor proporción de presas bentónicas. Es posible que la turbidez del agua en el fondo de la ría haga que la detectabilidad de las presas “preferidas” sea más baja lo cual puede estar influyendo en la incorporación alternativa de otras presas (ver importancia de la visión y técnicas de forrajeo de cormoranes en White et al. (2007)). Sapoznikow et al. (2009) sugieren que las presas del CCN son relativamente predecibles, estables y de baja movilidad, aunque no son muy abundantes y tienen un contenido energético bajo, implicando un esfuerzo de forrajeo importante.

2.4.3 Biguá

Es el único de los cuatro cormoranes que presentó una dieta compuesta por solo un taxón: los peces teleósteos. La mayor similitud en su dieta fue con el CCN, con el cual comparten los *Patagonotothen* spp. y los zoárcidos. La

presa más abundante en biomasa (%P) fue *Paranotothenia magellanica*; un pez de hábitos demersales-pelágicos, asociado a las frondas superficiales de los cachiyuyos, *Macrocystis pyrifera* (Moreno y Jara 1984; Vanella et al. 2007), que estuvo ausente en la dieta de los otros cormoranes. Los ejemplares de *P. magellanica* consumidos por el B eran de tamaño y peso mucho más importantes que los ejemplares de *Patagonotothen* spp. Otra presa abundante del B fue el róbalo, un pez de hábitos bentónicos relativamente móvil, que en la Ría Deseado suele ocupar fondos submareales areno-fangosos en marea baja e intermareales rocosos en marea alta (Martin y Bastida 2008).

En base a estos resultados de dieta, se podría decir que, a pesar de ser exclusivamente piscívoro, el B presenta una dieta generalista dentro de ese taxón. En la Ría Deseado, se alimenta de peces móviles de un espectro ecológico bastante variable, tanto bentónicos como pelágicos, donde estaría haciendo uso de toda la columna de agua, con preferencia en los alrededores de los bosques de cachiyuyo. Esta descripción coincide con el comportamiento de forrajeo observado en Caleta Malaspina (Chubut) donde las duraciones y profundidades de buceo fueron variables (Quintana et al. 2004).

2.4.4 Cormorán imperial

Debido a que los pellets de CI fueron recolectados en un apostadero no-reproductivo en la boca de la Ría Deseado durante la temporada primavera-verano, nuestros resultados podrían estar reflejando la dieta de individuos que no estaban bajo la restricción de volver a las colonias para alimentar a los pichones. Por lo tanto, la dieta descrita en este trabajo podría diferir de la correspondiente a individuos reproductores quienes podrían requerir presas de mayor contenido energético para la alimentación de los pichones. Por esta razón, la comparación de los resultados del CI con las otras tres especies de cormoranes estudiadas debe hacerse con precaución y teniendo en cuenta la diferencia de estado reproductivo.

La diversidad de presas del CI fue bastante alta, pero menor a la del CCN. La gran cantidad de presas que aportaron a la biomasa (%P) refleja una alimentación generalista, aunque también podría reflejar alta variabilidad individual (Harris et al. 2014). Al igual que para el CCN, los poliquetos (en este caso principalmente de la familia Polynoidae) fueron las presas más

abundantes numéricamente, y aportaron un 7 % al porcentaje total de biomasa, por lo cual fueron considerados como presas primarias. A diferencia del CCN, el CI incorporó a su dieta un gran porcentaje (%P: 35) de presas pelágicas, principalmente calamarete y *Salilota australis*. Sorprendentemente los pequeños peces pelágicos (como las sardinias) estuvieron ausentes en la dieta del CI de Península Foca (individuos no reproductores), a pesar de figurar como presas frecuentes en otros estudios de dieta, realizados en adultos reproductores en Santa Cruz (Ferrari et al. 2004) y Chubut (Punta et al. 2003a; Yorio et al. 2017; Ibarra et al. 2018) y de estar presentes en el área (ya que forman parte de la dieta del CG). La ausencia de pequeños peces pelágicos en su dieta sorprende aún más, ya que con frecuencia se observa a los CI alimentándose en bandadas mono o multiespecíficas en el mar y la boca de la Ría Deseado, sugiriendo que algunos CI se estarían alimentando de pequeños peces pelágicos (Nasca et al. 2004; este estudio).

El CI incorporó a su dieta algunos peces que no estuvieron presentes (o a lo sumo lo estuvieron en proporciones bajas) en la dieta de los otros tres cormoranes, como son las especies *Cottoperca gobio*, *Agonopsis chiloensis*, y *Salilota australis*. El CI consumió presas de tamaño significativamente mayor que las presas de las otras tres especies de cormoranes. El CI presenta también la mayor capacidad de buceo y la de hábitos más pelágicos alejándose hasta más de 50 km de la colonia para la alimentación durante la etapa temprana de crianza de pichones (Wilson y Quintana 2004; Quintana et al. 2007, 2011; Harris et al. 2012). A diferencia de las otras especies utiliza un rango de profundidades más amplio en toda la columna de agua (Punta et al. 2003a). Retana y Quintana (2009) encontraron que el CI presenta mayor capacidad de buceo que el CCN y el CG.

2.4.5 Conclusiones generales

La teoría del nicho ecológico predice que las especies similares que viven en simpatria deberían segregar sus nichos a lo largo de uno o varios de sus ejes de manera de reducir la competencia por recursos limitados (Hutchinson 1957). Las diferencias que se encontraron entre las dietas de las cuatro especies de cormoranes de la Ría Deseado, y entre cada par de

especies, podría estar indicando un cierto grado de segregación del recurso trófico, al menos entre algunas de las especies de cormoranes estudiadas.

Sin embargo, el CCN y el B, así como el CCN y el CI, fueron los pares de especies que presentaron mayores porcentajes de similitud (> 60 %) entre sus dietas por lo cual, considerando solamente el eje de la composición dietaria, no estarían segregando totalmente sus nichos. El solapamiento parcial podría deberse a la abundancia de ciertos recursos. De todos modos, resulta fundamental estudiar la segregación en otros ejes del nicho (ver capítulos 3, 4 y 5).

Sí bien no se evaluó la disponibilidad y abundancias de presas, las diferencias en los resultados de dieta podrían denotar diferentes estrategias de alimentación. El CCN se alimentaría a lo largo de todo el año de presas que son poco móviles que corresponden a un recurso muy predecible, aunque de bajo contenido energético (Sapoznikow et al. 2009). El CG por otro lado se alimentaría preferentemente de presas de muy alto contenido energético (como la sardina), que es abundante, pero que no está disponible todo el año y puede presentar variaciones interanuales en su abundancia.

Por último, parece haber una relación entre el tamaño del predador y el de las presas. Estos resultados coinciden con Fonteneau et al. (2009) quienes sugieren que las diferencias morfológicas entre diferentes grupos de cormoranes (especie, subespecie, sexo) son un determinante importante de las diferencias dietarias. El CI es el más grande (mayor peso y largo de pico) de los cuatro cormoranes (anexos 3 y 4) y el tamaño de sus presas fue significativamente mayor que el de los otros tres cormoranes.

CAPÍTULO 3

DESCRIPCIÓN DEL PATRÓN TRÓFICO Y DE LA DIETA MEDIANTE EL ANÁLISIS DE ISÓTOPOS ESTABLES

3.1 INTRODUCCIÓN

3.1.1 *El análisis de isótopos estables de Carbono y Nitrógeno*

El análisis de isótopos estables (AIE) es una herramienta que ha sido ampliamente utilizada en ecología desde fines de los años 80 (Peterson and Fry 1987). Los isótopos estables de Carbono y Nitrógeno, en particular, son los que se han empleado principalmente en ecología trófica, ya que permiten inferir información sobre la dieta, el uso del hábitat, las relaciones tróficas inter e intra-específicas y la estructura de las redes tróficas (ver revisiones en: Inger y Bearhop 2008; Boecklen et al. 2011). El método se basa en el hecho que las relaciones de isótopos estables de Carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) y Nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) en los tejidos pasan desde una presa a su consumidor de una manera predecible (Minagawa et al. 1984; Hobson et al. 1994; Post 2002; Inger y Bearhop 2008). En ambientes marinos, los valores isotópicos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) reflejan el tipo de hábitat utilizado por los consumidores y sus presas: costero vs. marino, o bentónico vs. pelágico (Hobson et al. 1994). Los valores isotópicos de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) reflejan el nivel trófico del consumidor ya que existe un enriquecimiento del isótopo más pesado (^{15}N) respecto al más liviano (^{14}N) entre niveles tróficos (Minagawa and Wada 1984; Post 2002).

3.1.2 *Modelos de mezcla de isótopos estables*

Bajo condiciones apropiadas, los análisis de isótopos estables de un consumidor, y de sus principales presas, permiten cuantificar la importancia relativa de las principales presas consumidas, a través del uso de modelos de mezcla (Phillips and Gregg 2003; Parnell et al. 2010). Una de las ventajas del AIE es que provee información integrada de la dieta asimilada en el tiempo (variable según el tejido usado) y no puntual como el análisis de pellets o

regurgitados (Barrett et al. 2007; Bond and Jones 2009). Sin embargo, para poder usar los modelos de mezcla se requiere de un cierto conocimiento dietario previo acerca de las presas potenciales de un consumidor. Es por ello que el AIE es una herramienta interesante sobre todo cuando se utiliza en forma complementaria al análisis de dieta convencional (Layman et al. 2012).

3.1.3 Los nichos isotópicos

El conjunto de valores isotópicos $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de un consumidor, graficado en un espacio bivariado, se puede definir como su *nicho isotópico* (Bearhop et al. 2004; Newsome et al. 2007; Martinez del Rio et al. 2009). Los ejes $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ proporcionan información sobre aspectos bióticos y abióticos del nicho (Newsome et al. 2007) como otras variables ambientales que fueron tradicionalmente utilizadas para definir algunas de las n-dimensiones del hipervolumen del nicho (Hutchinson 1978). A partir del nicho isotópico de una población se pueden calcular diferentes métricas como su área, su amplitud, su posición, que a su vez permiten comparar el solapamiento y la segregación entre especies de una misma comunidad (Layman et al. 2007; Turner et al. 2010; Jackson et al. 2011). Estas diferentes medidas reflejan diferentes aspectos del nicho isotópico: 1) las posiciones de los nichos isotópicos reflejan el tipo de recursos consumidos, 2) las amplitudes de nichos isotópicos reflejan la variedad de los recursos y 3) el solapamiento de nichos entre especies refleja la similitud en el uso de los recursos (Newsome et al. 2007; Layman et al. 2007; Hammerschlag-Peyer et al. 2011).

3.1.4 Antecedentes de AIE en cormoranes en la Patagonia

El uso del análisis de isótopos estables de Carbono y Nitrógeno en tejidos de aves marinas es un método utilizado con frecuencia en ecología trófica (ver por ejemplo Hobson et al. 1994; Sydeman et al. 1997; Bocher et al. 2000; Kelly 2000; Barrett et al. 2007; Cherel et al. 2007; Bond y Jones 2009; Jaeger et al. 2010; Polito et al. 2015; Quillfeldt et al. 2015). En el mar patagónico se han realizado varios estudios de ecología trófica de aves marinas incluyendo AIE, tanto a nivel de comunidades enteras (Forero et al. 2004; Ciancio et al. 2008), como a nivel de especies o gremios, por ejemplo con pingüinos, petreles y gaviotines (Forero et al. 2002; Raya Rey et al. 2012;

Silva et al. 2014; Ciancio et al. 2015, 2016, 2018; Gatto y Yorio 2016; Rosciano et al. 2016, Barrionuevo et al. 2018). Hasta la fecha, se conocen muy pocos trabajos publicados de ecología trófica con AIE en cormoranes realizados a lo largo de la costa patagónica: Harris et al. (2016a y 2016b) en el CI en el canal de Beagle, y Morgenthaler et al. (2016) en el CG en la Ría Deseado (ver cap. 7, trabajo de respaldo de la tesis). No se ha publicado ningún trabajo de ecología trófica con AIE de cormoranes en la Patagonia teniendo en cuenta a varias especies en simpatría.

Objetivos

El objetivo del presente capítulo es describir la dieta de las especies de estudio, y varios de los aspectos tróficos relacionados con el uso de los recursos mediante el análisis de isótopos estables, como también determinar si existen diferencias o solapamiento entre las mismas.

Objetivo particular 1:

Analizar y comparar la proporción de las principales presas en la composición de la dieta de las cuatro especies de estudio.

Objetivo particular 2:

Analizar y comparar las posiciones, las amplitudes y el solapamiento de los nichos isotópicos de las cuatro especies.

3.2 MÉTODOS

3.2.1 Muestreo

Para el Análisis de Isótopos Estables (AIE) de los cormoranes se trabajó con muestras de sangre. Esta técnica ampliamente utilizada para aves marinas, si bien requiere de su captura y una breve manipulación para la extracción de sangre, no es destructiva y proporciona información entre una y cinco semanas previas al momento de muestreo (Cherel y Hobson 2005). La recolección de muestras tuvo lugar durante tres temporadas reproductivas consecutivas para el CG, CCN y B (2011 a 2013), y dos temporadas para el CI (2012 y 2013). El año reportado corresponde siempre al año del comienzo de la

temporada reproductiva (ej. 2011 = temporada reproductiva 2011-12). Para el CG y CCN se trabajó en la Isla Elena, para el B en la Isla de los Pájaros y para el CI en la Isla Chata (Fig. 1.11 y 1.12). Para todas las especies se recolectaron muestras de sangre tanto de adultos como de pichones, salvo para el B, que solo se recolectó de pichones. Los adultos de B tienen un comportamiento extremadamente evasivo, por lo cual la aproximación de los investigadores producía el inmediato abandono de los nidos. Por este motivo, y para evitar la depredación de huevos o pichones chicos por parte de las gaviotas cocineras nidificando en la misma colonia, no se realizaron capturas de adultos para este estudio.

El momento elegido para la toma de muestras de adultos de CG y CCN correspondió a la incubación tardía de los huevos (diciembre) donde los individuos adultos son menos propensos a escapar de sus nidos (Frere et al. 2002). Las capturas de los individuos adultos se realizaron desde un bote semirrígido, durante la marea alta; y con ayuda de una caña equipada con un lazo movible pudiéndose atrapar los individuos en sus nidos (Fig. 3.1). Cada manipulación (captura y extracción de sangre) duró menos de cinco minutos y al liberar los adultos, observamos que estos volaban directamente hacia el agua regresando a su nido poco tiempo después. La toma de muestra de sangre a los pichones de CG y CCN se realizó a principios de enero cuando tenían entre dos y cinco semanas de edad (Fig. 3.2 y 3.3). Los mismos, una vez capturados y realizada la extracción de sangre, fueron rápidamente devueltos a sus nidos (Fig. 3.4).

En el caso del B se capturaron pichones de entre dos y cinco semanas de edad, entre diciembre y marzo de cada temporada. Los adultos y pichones de CI se capturaron de nidos situados en el borde de la colonia a fines de diciembre.

Para todos los individuos capturados, tanto adultos como pichones, se extrajeron aproximadamente 0,5 ml de sangre de la vena braquial. La misma se conservó en etanol al 70 % hasta su procesamiento en el laboratorio (ver Hobson et al. 1997). Se recolectaron en total 181 muestras de sangre durante las tres temporadas de estudio ($N_{CCN} = 55$, $N_{CG} = 52$, $N_B = 44$, $N_{CI} = 30$).

Teniendo en cuenta descripciones previas de la dieta de las cuatro especies de cormoranes en la Ría Deseado (Millones et al. 2005; Millones,

Gandini y Frere, datos no publicados) y los resultados obtenidos en el capítulo 2 del presente trabajo, durante el 2011 al 2013 se recolectaron ejemplares de las principales presas: sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*), pejerrey (*Odontesthes nigricans*); tres especies de peces nototénidos: *Patagonotothen cornucola*, *Paranotothenia magellanica* y róbalo (*Eleginops maclovinus*); tres especies de peces zoárcidos: *Dadyanos insignis*, *Phucocoetes latitans*, *lluocoetes elongatus*, y dos especies de cefalópodos: calamarete patagónico (*Loligo gahi*) y pulpo colorado (*Enteroctopus megalocyathus*). Los ejemplares se obtuvieron por diferentes métodos: capturados bajo rocas en el intermareal, capturados por pescadores locales, separados de regurgitados frescos encontrados en las bolsas recolectoras o alrededor de los nidos de cormoranes. No se pudieron obtener ejemplares de algunas de las presas integrantes de la dieta del CI como es el caso de *Cottoperca gobio* y *Agonopsis chiloensis*. La identificación de los ejemplares recolectados se realizó utilizando los catálogos disponibles y guías de identificación de especies (Menni et al. 1984; Anderson 1994; Bovcon et al. 2007). Durante las tres temporadas se recolectó un total de 74 ejemplares. Los mismos fueron guardados en freezers hasta su procesamiento.



Figura 3.1. Captura de cormorán cuello negro desde un bote semirrígido en condiciones de marea alta. Nótese la utilización de una caña extensible con un lazo en el extremo que se acerca al nido. Foto: Ana Millones.



Figura 3.2. Extracción de sangre de la vena braquial en un cormorán cuello negro adulto. Isla Elena, Ría Deseado. Foto: Edgardo Balverdi.



Figura 3.3. Pichón de cormorán gris de aproximadamente 20 días de edad después de la extracción de sangre y antes de su devolución al nido. Isla Elena, Ría Deseado.



Figura 3.4. Captura y posterior devolución de un pichón de cormorán gris a su nido con una caña equipada de un lazo movable desde el bote semirrígido. Foto: Ana Millones

3.2.2 Procesamiento de las muestras y análisis de isótopos estables

Las muestras de sangre se secaron a 60°C durante más de 24 h. y las muestras de músculo de peces y de manto de cefalópodos durante más de 48 h. Luego se molieron hasta obtener un polvo fino y homogeneizado. Para el caso de algunas especies de peces que tienen un alto contenido de lípidos, que se traduce generalmente por una relación de C:N > 4, los valores de $\delta^{13}\text{C}$ podrían verse afectados, por lo cual se recomienda la extracción de lípidos previo a los AIE o en su defecto realizar la corrección matemática de los valores $\delta^{13}\text{C}$ posteriormente (Post 2007; Bond y Jones 2009). Para el caso de las sardinas, que son consideradas como peces de alto contenido lipídico, se analizó un subconjunto de muestras de músculos sin extracción de lípidos (A) y con extracción de lípidos (B), para poder desarrollar un modelo matemático y poder aplicarlo como corrección al resto de las muestras (Logan et al. 2008; Bond y Jones 2009). Los lípidos se extrajeron usando cloroformo-metanol (2:1)

(Logan et al. 2008). El modelo de ajuste lineal obtenido y posteriormente aplicado a los datos de sardinas fue:

$$\delta^{13}\text{C}_B = -4,45 + 1,41 * \text{C:N}_A + \delta^{13}\text{C}_A \quad (n = 8; r^2 = 0,83).$$

Los análisis de isótopos estables de Carbono y Nitrógeno se realizaron en el “Center for Stable Isotopes” de la Universidad de New México, Estados Unidos. Cápsulas de estaño conteniendo alícuotas de aproximadamente 0,5 mg de cada muestra fueron procesadas por medio de combustión (con Analizador Elemental Costech ECS4010) para la obtención de los valores isotópicos de Carbono y Nitrógeno a través de un espectrómetro de masa (Thermo Scientific Delta V Advantage) con interfaz de flujo continuo (CONFLO IV). Los isótopos estables se expresan en notación δ en unidades por mil (‰), de acuerdo con la siguiente ecuación:

$$\delta X = \left(\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{estándar}}} - 1 \right) * 1000$$

donde X es ^{13}C o ^{15}N , y R es la relación correspondiente $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$. El valor de *R estándar* está basado en belemnita del Vienna PeeDee (VPDB) para ^{13}C y en nitrógeno atmosférico N_2 para ^{15}N . La precisión analítica media, basada en análisis de rutina de la proteína de un estándar del laboratorio fue < 0,1 ‰ (1s).

El estándar del laboratorio fue calibrado con IAEA-N-1, IAEAN- 2, USGS 42 y USGS 43 para el nitrógeno, y NBS 21, NBS 22 y USGS 24, USGS 42 y USGS 43 para el carbono.

Se compararon los valores isotópicos de cada especie de cormorán entre años y entre adultos y pichones (cuando correspondía). Para ello se examinaron las posiciones de los centroides utilizando modelos lineales anidados y procedimientos de permutación residual (Turner et al. 2010). Los valores isotópicos de dos grupos se consideraron diferentes si la distancia euclidiana (ED) entre las posiciones de sus centroides era significativamente mayor a cero.

Al inspeccionar los valores C:N de las presas, se observó que el grupo de los zoarcidos, presentó varios valores C:N > 4. Se utilizó el modelo

publicado por Logan et al. (2008) para corregir el posible error por lípidos en zoárcidos:

$$\delta^{13}\text{C}_B = 0,967 \times \delta^{13}\text{C}_A + 0,861 \quad (r^2 = 0,94)$$

Los valores isotópicos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las sardinas y de los zoárcidos utilizados en todos los análisis posteriores se refieren, para el carbono, a los valores modificados (mediante extracción química de lípidos o corrección matemática) y para el nitrógeno a los valores originales. Las muestras de los cormoranes y de las otras presas no se corrigieron debido a su bajo contenido de lípidos, verificado por sus valores de relación C:N < 4 (Bond and Jones 2009).

Los pichones chicos pueden integrar en su sangre nutrientes de la dieta que obtuvieron durante su crecimiento en el huevo (yema), lo cual podría afectar sus valores isotópicos y, por lo tanto, conducir a una mala interpretación de la dieta. Se ha demostrado en el alca unicórnea, *Cerorhinca monocerata*, que la yema tiene una rotación de 7 a 28 días después de la eclosión (Sears et al. 2009). En nuestros conjuntos de datos, el efecto de la yema en los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de los pichones parece ser insignificante, ya que no se encontraron diferencias entre pichones < 20 días y pichones > 20 días dentro del conjunto de datos de cada especie y año.

3.2.3 Modelos de mezcla bayesianos de isótopos estables

La contribución relativa de las presas potenciales a la dieta de los diferentes cormoranes se evaluó mediante modelos de mezcla bayesianos de isótopos estables con el paquete “Stable Isotope Analysis in R” - SIAR 4.2 (Parnell et al. 2008, 2010; Parnell y Jackson 2013) implementado en el software R (R Core Team 2017). Los modelos SIAR producen simulaciones de valores plausibles de proporciones dietarias de presas acordes a sus valores isotópicos (Parnell et al. 2010).

El factor de discriminación trófica es un parámetro clave para los modelos de mezcla de isótopos estables (Bond y Diamond 2011). No se conocen los factores de discriminación trófica en sangre de ninguna de las cuatro especies de cormoranes de este estudio, solo se conoce un valor determinado experimentalmente para una especie de cormorán, el cormorán

orejudo, *Phalacrocorax auritus*, que fue alimentado con bagre *Ictalurus punctatus*, un pez de granja de agua dulce (Craig et al. 2015). Como este factor se calculó con una presa muy diferente a las consumidas por las aves marinas, se decidió usar un factor de discriminación trófica de otra ave marina, aunque taxonómicamente diferente, el pingüino de Magallanes, *Spheniscus magellanicus*, que fue alimentado con una presa del mar argentino, la anchoíta, *Engraulis anchoíta*, ecológicamente más comparable a las presas de nuestros cormoranes (Ciancio et al. 2016). Los valores de factor de discriminación Δ utilizados fueron: + 2,31 ‰ para $\Delta^{15}\text{N}$ y + 0,41 ‰ para $\Delta^{13}\text{C}$ (Ciancio et al. 2016); se incluyó una desviación estándar de ± 1 ‰ para tener en cuenta la incertidumbre debida a las posibles diferencias en los factores de discriminación entre los pingüinos y los cormoranes (Votier et al. 2010).

Se realizaron tres variantes de modelos SIAR. El modelo 1 correspondiendo a un modelo simple de dos recursos: pelágico vs. bentónico. Los otros dos modelos (modelos 2 y 3) tuvieron en cuenta múltiples recursos (4-5 presas según la especie de cormorán), el modelo 2 corresponde a un modelo inicial, sin información previa, y el modelo 3 a un modelo informado, que incluye información dietaria previa (ver detalle abajo). Todos los modelos se ejecutaron con 500.000 iteraciones, 50.000 descartes iniciales y sin datos de dependencia de la concentración. Para todos los modelos se corroboró previamente que los datos del consumidor se ubicaran dentro del polígono de mezcla isotópica del 95 % de sus potenciales presas aplicando el método de simulación de Smith et al. (2013).

Modelos de dos recursos (modelo 1): pelágico vs. bentónico

Para los modelos de dos recursos se usaron combinaciones de valores isotópicos de diferentes presas pelágicas (sardinias y calamarete) y combinaciones de diferentes presas bentónicas (*Patagonotothen cornucola* y zoárcidos), considerando las tres temporadas juntas. Los valores isotópicos (con desvíos estándares) de los dos recursos usados en el modelo 1 se presentan a continuación:

Recurso:	n	$\delta^{13}\text{C}$ (d.e.)	$\delta^{15}\text{N}$ (d.e.)
Pelágico	22	-17,2 (1,5)	14,2 (1,4)
Bentónico	21	-14,9 (1,2)	17,6 (0,7)

Se corrió un modelo para cada año y cada especie de cormorán (sin discriminar adultos y pichones). Se calcularon los promedios de las proporciones medias anuales de cada recurso, obtenidos por los modelos, para cada especie de cormorán.

Modelos de recursos múltiples (modelos 2 y 3)

La elección de las presas principales utilizadas en los modelos de mezcla de recursos múltiples para cada especie de cormorán se basó en los resultados de las proporciones dietarias de peso (%P) obtenidas por dieta convencional (cap. 2) y en la disponibilidad de los valores isotópicos para estas presas. Debido a las diferencias interanuales de los valores isotópicos de cormoranes y de sus presas, se ejecutaron modelos diferentes para cada año, y dentro de cada año para adultos y pichones por separado. Se utilizaron los valores isotópicos de las presas correspondientes al año analizado o combinando diferentes años (ver Tabla 3.2).

En el modelo 2 (modelo inicial), SIAR asume que no existe información dietaria previa conocida para guiar las proporciones dietarias. El modelo 3 (modelo informado) corresponde al mismo modelo que el 2, pero incluyó información dietaria externa previa a través de la función “siarelicit” (Parnell y Jackson 2013). Se usaron las estimaciones de proporciones de peso obtenidas por dieta convencional (cap. 2) que en algunos casos se tuvieron que modificar levemente para guiar el modelo hacia proporciones más acordes a las proporciones obtenidas en el modelo 2 y reducir los intervalos de credibilidad. Para cada especie se incluyeron estimaciones de proporciones para todas las presas (total = 1) y un desvío estándar de 0.1 para la presa más abundante. Las proporciones estimadas ingresadas en los modelos 3 fueron:

- CG adultos: calamarete: 0,65 (\pm 0,1); sardinas: 0,2; pejerrey: 0,1;
Patagonotothen cornucola: 0,05

- CG pichones: sardinas: 0,55 (\pm 0,1); calamarete: 0,3; pejerrey: 0,1; *Patagonotothen cornucola*: 0,05
- CCN adultos y pichones: *Patagonotothen cornucola*: 0,5 (\pm 0,1); zoárcidos: 0,25; pulpo: 0,15; calamarete: 0,1
- B pichones: *Paranothenia magellanica*: 0,4 (\pm 0,1); *Patagonotothen cornucola*: 0,15; róbalo: 0,2; pejerrey: 0,2; zoárcidos: 0,05
- CI adultos y pichones: calamarete: 0,4 (\pm 0,1); *Patagonotothen cornucola*: 0,25; zoárcidos: 0,2; pulpo: 0,15

A partir de las proporciones dietarias medias obtenidas con los modelos informados de pichones de cada especie y cada año, se calcularon los índices de Shannon-Wiener, como estimación de amplitud de nicho (Bolnick et al. 2002; Newsome et al. 2007).

3.2.4 Análisis de los nichos isotópicos de pichones de cormoranes

Para las cuatro especies de cormoranes, se realizaron análisis de nichos isotópicos para comparar tres aspectos tróficos: 1) las posiciones de los nichos isotópicos (tipos de recursos consumidos), 2) sus amplitudes (variedad de los recursos) y 3) el solapamiento entre especies (similitud en el uso de los recursos) (ver Newsome et al. 2007; Hammerschlag-Peyer et al. 2011). Estos análisis se realizaron sólo con los valores de pichones ya que correspondían al conjunto de datos más completo (incluyendo valores para las cuatro especies y N grandes, ver tabla 3.1) y también porque el período de cría de pichones corresponde a un período clave para estudiar la segregación trófica, cuando las necesidades en alimento están en su punto más alto. Se detalla a continuación los métodos usados para cada aspecto, que se realizaron para cada año por separado.

1) Las posiciones de nicho isotópico se examinaron utilizando modelos lineales anidados y procedimientos de permutación residual (Turner et al. 2010). Dentro de cada año, se compararon las ubicaciones de nicho isotópico entre pares de especies, y se consideraron diferentes si la distancia euclidiana (DE) entre las ubicaciones del centroide era significativamente mayor que cero (Turner et al. 2010). Si las diferencias entre las posiciones de los nichos eran significativas utilizando este análisis multivariado se realizaron pruebas no-

paramétricas de Wilcoxon para detectar que eje del nicho isotópico ($\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$) contribuía a las diferencias observadas (Hammerschlag-Peyer et al. 2011).

2) La amplitud de nicho se estimó para cada sitio de reproducción utilizando un análisis de elipses bayesianas, con el paquete SIBER (Jackson et al. 2011) implementado en el software R (R Core Team 2017). El análisis genera elipses basadas en los valores isotópicos bivariados, que serían equivalentes al desvío estándar de datos univariados. Se calcularon las *áreas estándares de las elipses corregidas por muestra pequeña* (AEEc), correspondiendo a las áreas núcleo del nicho isotópico (Jackson et al. 2011). Se calculó también la distancia media al centroide de cada especie (DMC ‰), como índice de amplitud de nicho, y las diferencias (Δ DMC) entre cada par de especies comparando sus índices DMC (Turner et al. 2010).

3) Finalmente, se calculó el porcentaje de solapamiento de los nichos isotópicos (AEEc) entre especies, para cada año por separado (Jackson et al. 2011).

3.3 RESULTADOS

3.3.1 Valores de isótopos estables

Cormorán gris

Los valores de isótopos estables de CG variaron entre -17,9 y -14,5‰ para $\delta^{13}\text{C}$, y entre +14,7 y +17,0 ‰ para $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 3.1). La posición de los centroides de CG (adultos y pichones juntos) difirió significativamente entre todos los pares de años (DE = 1 a 1,8 ‰, todos los $p < 0,001$, Fig. 3.5). Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ fueron los que más variación entre años presentaron, siendo más bajos en 2011, más altos en 2012 e intermedios en 2013 (Fig. 3.5). La posición de los centroides difirió significativamente entre adultos y pichones en cada año (Tabla 3.1). Los adultos presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ más altos que los pichones en 2011 y 2012 (diferencia muy marcada en 2012), y más bajos en 2013 (Tabla 3.1, Fig. 3.5).

Cormorán cuello negro

Los valores de isótopos estables de CCN variaron entre -17,1 y -13,7 ‰ para $\delta^{13}\text{C}$, y entre +17,8 y +19,6 ‰ para $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 3.1). Si bien la posición de los centroides de CCN (adultos y pichones juntos) difirió poco entre todos los pares de años (DE = 0,3-0,5 ‰), fue significativamente diferente entre 2011 y 2012 (DE = 0,5 ‰, $p = 0,05$). La posición de los centroides difirió significativamente entre adultos y pichones en 2011 y 2012 (Tabla 3.1). Los adultos presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ más altos que los pichones en 2011 y 2012 (Tabla 3.1, Fig. 3.5).

Biguá

Los valores de isótopos estables de B (solo pichones) variaron entre -18,1 y -13,5 ‰ para $\delta^{13}\text{C}$, y entre +17,3 y +19,0 ‰ para $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 3.1). Dentro de la misma temporada, al no encontrar diferencias significativas en la posición de los centroides de pichones tempranos (diciembre y enero) y de pichones tardíos (febrero y marzo), se agruparon los valores por temporada (ED₂₀₁₂ = 0,6 ‰, $p = 0,1$). La posición de los centroides difirió significativamente entre 2011 y 2013 (ED = 1,2 ‰, $p < 0,001$) y entre 2012 y 2013 (DE = 1,0 ‰, $p < 0,001$), pero no mostró diferencia significativa entre 2011 y 2012 (DE = 0,5 ‰, $p = 0,09$). En 2013 los valores de $\delta^{13}\text{C}$ fueron más altos que los otros dos años (Tabla 3.1, Fig. 3.5).

Cormorán imperial

Los valores de isótopos estables de CI variaron entre -16,7 y -14,8 ‰ para $\delta^{13}\text{C}$, y entre +16,6 y +18,0 ‰ para $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 3.1). La posición de los centroides de CI (adultos y pichones juntos) difirió significativamente entre los dos años de muestreo (DE = 1,0 ‰, $p < 0,001$). La posición de los centroides difirió significativamente entre adultos y pichones en 2012 pero no en 2013 (Tabla 3.1).

Presas

Los valores de isótopos estables de las principales presas (músculo de peces y manto de cefalópodos) se presentan en la tabla 3.2 y la figura 3.5. Las cuatro presas de las cuales se obtuvieron muestras en los tres años de estudio

(sardina, pejerrey, róbalo y *Patagonotothen cornucola*) mostraron en 2011 valores de $\delta^{13}\text{C}$ más bajos que los otros años (Tabla 3.2, Fig. 3.5). Sin embargo, cabe aclarar que el número de muestras de cada presa por año fue bajo ($n = 2 - 5$). De manera general, las presas que presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ más bajos, consistentes con señales más pelágicas y de menor nivel trófico, fueron el calamarete y la sardina (Tabla 3.2, Fig. 3.5). Al contrario, las presas que presentaron valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ más altos, consistentes con señales más bentónicas y de mayor nivel trófico, fueron los peces zoárcidos, *P. cornucola* y *Paranotothenia magellanica*. En el caso de la sardina, la posición de los centroides difirió significativamente entre todos los pares de años (DE: 1,6 a 2,6 ‰, todos $p < 0.005$) y se observó un patrón de variación interanual de la señal isotópica similar al patrón del CG (ver Fig. 3.5).

	ADULTOS			PICHONES			DE
	<i>n</i>	$\delta^{13}\text{C}$ (d,e.)	$\delta^{15}\text{N}$ (d,e.)	<i>n</i>	$\delta^{13}\text{C}$ (d,e.)	$\delta^{15}\text{N}$ (d,e.)	ad-pich
Cormorán gris							
2011	10	-17,1 (0,1)	16,2 (0,2)	10	-17,7 (0,1)	16,0 (0,2)	0,64 *
2012	6	-14,7 (0,1)	16,8 (0,2)	10	-16,3 (0,5)	16,6 (0,2)	1,62 *
2013	7	-17,1 (0,3)	15,0 (0,2)	9	-16,7 (0,2)	15,4 (0,2)	0,62 *
Cormorán cuello negro							
2011	8	-15,7 (0,5)	19,2 (0,3)	9	-16,2 (0,5)	18,8 (0,4)	0,63 *
2012	6	-15,1 (0,3)	18,7 (0,5)	10	-16,2 (0,6)	18,4 (0,4)	1,12 *
2013	10	-15,6 (1,1)	19,0 (0,3)	10	-15,6 (0,4)	18,5 (0,2)	0,48
Biguá							
2011		-	-	10	-16,4 (0,8)	18,0 (0,4)	
2012		-	-	19	-16,2 (0,8)	18,5 (0,4)	
2013		-	-	15	-15,2 (0,7)	18,3 (0,4)	
Cormorán imperial							
2012	6	-15,0 (0,2)	17,8 (0,2)	8	-15,4 (0,3)	17,6 (0,2)	0,43 *
2013	6	-16,0 (0,4)	17,1 (0,3)	10	-16,0 (0,4)	17,2 (0,4)	0,12

Tabla 3.1. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) con desvío estándar (d.e.) de adultos y pichones de cormoranes. DE: distancia euclidiana (‰) entre las posiciones de los centroides de adultos y pichones, de cada especie dentro de cada año (* indica diferencia significativa en sus posiciones con $p < 0,001$). *n*: número de muestras

PRESA	<i>n</i>	$\delta^{13}\text{C}$ (d,e.)	$\delta^{15}\text{N}$ (d,e)
<i>Sprattus fuegensis</i> (sardina)			
2011	4	-18,1 (0,3)	14,0 (0,8)
2012	4	-15,4 (0,6)	15,2 (1,1)
2013	5	-16,4 (0,6)	13,8 (0,5)
<i>Odontesthes nigricans</i> (pejerrey)			
2011	5	-16,9 (0,4)	15,2 (0,5)
2012	5	-16,0 (0,9)	16,5 (0,4)
2013	4	-15,7 (1,6)	17,2 (1,0)
<i>Eleginops maclovinus</i> (róbalo)			
2011	2	-16,8 (0,1)	16,2 (0,3)
2012	3	-15,5 (0,7)	16,2 (0,4)
2013	3	-15,1 (0,6)	17,5 (0,4)
<i>Patagonotothen cornucola</i> (nototenia)			
2011	3	-16,7 (0,5)	17,5 (0,4)
2012	5	-14,5 (0,6)	17,6 (0,7)
2013	5	-15,2 (1,7)	17,3 (0,4)
<i>Paranotothenia magellanica</i> (doradito)			
años combinados	7	-16,4 (2,4)	17,8 (0,8)
2012	3	-17,2 (2,8)	18,4 (0,7)
2013	4	-15,2 (2,0)	17,4 (0,6)
Zoárcidos (varias especies)			
años combinados	8	-14,3 (0,6)	17,8 (0,9)
2012	5	-14,4 (0,7)	17,5 (0,9)
2013	3	-14,0 (0,5)	18,4 (0,4)
<i>Loligo gahi</i> (calamarete)			
años combinados	7	-18,5 (1,4)	13,7 (1,9)
<i>Enteroctopus megalocyathus</i> (pulpo)			
años combinados	4	-16,6 (1,0)	17,0 (0,3)

Tabla 3.2. Valores de $\delta^{13}\text{C}$ (‰) y $\delta^{15}\text{N}$ (‰) con desvío estándar (d.e.) de las principales presas recolectadas (músculo de peces y manto de cefalópodos). *n*: número de muestras.

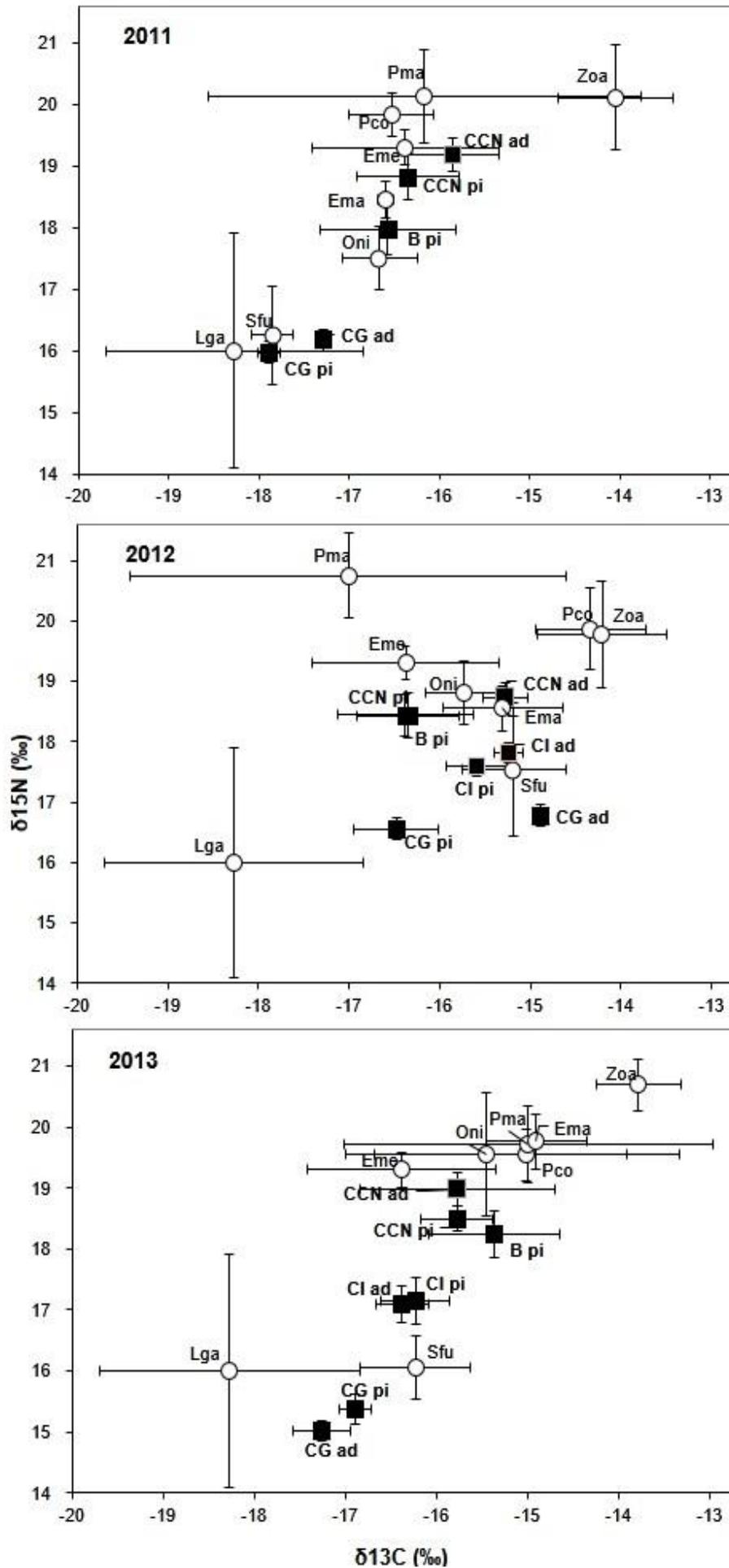


Figura 3.5. Diagrama de mezcla con los valores isotópicos (promedios \pm desvíos estándares) de adultos (ad) y pichones (pi) de cormoranes (cuadrados negros) y de las principales presas (círculos blancos). Los valores de las presas corresponden a los valores presentados en la tabla 3.2, sumado al factor de discriminación trófica. CCN: cormorán cuello negro, CG. cormorán gris, B: biguá, CI: cormorán imperial. Presas: Sfu: *Sprattus fueguensis* (sardina), Oni: *Odontesthes nigricans* (pejerrey), Pco: *Patagonotothen cornucola*, Pma: *Paranotothenia magellanica*, Ema: *Eleginops maclovinus* (róbalo), Zoa: zoárcidos, Lga: *Loligo gahi* (calamarete), Eme: *Enterocyathus megalocyathus* (pulpo).

3.3.2 Modelos SIAR de dos recursos

Los resultados de los modelos de mezcla de dos recursos, permitieron observar patrones muy generales en cuanto a los hábitos de alimentación (pelágico - bentónico) de los cormoranes (Fig. 3.6). Estos resultados muestran que el cormorán gris se alimentó principalmente de recursos pelágicos mientras que las otras tres especies se alimentaron con proporciones importantes de ambos tipos de recursos. En el caso del CI, el recurso pelágico fue un poco más importante que el bentónico, en el CCN el recurso bentónico fue un poco más importante que el pelágico, y en el B las proporciones de ambos recursos fueron equivalentes (Fig. 3.6).

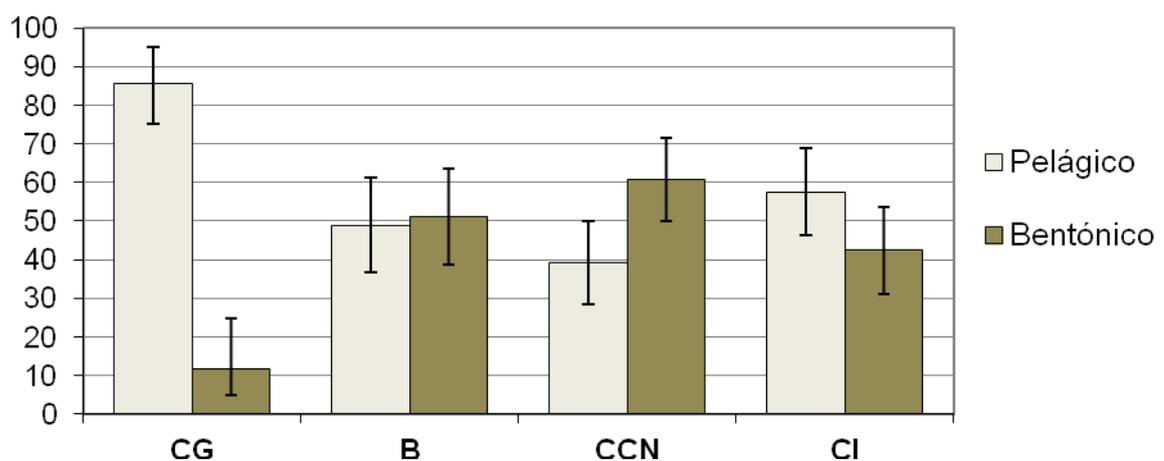


Figura 3.6. Proporciones de recurso pelágico y bentónico en la dieta de los diferentes cormoranes (adultos y pichones juntos, salvo B: solo pichones), inferidas por modelos de mezcla isotópicos de dos recursos. Se muestra el promedio (con intervalos de

confianza del 95 %) de las probabilidades obtenidas en los tres años (CI: solo 2 años).
CG: cormorán gris, B: biguá, CCN: cormorán cuello negro, CI: cormorán imperial

3.3.3 Modelos SIAR de recursos múltiples

Cormorán gris

Los resultados de los modelos de mezcla SIAR iniciales (modelo 2) mostraron a la sardina como presa principal de adultos durante las temporadas 2011 y 2012 y de pichones en 2011 y 2013, y el calamarete como presa principal de adultos en la temporada 2013 y de pichones en el 2012 (Fig. 3.7 y 3.8). Sin embargo, la mayoría de los modelos iniciales mostraron intervalos de credibilidad altos, con superposiciones de las proporciones de estas dos presas (Fig. 3.7 y 3.8). Las proporciones estimadas de sardinas fueron ligeramente mayores para los pichones que para los adultos en 2011 y 2013 (valor de probabilidad que la proporción de sardinas fuera más alta en pichones que en adultos: $p_{2011} = 0,66$, $p_{2013} = 0,67$). Después de las sardinas, el calamarete fue el segundo tipo de presa más importante tanto para los pichones en todos los años como para los adultos en 2013. El pejerrey fue el segundo ítem presa en importancia para los adultos de 2011, y *Patagonotothen cornucola* fue el segundo tipo de presa más importante para los adultos de 2012. Sin embargo, las estimaciones de proporciones de *P. cornucola* y pejerrey de todos los años y edades (excepto las estimaciones de proporción de pejerrey en adultos de 2011) presentaron incertidumbres que incluían algunas probabilidades de que estos tipos de presas no fueran parte de la dieta (IC 95 % inferior = 0). Los resultados de los modelos SIAR informados (modelo 3) presentaron intervalos de credibilidad más bajos, restringiendo los resultados a un rango de proporciones más parecidas a las proporciones obtenidas en dieta convencional.

Cormorán cuello negro

Los resultados de los modelos SIAR iniciales (modelo 2) mostraron proporciones parecidas de las tres presas bentónicas (*P. cornucola*, zoárcidos y pulpo), todas con intervalos de credibilidad altos (Figs. 3.9 y 3.10). La presa pelágica, el calamarete, presentó proporciones más bajas a las otras presas en

adultos, y proporciones similares a las otras presas en pichones, todos con bajos intervalos de credibilidad (Figs. 3.9 y 3.10). Los resultados de los modelos SIAR informados (modelo 3) redujeron los intervalos de credibilidad en todas las presas, restringiendo los resultados a un rango de proporciones más parecidas a las proporciones obtenidas en dieta convencional con *P. cornucola* como presa principal en todos los modelos. A pesar de que los modelos de adultos y pichones fueron informados con datos previos idénticos, se obtuvieron proporciones de calamarete un poco más elevadas en pichones que en adultos (probabilidades de proporción de calamarete más altas en pichones que en adultos: $p_{2011} = 0,82$, $p_{2012} = 0,86$, $p_{2013} = 0,75$).

Biguá

Los resultados de los modelos SIAR iniciales (modelo 2) de biguá (solo pichones) mostraron al pejerrey, seguido del róbalo, como presas principales en todos los años, con intervalos de credibilidad muy altos que solapan mucho entre ellos en 2011 y 2012, y con las otras presas en 2013 (Fig. 3.11). Si bien las señales isotópicas de estas dos presas mostraron diferencias significativas, las distancias entre sus centroides fueron bastante bajas todos los años (ED: 0,97; 0,50; 0,57; todos los $p < 0.05$). Además, en 2013 las distancias fueron bajas entre las cuatro presas del modelo dificultando su discriminación (Fig. 3.5). Los resultados de los modelos SIAR informados (modelo 3) presentaron intervalos de credibilidad más bajos. A pesar de que los modelos de los tres años fueron informados con datos previos idénticos, se obtuvieron proporciones diferentes entre años y también comparando con la dieta convencional donde la presa principal fue *Paranotothenia magellanica*. De manera general las proporciones de *P. magellanica* fueron más bajas que las informadas, y solo en 2013 correspondía a la presa principal. En 2011 la presa principal fue el pejerrey, y en 2012 fueron el pejerrey y el róbalo con proporciones similares (Fig. 3.11).

Cormorán imperial

Los resultados de los modelos SIAR iniciales (modelo 2) de adultos y pichones de 2012 mostraron proporciones de *Patagonotothen cornucola*, zoárcidos y calamarete parecidas, y con intervalos de credibilidad altos (Figs. 3.12 y 3.13). En 2013, mostraron proporciones de calamarete más altas que las

otras tres presas (Figs. 3.12 y 3.13). Los resultados de los modelos SIAR informados (modelo 3) presentaron intervalos de credibilidad más bajos en todas las presas, restringiendo los resultados a un rango de proporciones más parecidas a las proporciones obtenidas en dieta convencional con el calamarete como presa principal en todos los modelos. Los resultados (modelo 2 y 3) de adultos y de pichones fueron muy parecidos ambos años. Cabe recordar que estos resultados son incompletos, ya que faltó incluir algunas presas importantes de las cuales no se obtuvieron señales isotópicas (ej. *Cottoperca gobio*, *Agonopsis chiloensis*, *Salilota australis*).

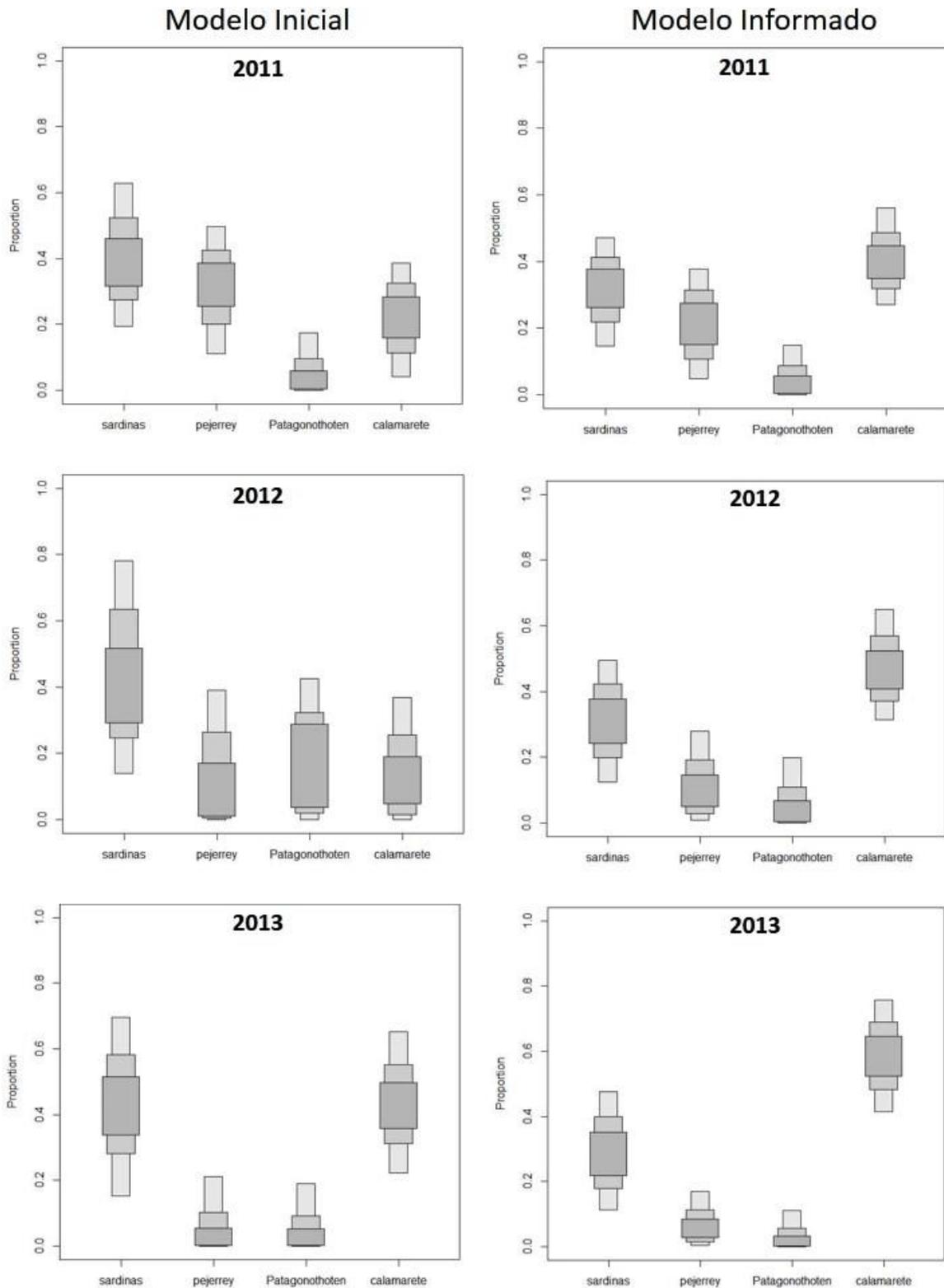


Figura 3.7. Proporciones de las principales presas (95, 75 y 50 % intervalos de credibilidad) en la dieta de **adultos de cormorán gris**, inferidas por modelos de mezcla isotópica iniciales e informados con datos previos (sardinas: 0,2; pejerrey: 0,1; *Patagonotothen cornucola*: 0,05; calamarete: 0,65)

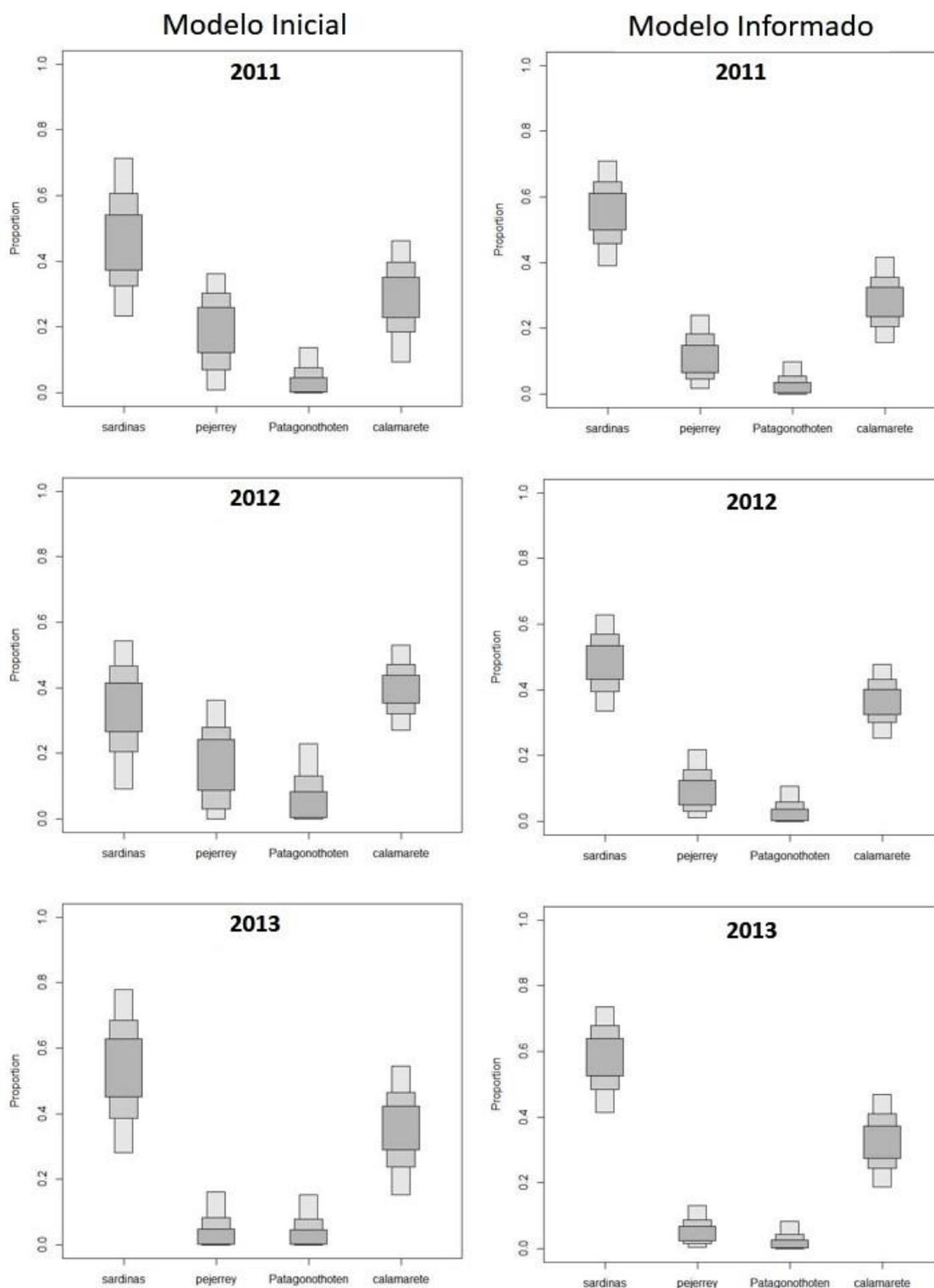


Figura 3.8. Proporciones de las principales presas (95, 75 y 50 % intervalos de credibilidad) en la dieta de *pichones de cormorán gris*, inferidas por modelos de mezcla isotópica iniciales e informados con datos previos (sardinas: 0,55; pejerrey: 0,1; *Patagonotothen cornuola*: 0,05; calamarete: 0,3)

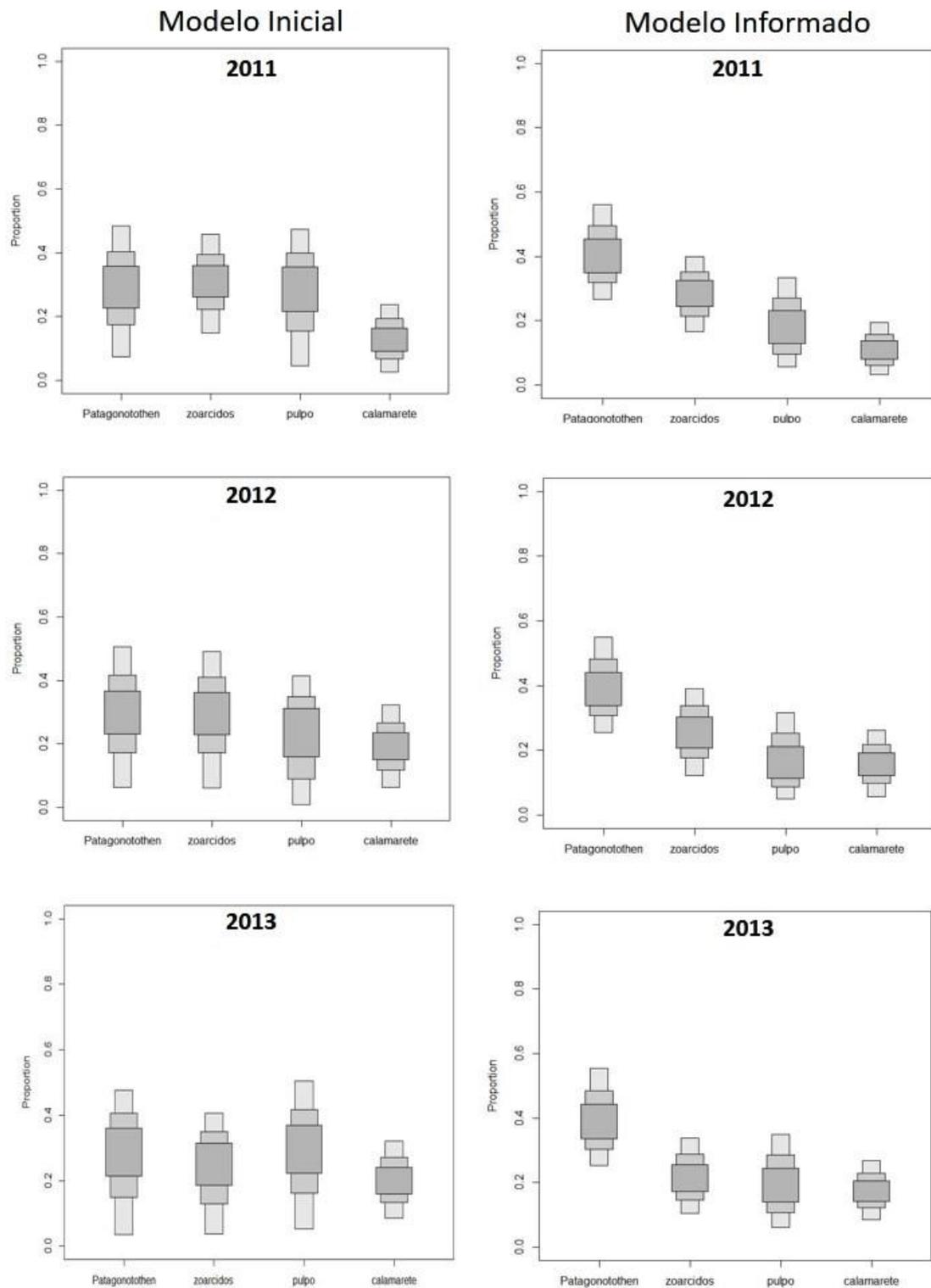


Figura 3.9. Proporciones de las principales presas (95, 75 y 50 % intervalos de credibilidad) en la dieta de **adultos de cormorán cuello negro**, inferidas por modelos de mezcla isotópica iniciales e informados con datos previos (*Patagonotothen cornucola*: 0,5; zoarcidos: 0,25; pulpo: 0,15; calamarete: 0,1)

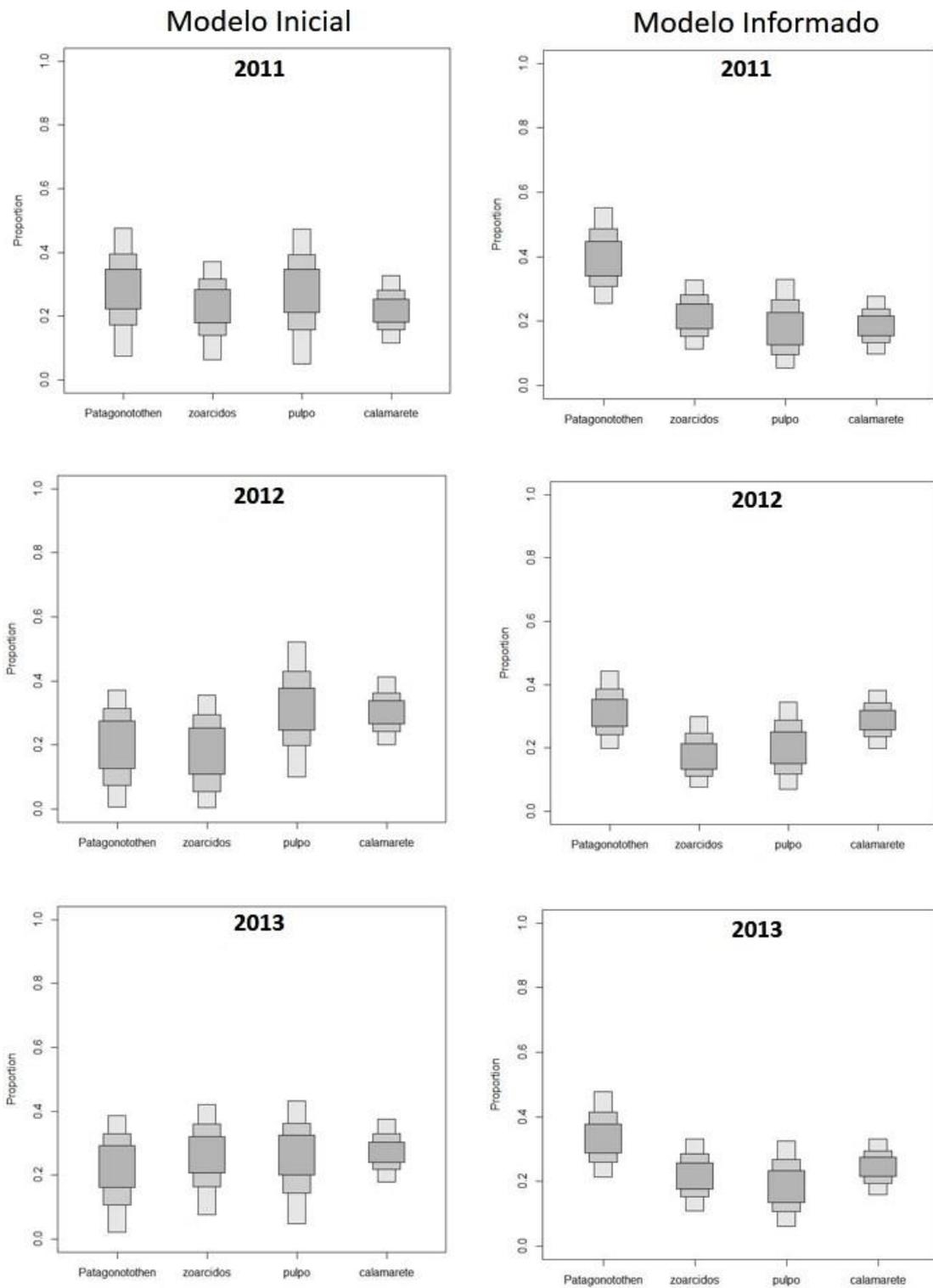


Figura 3.10. Proporciones de las principales presas (95, 75 y 50 % intervalos de credibilidad) en la dieta de *pichones de cormorán cuello negro*, inferidas por modelos de mezcla isotópica iniciales e informados con datos previos (*Patagonotothen cornucola*: 0,5; zoárcidos: 0,25; pulpo: 0,15; calamarete: 0,1)

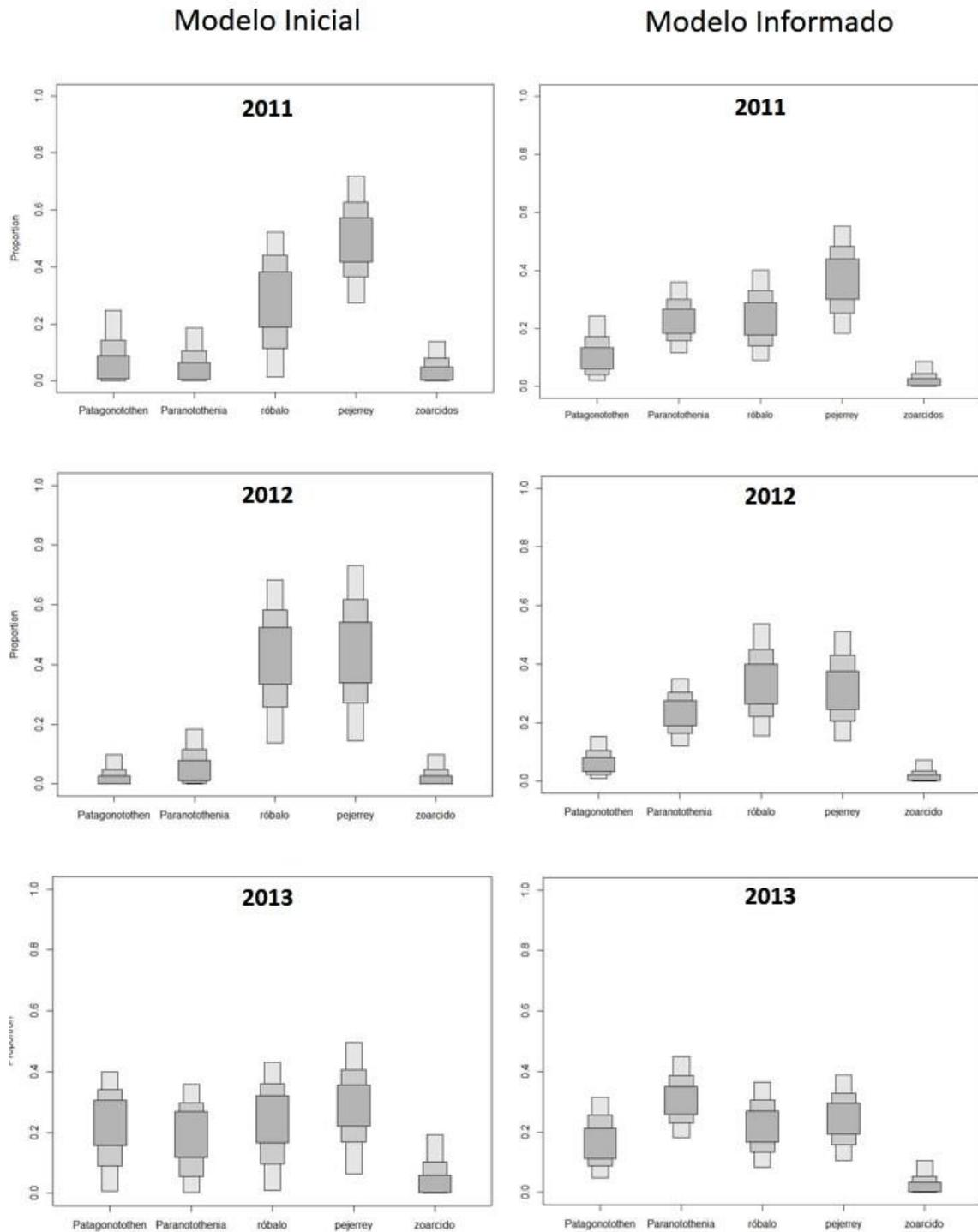


Figura 3.11. Proporciones de las principales presas (95, 75 y 50 % intervalos de credibilidad) en la dieta de *pichones de biguá*, inferidas por modelos de mezcla isotópica inicial e informado con datos previos (*Patagonotothen cornucola*: 0,15; *Paranotothenia magellanica*: 0,4; róbalo: 0,2; pejerrey: 0,2; zoarcidos: 0,05)

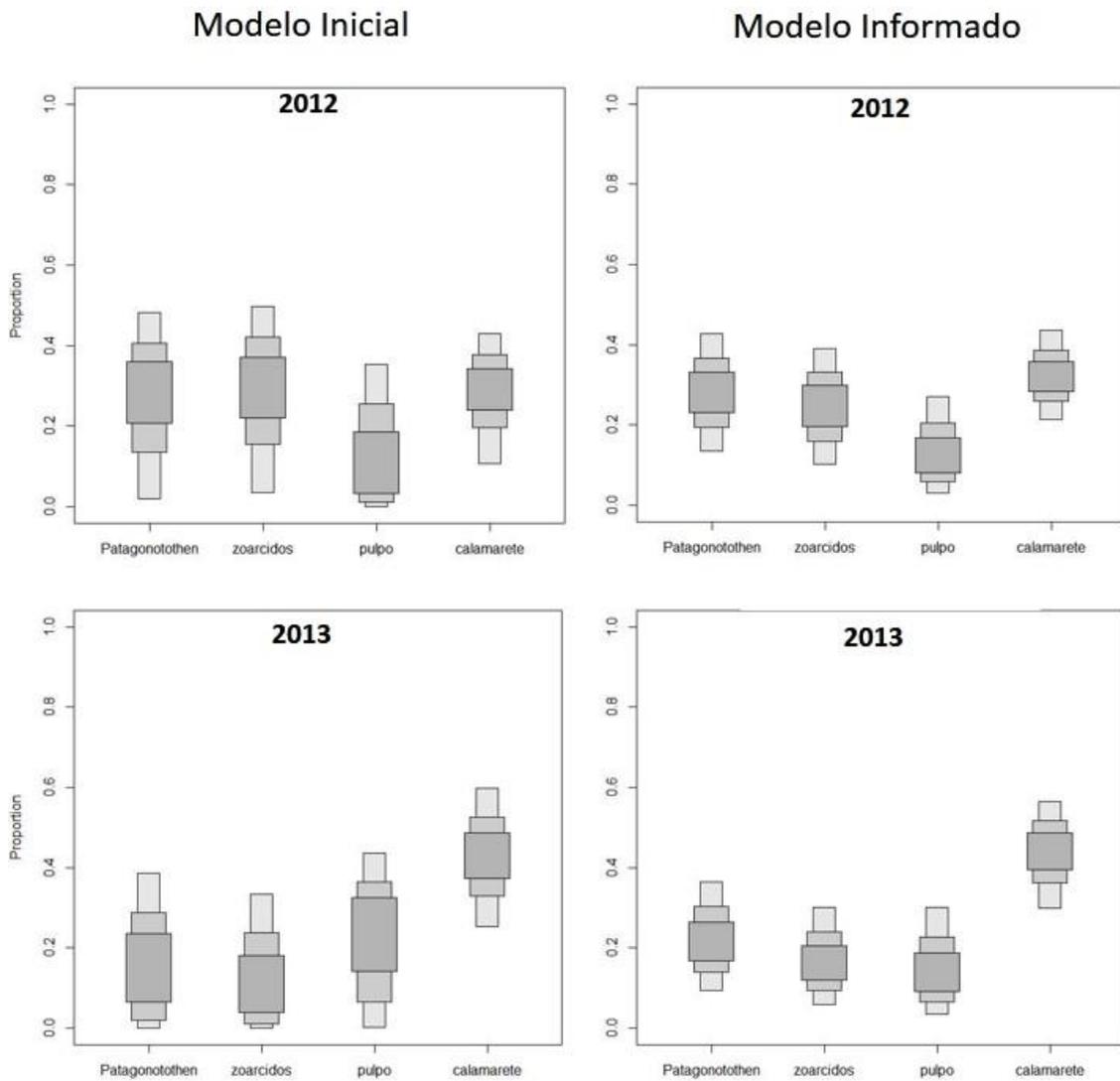


Figura 3.12. Proporciones de algunas de las principales presas (95, 75 y 50 % intervalos de credibilidad) en la dieta de **adultos de cormorán imperial**, inferidas por modelos de mezcla isotópica iniciales, e informados con datos previos (*Patagonotothen cornucola*: 0,25; zoarcidos: 0,2; pulpo: 0,15; calamarete: 0,4). Aclaración: algunas presas importantes de CI no se incluyeron en los modelos por la falta de obtención de muestras y señales isotópicas (ver métodos y discusión).

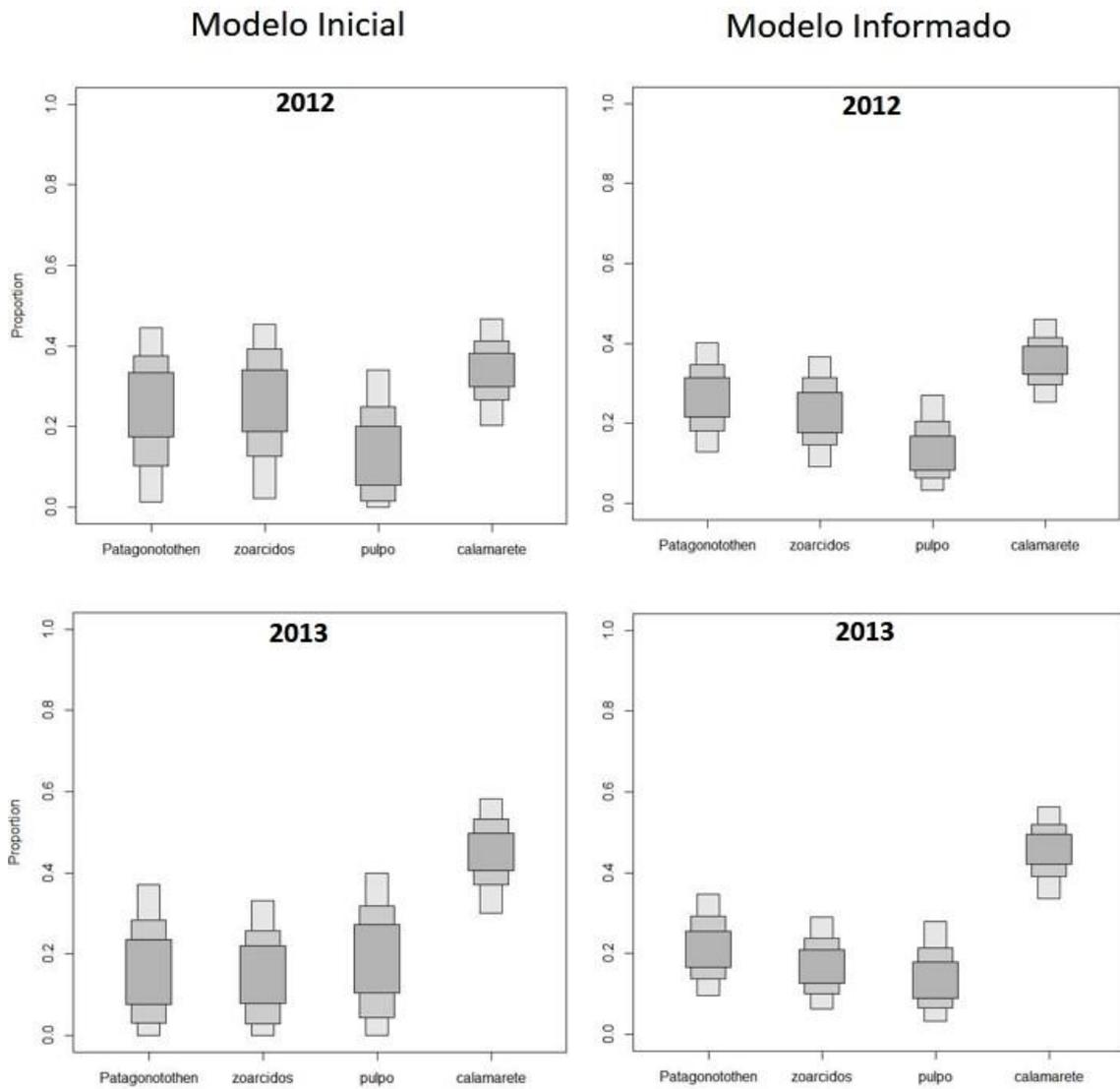


Figura 3.13. Proporciones de algunas de las principales presas (95, 75 y 50 % intervalos de credibilidad) en la dieta de *pichones de cormorán imperial*, inferidas por modelos de mezcla isotópica iniciales e informados con datos previos (*Patagonotothen cornucola*: 0,25; zoárcidos: 0,2; pulpo: 0,15; calamarete: 0,4). Aclaración: algunas presas importantes de CI no se incluyeron en los modelos por la falta de obtención de muestras y señales isotópicas (ver métodos y discusión).

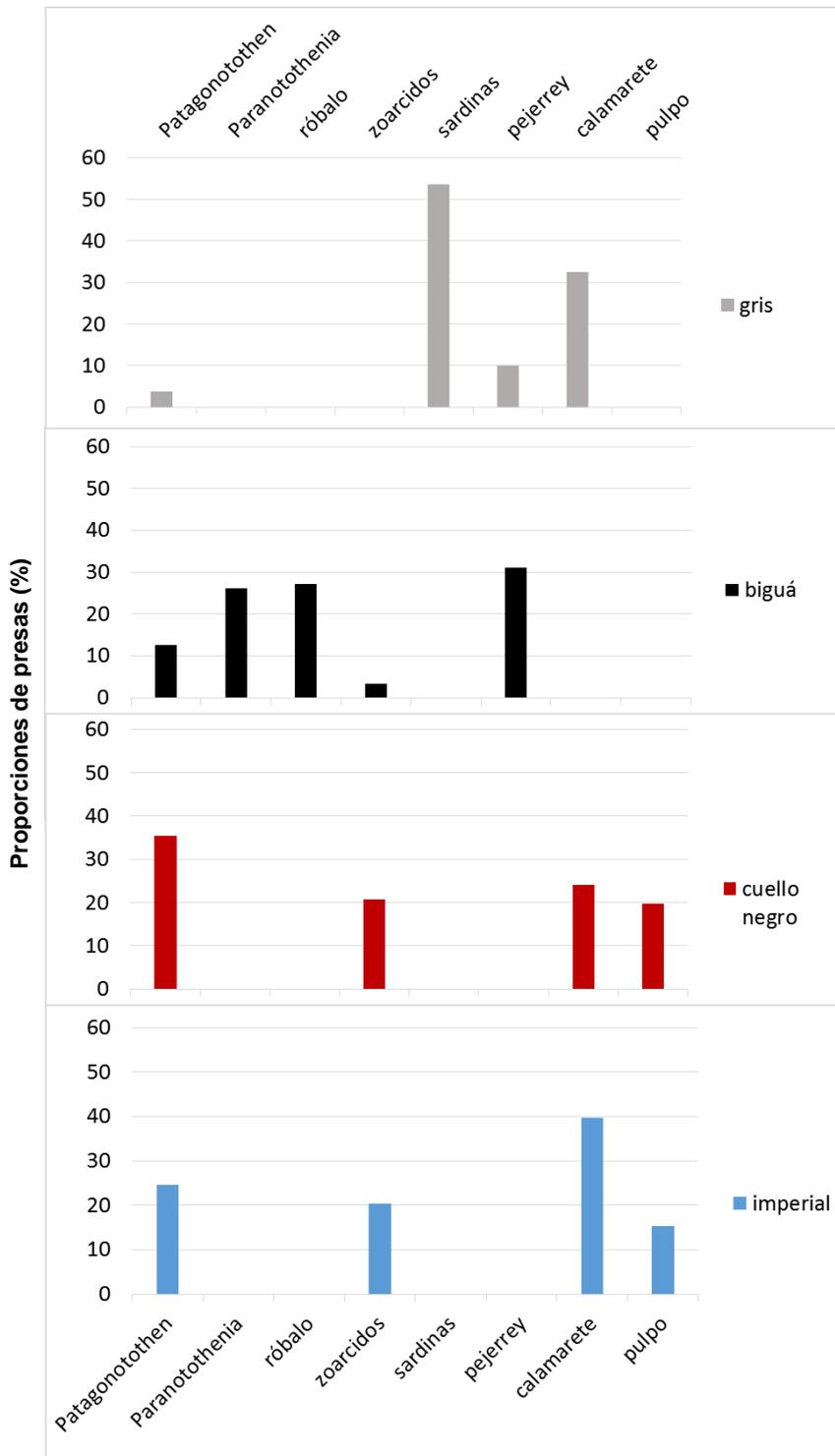


Figura 3.14. Resumen de las proporciones de presas en *pichones de las cuatro especies* de cormoranes (promedios de las medias anuales) inferidas por modelos de mezcla SIAR informados con datos previos (modelos 3). Aclaración: en el caso de los modelos de cormorán imperial algunas presas importantes no se incluyeron por la falta de obtención de muestras y señales isotópicas (ver métodos y discusión).

3.3.4 Nichos isotópicos de pichones de cormoranes

Los diferentes pares de especies de cormoranes (solo pichones) difirieron en la posición de sus nichos isotópicos en los tres años de estudio, salvo el par CCN – B en 2012 y en 2013 (Fig. 3.15, Tabla 3.3).

La especie que presentó la posición de nicho isotópico más alejada (distancia euclidiana más grande), respecto de las demás especies, fue el CG (Fig. 3.15, Tabla 3.3). Esta diferencia fue dada por valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ menores durante todos los años (Wilcoxon, todos los $p < 0,001$), y también por valores promedio de $\delta^{13}\text{C}$ menores en 2011 y 2013 (Wilcoxon, todos los $p < 0,001$). En 2012, los valores $\delta^{13}\text{C}$ difirieron de los del CI (Wilcoxon, $p = 0,001$), pero no mostraron diferencias significativas con los de B y de CCN.

En los dos años de estudio, la posición del nicho isotópico del CI difirió de las demás especies, principalmente por sus valores $\delta^{15}\text{N}$, que fueron mayores a los del CG pero menores a los de CCN y B (Fig. 3.15). Los valores $\delta^{13}\text{C}$ del CI difirieron entre los dos años de estudio (Wilcoxon, todos los $p < 0,001$); en 2012 fueron mayores a los valores $\delta^{13}\text{C}$ de las demás especies (Wilcoxon; CI-B: $p = 0,06$; CI-CCN: $p = 0,01$; CI-CG: $p = 0,001$), y en 2013 fueron menores a los de CCN (Wilcoxon, $p = 0,02$) y B (Wilcoxon, $p = 0,002$), pero mayores a los de CG (Wilcoxon, $p < 0,001$).

El B y el CCN mostraron diferencias en la posición de su nicho isotópico solo en 2011 (Fig. 3.15, Tabla 3.3). Esta diferencia fue dada por valores de $\delta^{15}\text{N}$ más altos en el CCN comparado con el B (Wilcoxon, $p < 0,001$). En 2012 y 2013 los B y CCN presentaron un solapamiento de sus áreas núcleo de nicho isotópico (AEEc; Fig. 3.15). El área de solapamiento entre las AEEc del B y del CCN en el 2012 corresponde al 84 % del AEEc del CCN y al 87 % del AEEc del B. En el 2013, el área de solapamiento entre los nichos de B y CCN corresponde al 64 % del AEEc del CCN y el 14 % del AEEc del B.

La amplitud de nicho isotópico fue variable entre especies y entre años (Tabla 3.4). De manera general se observó que el CG fue la especie que presentó la amplitud de nicho isotópico más pequeña, medida como la distancia media al centroide (promedio $\text{DMC}_{2011-2013}$: 0,30 ‰), seguido del CI ($\text{DMC}_{2012-2013}$: 0,38 ‰), del CCN ($\text{DMC}_{2011-2013}$: 0,54 ‰) y finalmente del B

(DMC₂₀₁₁₋₂₀₁₃: 0,70 ‰) (ver valores detallados y significancias de las diferencias en la tabla 3.4).

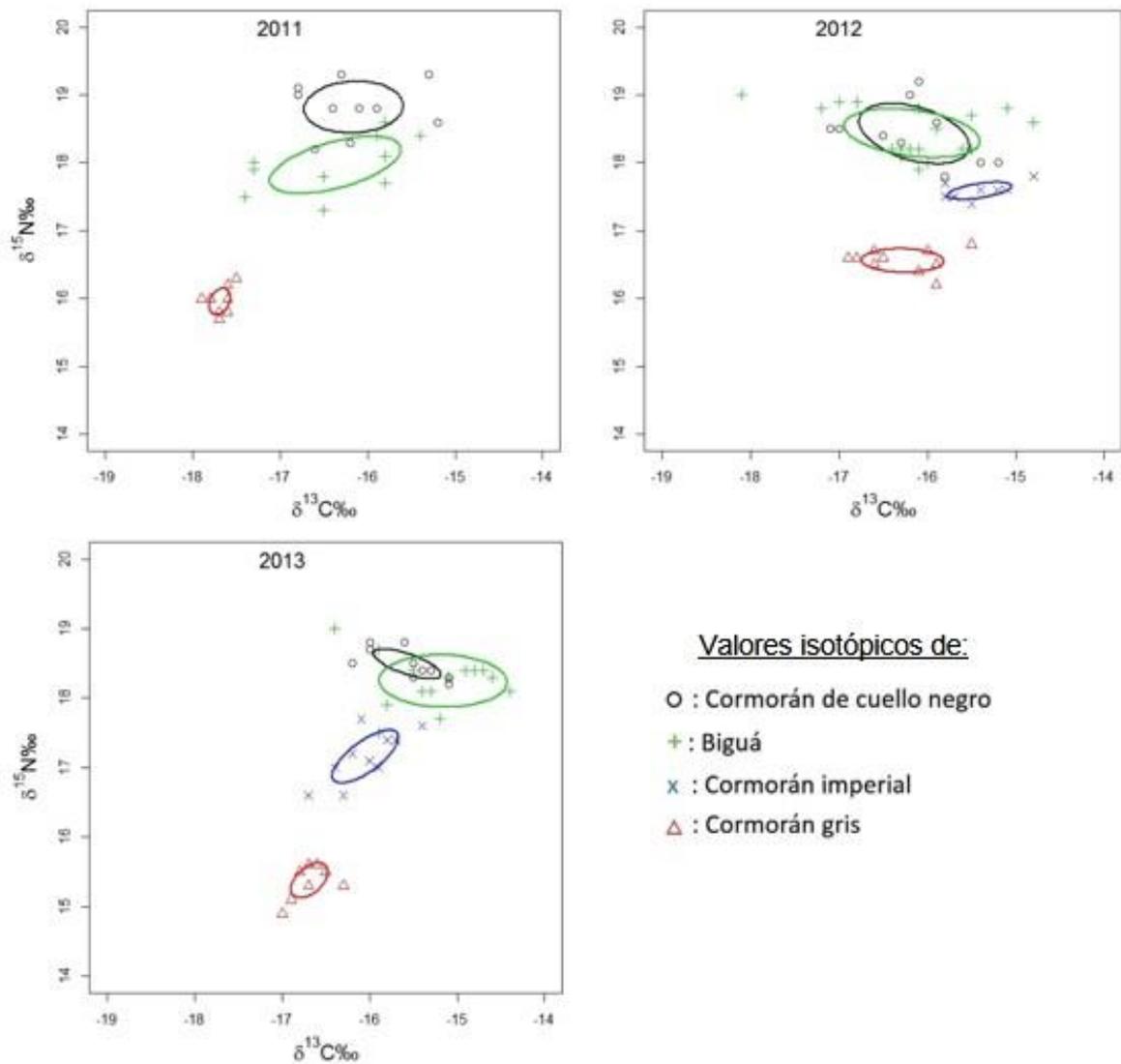


Figura 3.15. Valores de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) y áreas núcleo de nichos isotópicos (elipses) de pichones de cormorán cuello negro, biguá, cormorán imperial y cormorán gris, en cada año de estudio.

Distancia Euclidiana (‰)			
<u>2011</u>	CCN	CG	B
CG	3,24 (p<0,001)		
B	0,88 (p<0,001)	2,41 (p<0,001)	
<u>2012</u>			
CG	1,88 (p<0,001)		
B	0,03 (p=0,9)	1,88 (p<0,001)	
CI	1,12 (p<0,001)	1,35 (p<0,001)	1,14 (p<0,001)
<u>2013</u>			
CG	3,31 (p<0,001)		
B	0,48 (p=0,02)	3,25 (p<0,001)	
CI	1,41 (p<0,001)	1,89 (p<0,001)	1,40 (p<0,001)

Tabla 3.3. Diferencias en la posición de nicho isotópico para cada par de especies de cormoranes (pichones), dadas por la distancia euclidiana (‰) con el valor p entre paréntesis, en los tres años de estudio. CCN: Cormorán cuello negro, CG. cormorán gris, B: biguá, CI: cormorán imperial

	H'	AEEc	DMC	Δ DMC		
<u>2011</u>				CCN	CG	B
CCN	1,33	0,612	0,568			
CG	1,08	0,064	0,196	0,372 (p=0,006)		
B	1,42	0,796	0,765	0,1974 (p=0,2)	0,569 (p=0,002)	
<u>2012</u>						
CCN	1,36	0,738	0,663			
CG	1,10	0,233	0,432	0,231 (p=0,2)		
B	1,36	0,766	0,677	0,014 (p=0,9)	0,245 (p=0,09)	
CI	1,34	0,107	0,312	0,35 (p=0,07)	0,119 (p=0,5)	0,365 (p=0,02)
<u>2013</u>						
CCN	1,36	0,182	0,376			
CG	0,96	0,136	0,274	0,102 (p=0,5)		
B	1,48	0,797	0,651	0,275 (p=0,04)	0,377 (p=0,006)	
CI	1,3	0,305	0,441	0,065 (p=0,7)	0,166 (p=0,3)	0,21 (p=0,1)

Tabla 3.4. Diferentes índices de amplitud de nichos isotópicos para los pichones de las cuatros especies de cormoranes, en los tres años de estudio. El índice de diversidad de Shannon-Wiener (H') se calculó a partir de las proporciones de presas obtenidas por los modelos SIAR informados (modelos 3). Los valores AEEc (‰) representan las áreas núcleo de nicho isotópico y DMC (‰) la distancia media al centroide de cada

grupo. Los valores Δ DMC representan las diferencias de amplitud de nicho en las comparaciones de a pares (‰) del índice DMC (distancia media al centroide) entre especies, con el valor p entre paréntesis. CCN: Cormorán de cuello negro, CG: cormorán gris, B: biguá, CI: cormorán imperial.

3.4 DISCUSIÓN

3.4.1 Valores isotópicos

Se observaron diferencias interanuales en los valores isotópicos en la mayoría de los cormoranes y en sus presas. La variabilidad interanual de las señales isotópicas de los recursos basales en ecosistemas marinos no es rara y es un factor que es importante conocer para cuantificar correctamente la dieta con modelos de mezcla (Inger y Bearhop 2008, Phillips et al. 2014). Para los cormoranes se observaron también diferencias en los valores isotópicos de adultos y pichones de una misma especie en un determinado año (salvo en 2013). El isótopo que más contribuyó a estas diferencias (entre años y entre adultos y pichones) fue el de carbono, que se ve principalmente influenciado por el tipo de hábitat y/o de presas utilizado (pelágico vs. bentónico) (Hobson et al. 1994). A continuación se discute el posible origen de estas variaciones interanuales de los valores isotópicos (cormoranes y presas), y más adelante las diferencias entre adultos y pichones de cormoranes.

Variaciones interanuales de los valores isotópicos

Los valores isotópicos de los cormoranes y sus respectivas presas principales variaron de manera similar en el espacio bivariado entre años. Si bien para las cuatro especies de cormoranes se encontró un cierto grado de variaciones en las proporciones de presas consumidas entre año (dieta convencional y modelos SIAR), pensamos que la variación interanual de los valores isotópicos de las presas serían el factor que más influyó en la variación interanual de los valores isotópicos de los cormoranes.

Para las cuatro presas de las cuales se obtuvieron muestras durante los tres años (sardina, pejerrey, róbalo y *Patagonotothen* spp.) y en los CG y B, se pudo observar que los valores $\delta^{13}\text{C}$ fueron más bajos en 2011. Existen varios

posibles factores que pueden influir las señales de $\delta^{13}\text{C}$ de un consumidor, como por ejemplo variaciones en la disponibilidad de sus recursos o, en el caso de especies móviles, variaciones en el uso de hábitat / áreas de alimentación (Matthews y Mazumder 2004).

Un factor que puede influenciar los valores basales de $\delta^{13}\text{C}$ es el carbono de origen terrestre arrastrado en los sedimentos (Riera and Richard 1997; Fry 2002), esto podría haber ocurrido si el agua dulce aportada por el Río Deseado varió entre años. Para poder comprobarlo observamos la variación anual en las precipitaciones durante el período de estudio (www.meteomanz.com) y no se observaron más precipitaciones en 2011 que puedan justificar el empobrecimiento en $\delta^{13}\text{C}$, por lo cual no parece ser una explicación válida (ver anexo 2).

Se sabe también que la variabilidad en las parámetros oceanográficos propia de los ecosistema marino-costero de altas latitudes, tal como la temperatura superficial del mar, puede afectar la productividad primaria, lo que lleva a cambios asociados a la distribución y abundancia relativa del zooplancton y por ende a variaciones en los valores isotópicos de sus consumidores (Kurle et al. 2011; Quillfeldt et al. 2015b). Además la variabilidad en la productividad primaria misma puede también tener un efecto en los valores isotópicos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del fitoplancton, base de las cadena trófica (Michener y Kaufman 2007; Tamelander et al. 2009; Kurle et al. 2011). Algunos autores encontraron ejemplo que valores bajos de $\delta^{13}\text{C}$ suelen estar relacionados con años de baja productividad primaria (Schell 2000; Jaeger and Cherel 2011).

Estos resultados resaltan la importancia de conocer los valores isotópicos de las potenciales presas del lugar y durante los mismos períodos de estudio que sus predadores para una correcta interpretación de la dieta, particularmente cuando estos valores muestran mucha variabilidad interanual (Inger y Bearhop 2008, Phillips et al. 2014).

Diferencias de valores isotópicos entre adultos y pichones

Las diferencias en los valores isotópicos de los adultos y de los pichones de cormoranes (CG: todos los años, CCN: 2011 y 2012, CI: 2012, tabla 3.1) fueron dadas principalmente por los valores de $\delta^{13}\text{C}$. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ más

bajos en pichones indicaría el uso de recursos más pelágicos por parte de los pichones, tales como la sardina y el calamarete, que a su vez son presas de mayor densidad energética que los peces bentónicos (Ciancio et al. 2006). En algunas especies de aves marinas los pichones son alimentados con ítems presas diferentes a las que consumen los adultos para abastecer sus propios requerimientos energéticos (Davoren y Burger 1999). En nuestro caso, las muestras de adultos de CG y de CCN fueron recolectadas en promedio 19 días antes que las de pichones. Por lo tanto, con los resultados obtenidos, resulta difícil establecer si las diferencias observadas entre adultos y pichones fueron dadas por la diferencia temporal de muestreo (incubación vs. cría de pichón) o por una alimentación diferencial de los pichones por parte de los adultos. En el caso del CI, durante los dos años de estudio se muestrearon adultos y pichones al mismo tiempo y las distancias euclidianas fueron muy bajas (< 0,5 ‰, si bien en 2012 significativamente diferentes), indicando que los adultos estarían alimentando a los pichones con las mismas presas con que ellos se alimentan. Es muy probable entonces que las diferencias en las señales isotópicas entre adultos y pichones en CG y CCN estuvieron dadas por la diferencia temporal de muestreo con dietas integrando más presas pelágicas y energéticas (ej. sardinas y/o calamarete) en época de crianza de pichones que durante la incubación.

3.4.2 Perfiles dietarios y segregación de nichos isotópicos

El estudio de los nichos isotópicos de los pichones de las cuatro especies de cormoranes mostró un bajo solapamiento, lo cual podría estar indicando una segregación parcial de los recursos tróficos considerando los ejes $\delta^{13}\text{C}$ (tipo de recurso bentónico-pelágico) y $\delta^{15}\text{N}$ (nivel trófico). A continuación, se discute el perfil dietario de cada especie, obtenido en base a los modelos SIAR, y la segregación/superposición de su nicho isotópico con los nichos de las demás especies.

Cormorán gris

El CG fue la especie que presentó la posición de nicho isotópico más alejada (distancia euclidiana más grande), respecto a las demás especies. Sus señales isotópicas denotan un nivel trófico más bajo y una dieta más pelágica

que los otros cormoranes, consistentes con sus presas principales: la sardina y el calamarete, que se alimentan principalmente de zooplancton pelágico (Patterson 1988; Cousseau and Perrotta 1998). De las cuatro especies de cormoranes de la Ría Deseado, el CG es el único que aprovechó intensivamente el recurso trófico que constituye la sardina, y más en época de cría de pichones que de incubación. La amplitud de nicho isotópico fue baja y coincidió con la baja diversidad de presas obtenida por análisis dietario convencional (índice de Shannon – Weaver, ver cap. 2), indicando un comportamiento alimenticio especialista.

Cormorán cuello negro

El alto nivel trófico y el carácter bentónico de las señales isotópicas del CCN estarían dados por sus principales presas: *Patagonotothen* spp., zoárcidos, y pulpo. El calamarete, una presa pelágica, también apareció en su dieta, pero en proporciones más bajas. Esta presa fue más importante en pichones que en adultos, lo cual podría deberse a que resulta más provechoso su consumo en la época de crecimiento de pichones dado su alto contenido energético (Ciancio et al. 2007).

De manera general la amplitud de su nicho isotópico fue bastante importante, lo que indicaría una dieta generalista. Comparado con el B, la amplitud de nicho isotópico del CCN fue menor, lo cual no coincide con la mayor diversidad de presas obtenidas en el capítulo 2 (índice de Shannon – Weaver). Posiblemente la amplitud de nicho isotópico más acotada de lo esperado se deba a señales isotópicas muy parecidas entre sus principales presas (particularmente en 2013). En todo caso, cabe recordar que la amplitud de nicho isotópico de un consumidor no solo depende de la diversidad de presas consumidas sino también de la variabilidad de las señales isotópicas entre y dentro de cada recurso alimenticio (desvío estándar) (Matthews y Mazumder 2004).

El CCN y el B fueron las únicas dos especies de cormoranes que mostraron un solapamiento de sus nichos isotópicos, al menos en dos de los tres años de estudio (solapamiento total en 2012 y parcial en 2013), lo cual coincide en cierto modo con la similitud parcial de dieta (63 % de similitud) obtenida por dieta convencional (cap. 2), pero no tanto con los resultados de

dieta obtenidos con los modelos SIAR (Fig. 3.14, y ver discusión abajo). Estas especies fueron las que mostraron las mayores amplitudes de nichos isotópicos y los niveles tróficos más altos. En el 2011, sin embargo, no solaparon sus nichos y el CCN presentó el nivel trófico más alto, aunque sus nichos estuvieron muy cerca (ver sección Biguá y parágrafo 3.4.4).

Biguá

Los resultados de dieta del biguá inferidos por los modelos SIAR mostraron que el pejerrey, el róbalo y *Paranotothenia magellanica* fueron sus presas principales. *Patagonotothen* spp. apareció en proporciones menores y sobre todo en 2013. En comparación con las proporciones (% peso) obtenidas por dieta convencional (Fig. 2.6), las proporciones SIAR de pejerrey y robalo fueron más altas y las proporciones de *Paranotothenia magellanica* un poco más bajas. Estos resultados demuestran la importancia de usar los dos métodos combinados de análisis de dieta en forma paralela (dieta convencional y modelos SIAR iniciales) y en forma retroactiva (modelos SIAR informados).

Si bien el CCN y el B compartieron una presa (*Patagonotothen* spp.), los resultados de dieta obtenidos por los modelos SIAR muestran diferencias en las presas principales que consumen. Esta segregación del recurso trófico pareciera contradecir el solapamiento total (2012) y parcial (2013) observado de sus nichos isotópicos. Sin embargo, cabe recordar que las mediciones isotópicas solo pueden distinguir entre recursos con composiciones isotópicas contrastantes, y descarta la distinción entre fuentes con señales isotópicas similares (Newsome et al. 2007). Por lo tanto, dos consumidores pueden presentar nichos isotópicos similares sin alimentarse de exactamente las mismas presas, pero sí de presas ecológicamente similares (que tienen valores isotópicos parecidos) o cuya mezcla de presas de señales isotópicas diferentes conduzca a nichos isotópicos similares. En 2012, por ejemplo, las señales de pejerrey (presa principal del B) fueron bastante parecidas a las del pulpo (presa de CCN) y en 2013 las señales de róbalo, pejerrey y *Paranotothenia magellanica* (presas de B) fueron muy similares a las de *Patagonotothen cornucola* (presa principal de CCN), dificultando su discriminación isotópica y posiblemente generando el solapamiento de los nichos isotópicos de CCN y B. En cambio en 2011, el pejerrey y el róbalo presentaron niveles tróficos más

bajos ($\delta^{15}\text{N}$ menores) que las presas principales de CCN (*Patagonotothen cornucola*, zoárcidos y pulpo), lo cual permitiría explicar la segregación de nichos isotópicos (en el eje correspondiendo al nivel trófico) observada en 2011 entre el B y el CCN.

El pejerrey y el róbalo probablemente sean presas claves en la segregación trófica del biguá, ya que no aparecen con proporciones importantes en las otras especies de cormoranes (Fig. 3.14). Ambos son peces de contenido energético alto, siendo el pejerrey mayor al róbalo (Fernández et al. 2009). De acuerdo a los pescadores locales (pesca recreativa y artesanal), el pejerrey sería más abundante en la Ría Deseado durante los meses de febrero y marzo, coincidiendo con el período principal de cría de pichones del B en la Ría Deseado. El aprovechamiento del pejerrey durante estos meses posiblemente explique el calendario reproductivo del B, donde se observó que el pico principal de cría de pichones se encuentra corrido hacia estos meses, en comparación con las otras especies que nidifican más temprano en la temporada (ver cap. 5). El aprovechamiento del pejerrey, róbalo y *Paranotothenia magellanica* permitiría al B reducir su solapamiento trófico con los otros cormoranes, en especial con el CCN.

El B fue la especie que presentó los índices de amplitudes de nicho isotópico más grandes y constantes en los tres años. El B es considerado una especie bastante generalista y oportunista a lo largo de su rango de distribución (Telfair and Morrison 1995; Alarcón et al. 2012), lo cual coincidiría con la gran amplitud de nicho isotópico observado. Sin embargo, conviene interpretar con cautela los índices de amplitud de nicho isotópico ya que los valores de algunas de sus presas (ej. *Paranotothenia magellanica*) presentaron mucha dispersión (Tabla 3.2), que podrían haber generado una extensión del nicho isotópico del B independientemente de la diversidad de sus recursos (Matthews y Mazumder 2004; Newsome et al. 2007). Sin embargo, los índices de H' (Shannon-Weaver) basados en las proporciones dietarias obtenidas por los modelos SIAR, también mostraron valores altos para esta especie, apoyando el comportamiento más generalista.

Cormorán imperial

Los nichos isotópicos de los pichones de CI no se solaparon con los nichos de ninguna de las otras especies de cormoranes en los dos años de estudio (2012 y 2013). Los nichos se situaron en un nivel trófico intermedio entre el grupo CCN-B y el CG. Las presas principales obtenidas por los modelos SIAR fueron el calamarete de hábito pelágico y los peces bentónicos *Patagonotothen cornucola* y zoárcidos. En 2013, las señales isotópicas mostraron valores de $\delta^{13}\text{C}$ más bajos que en 2012, que el modelo interpretó con proporciones más altas de calamarete. El calamarete fue la única presa pelágica que contemplaba el modelo y se usaron los mismos valores isotópicos para ambos años lo cual puede haber resultado en un sesgo en las proporciones estimadas. Estos resultados fueron bastante parecidos a los resultados obtenidos con modelos SIAR para el CCN, pero con proporciones más altas de calamarete y más bajas de presas bentónicas en el CI (Fig. 3.14). Sin embargo, hay que tener en cuenta que en los modelos de mezcla del CI no se incluyeron algunas de las presas que aparecieron en la dieta convencional con frecuencias y/o proporciones importantes como los peces *Cottoperca gobio*, *Salilota australis* y *Agonopsis chilensis* (Fig. 2.6) y que estas presas no fueron consumidas con frecuencia por ninguna otra especie de cormorán en este estudio. La falta de estas presas en los modelos no invalida la diferenciación de nichos isotópicos observada.

Por sus valores isotópicos, indicando un nivel trófico relativamente bajo (2012 y 2013) y un poco más pelágico (2013), y por su comportamiento de forrajeo que incluye alimentación en bandadas mono o multiespecíficas adentro y fuera de la Ría Deseado, se hubiera esperado que el CI se alimente, aunque sea en proporciones bajas, de pequeños peces pelágicos. Las sardinas y/o las anchoítas (*Engraulis anchoíta*) figuran dentro de las presas principales del CI en varios estudios cuantitativos de dieta en colonias de Chubut y del sur de Santa Cruz (Punta et al. 2003a; Ferrari et al. 2004; Ibarra et al. 2018). Sin embargo, en el estudio de dieta convencional del apostadero de Península Foca (Cap. 2) y en un estudio preliminar de la colonia reproductiva de Isla Chata (Frere y Gandini, no publicado) no se encontró ningunas de estas presas, razón por la cual no se integró a la sardina en los modelos de mezcla. Su nivel trófico pareciera deberse al alto porcentaje de calamarete en su dieta,

y quizás a algunas de las otras presas faltantes (peces, crustáceos o poliquetos).

Los índices de amplitud de nicho isotópico (AEEc y DCM) del CI fueron sorprendentemente bajos, en comparación con la alta diversidad de presas (índice de Shannon-Weaver) obtenida por dieta convencional. Posiblemente las diferencias de sitio y/o estado reproductivo de los individuos muestreados y de sus respectivas necesidades y dietas (como mencionamos anteriormente) podrían explicar la diferencia observada entre las dos técnicas. Por otro lado, el índice de Shannon-Weaver basado en las proporciones dietarias SIAR probablemente no sean fiables por no incluir algunas de sus presas.

3.4.3 El uso combinado de métodos de análisis de dieta: ventajas y limitaciones

Cada método por separado presentó sus limitaciones y sesgos. Se sabe que los estudios de dieta por análisis de pellets tienden a sobreestimar o subestimar las proporciones de ciertas presas, y también reflejan una ventana temporal de alimentación muy acotada (Casaux et al. 1995; Barrett et al. 2007). Este tipo de análisis es adecuado para poder describir la composición de la dieta no así la proporción exacta que representa cada presa en la misma (Carss et al. 1997), salvo que se use de manera combinada con análisis de contenidos estomacales y/o que se conozcan los factores de correcciones específicos para compensar la erosión de los otolitos (Casaux et al. 1998; Casaux 2003). En nuestro caso, a través de los retrocálculos de porcentaje de pesos basados en los porcentajes numéricos, probablemente se sobrestimaron las proporciones de presas de gran tamaño y/o presas cuyos restos duros no se digieren con facilidad (ej. *Paranotothenia* spp., *Cottoperca gobio*, calamarete, pulpo) y se subestimaron las presas más pequeñas y/o blandas que se digieren con facilidad (ej. sardina, pejerrey y posibles invertebrados blandos). Por otro lado, este método nos permitió identificar las presas a un nivel taxonómico muy detallado y obtener información sobre frecuencia de ocurrencia y diversidad de presas que no se podrían haber obtenido con los análisis de isótopos estables por sí solos.

Modelos de mezcla isotópicos

Los modelos SIAR tienen muchas limitaciones y los resultados dependen, entre otros factores, de la geometría de los diagramas de mezcla y de la cantidad de recursos (presas) ingresadas en los modelos (Brett 2014; Phillips et al. 2014). Cuanto más recursos se ingresan a los modelos, más imprecisos serán los resultados, por esta razón es fundamental conocer las presas potenciales principales para el lugar de estudio y seleccionar un número reducido de recursos (presas o grupos ecológicos de presas). Sin información previa sobre sus principales presas, resulta indispensable complementar los modelos de mezcla isotópicos con métodos dietarios convencionales, como el análisis de pellets y/o regurgitados, a pesar de que insumen mucho tiempo de análisis en laboratorio bajo lupa.

También es recomendable trabajar en la medida que sea posible, con señales isotópicas del lugar y del período de estudio (Layman et al. 2012; Phillips et al. 2014). En este trabajo encontramos que las señales isotópicas tanto de los cormoranes como de las presas de las que obtuvimos muestras todos los años de muestreo presentaron muchísima variabilidad interanual (Fig. 3.5), por lo que el uso de valores isotópicos anuales recolectados en el lugar de estudio mejoró la calidad de los datos ingresados en los modelos.

La combinación de métodos dietarios convencionales e isotópicos, a través de la integración de información dietaria previa a los modelos SIAR, nos permitió reducir los intervalos de credibilidad de las proporciones de presas permitiéndonos una mejor interpretación de nuestros resultados. Es razonable preguntarse si la información previa podría conducir a sesgar las proporciones obtenidas, pero, un muy buen conocimiento de la dieta, de la historia natural de las especies y del uso de sus recursos corresponden a un aporte valioso que se pueden integrar a los modelos SIAR y permiten interpretar los resultados de manera crítica (ver Franco-Trecu et al. 2013).

La incorporación de información obtenida por análisis de pellets y regurgitados a los modelos de mezcla de valores isotópicos (obtenidos en sangre), como los realizados en este trabajo, junto a un diseño de estudio apropiado, ofrecen un marco de estudio robusto de la dieta asimilada en el tiempo en estas aves marinas simpátricas.

Nichos isotópicos

Los índices de amplitud de nicho basados en las proporciones dietarias obtenidas por los modelos SIAR informados (índices de Shannon-Wiener H') no presentaron tanta variabilidad interanual como los índices basados en las métricas isotópicas (AEEc y DMC) y probablemente integren menos errores. De hecho, el tamaño de las elipses isotópicas no solo refleja la diversidad de los recursos de un consumidor, sino que integra también la posible varianza en los valores isotópicos de las presas y las distancias euclidianas entre las diferentes presas, lo cual conlleva a errores asociados a la geometría en el espacio bivariado (Newsome et al. 2007).

Finalmente, el análisis del solapamiento de nichos isotópicos también tiene sus limitaciones, ya que pueden producir resultados mostrando superposiciones de nichos isotópicos que son “mentirosas” (Hobson et al. 1994; Newsome et al. 2007). Diferentes consumidores (ej. CCN – B) alimentándose de diferentes presas de similares valores isotópicos pueden presentar una superposición total de sus nichos isotópicos (áreas núcleos) cuando su dieta basada en los modelos de mezcla informados mostró el consumo de presas principales diferentes (segregación por lo menos parcial de la dieta). Además la amplitud de los nichos isotópicos y por ende su probabilidad de solapamiento, dependen mucho de la distancia euclidiana entre sus diferentes presas y de la dispersión de los valores isotópicos dentro de cada presa. Las diferencias en la dispersión en el espacio bivariado de los puntos de un consumidor no solo reflejan el uso de un espectro amplio de recursos, sino que pueden ser el reflejo de la magnitud de las diferencias isotópicas (distancias euclidianas) entre los diferentes recursos que componen su dieta (Matthews y Mazumder 2004).

La segregación de nichos isotópicos en cambio “no miente” ya que dos consumidores alimentándose de las mismas presas principales no podrían presentar una segregación total de sus nichos isotópicos (si los valores isotópicos corresponden al mismo período y lugar), por lo cual la separación de los nichos isotópicos permite inferir la segregación trófica (en los ejes estudiados) (Hobson et al. 1994). En nuestro caso, la separación del nicho del CI permitió corroborar que su dieta debía de diferir del CCN a pesar de presentar resultados de dieta por modelos de mezcla bastantes similares al

CCN (Fig. 3.14 y 3.15, probablemente debido a la falta de incorporar una o varias presas). En nuestro caso, el análisis de la segregación de nichos isotópicos resultó ser un buen complemento a los análisis dietarios convencionales y de modelos de mezcla isotópicos.

3.4.4 Conclusiones generales

Este capítulo basado en los análisis de isótopos estables permitió obtener información sobre diferentes aspectos del nicho ecológico de las cuatro especies de cormoranes: proporciones de las principales presas y nichos isotópicos, que a su vez reflejan el nivel trófico y el tipo de recurso utilizado. La información combinada de estos aspectos tróficos muestra un bajo solapamiento en el uso de los recursos tróficos, lo cual estaría indicando un alto grado de segregación. Si bien algunas presas fueron compartidas entre dos o más especies (ej. *Patagonotothen* spp., calamarete, pulpo), los cuatro especies presentaron estrategias tróficas bastantes diferentes.

El CG fue la especie que presentó la posición de nicho isotópico más alejada respecto a las demás especies con un nivel trófico bajo y el uso de recursos tróficos principalmente pelágicos. Fue la única especie en recurrir a la sardina, como presa principal. Un recurso abundante, pero que puede presentar fluctuaciones interanuales en su abundancia ya que depende de la deriva de larvas desde el sur de la provincia, donde en primavera desovan los adultos (Sánchez et al. 1995; Ciancio et al. 2015).

El CCN y el B fueron los que más solaparon sus nichos isotópicos, y presentaron niveles tróficos altos y presas mayormente bentónicas. Sin embargo, el pejerrey, el róbalo y *Paranotothenia magellanica* fueron las presas principales y exclusivas del B. Como discutimos en el capítulo 2, estas presas son más móviles que las presas del CCN lo cual estaría indicando que el B está haciendo uso de toda la columna de agua para alimentarse. El consumo de estos peces le permitiría reducir notablemente su solapamiento trófico con las demás especies, y en particular con el CCN.

El CCN es el más bentónico de todos y el que presentó la mayor diversidad de presas, siendo los peces *Patagonotothen* spp., zoárcidos, y el pulpo, las principales. Si bien el CCN comparte la presa *Patagonotothen* spp.

con el B, resulta razonable concluir que el solapamiento de los nichos isotópicos del CCN y del B observados algunos años se debe principalmente al solapamiento de los valores isotópicos de sus diferentes presas para estos mismos años.

Finalmente, el CI presentó valores intermedios al grupo CCN-B y al CG, haciendo uso de una gran variedad de recursos tanto pelágicos como bentónicos, y de niveles tróficos intermedios. El calamarete sería una de sus presas principales.

CAPÍTULO 4

SEGREGACIÓN ESPACIAL DE LAS ÁREAS DE ALIMENTACIÓN DE CUATRO ESPECIES SIMPATRICAS DE CORMORANES DE LA RÍA DESEADO

4.1 INTRODUCCIÓN

El principio de exclusión competitiva predice que dos especies similares no pueden coexistir usando de la misma forma un recurso que es limitante (Hutchinson 1957; Hardin 1960; Pianka 1981). El evitar la competencia interespecífica suele llevar a la partición del uso de los recursos en especies simpátricas (Pianka 1981). En las aves marinas la segregación de nichos puede expresarse por la utilización de diferentes recursos alimenticios, pero también por la explotación de distintas áreas, profundidades o hábitats de alimentación (Croxall 1987). Durante el período de crianza de pichones cuando la demanda por los recursos alimenticios se encuentra incrementada y la distancia de forrajeo más limitada, la segregación espacial en las áreas de alimentación es una de las posibles vía de escape a la competencia interespecífica (Weimerskirch et al. 1988; Gonzalez-Solis et al. 2000; Quillfeldt et al. 2015a; Rosciano et al. 2016).

Los cormoranes son un excelente modelo de estudio del solapamiento de las áreas de alimentación, debido a sus hábitos reproductivos coloniales, sus comportamientos y áreas de alimentación costeras que facilitan su observación (Schreiber and Clapp 1987; Nelson 2005). Existen muchos ejemplos, alrededor del mundo donde varias especies de cormoranes conviven en un mismo sitio. Nelson (2005) afirma que existiría una partición de los recursos entre las distintas especies que se alimentan en una misma localidad. Esta partición del uso del espacio para alimentarse puede expresarse a través de la utilización de diferentes áreas o hábitats dentro de una localidad, o bien diferencias en la zona de la columna de agua que es explotada (Nelson 2005).

Existen evidencias de que la distribución de especies similares en tamaño y hábitos tiende a ser complementaria en vez de solaparse. Ainley et

al. (1981) por ejemplo, estudiaron la ecología trófica de tres especies de cormoranes a lo largo de la costa Pacífica de Norteamérica y encontraron que la dieta de dos de ellos se solapaba parcialmente; y que cuando estas dos especies se encontraban en simpatria se alimentaban en microhábitats diferentes.

Además estudios más detallados, han demostrado que existe una alta flexibilidad del comportamiento de alimentación entre individuos de una misma especie y a nivel individual. Varias especies de cormoranes, pueden cambiar de una alimentación pelágica a una bentónica; o bien pescar individualmente, en grupo e incluso cooperativamente (Gremillet et al. 1998).

La Ría Deseado, con sus cuatro especies de cormoranes, es un sitio ideal para estudiar la segregación interespecífica en sus áreas de alimentación.

4.1.1 Antecedentes sobre el comportamiento de alimentación de las cuatro especies

Cormorán gris

En la Ría Deseado se estudiaron las áreas de alimentación y el comportamiento de buceo de dos de las cuatro especies de cormoranes: el cormorán gris (CG) y el cormorán cuello negro (CCN); siguiendo individuos adultos de la Isla Elena con equipos de radio-telemetría durante la etapa de incubación de 1999 (Frere et al. 2002, 2008; Gandini et al. 2005). Estos estudios mostraron que las áreas de alimentación de las dos especies se solaparon muy poco. Se observó que el CG se alimenta en la ría cerca de su colonia (< 3 km), en aguas poco profundas (< 15 m) con un patrón de buceo acorde a la explotación de presas bentónicas, mostrando una relación entre la duración de los viajes de alimentación y la altura de la marea. La mayoría de los viajes de alimentación se inician durante la marea baja, cuando las aves realizan viajes de alimentación más cortos presentando las tasas de buceo (buceos/h) más altas y, probablemente, minimizando el tiempo de descenso y ascenso al fondo en virtud de maximizar el tiempo de búsqueda y captura de alimento en el lecho marino. La duración de los buceos ($26,8 \pm 2,0$ s), de los viajes de alimentación ($1,2 \pm 0,8$ h) y la distancia máxima a la colonia ($1,9 \pm 0,9$ km) fueron cortos (Frere et al. 2002; Gandini et al. 2005). En algunos casos,

se observaron inmersiones mucho más cortas correspondiendo a la alimentación cooperativa en bandada sobre cardúmenes (Frere et al. 2002).

(Nasca et al. 2004) encontraron que, en las asociaciones de alimentación multiespecíficas en la Ría Deseado, el CG fue el cormorán con mayor ocurrencia dentro de estas bandadas (26 % de los casos). En un estudio de localización y caracterización de los sitios de alimentación del CG en la Ría Deseado se observó que la mayoría de los sitios de alimentación en la ría correspondían a aguas con profundidades menores a 10 metros y cuyos fondos eran constituidos por gravas; características presentes en solo el 4,3 % del total del área de la ría estudiado (Millones 2009).

Cormorán cuello negro

Las principales áreas de alimentación del CCN se situaron en la boca de la Ría Deseado, y se solaparon muy poco con las áreas del CG de la misma colonia (Isla Elena) (Frere et al 2008). Los CCN se alimentaron a mayor distancia de la colonia ($5,0 \pm 1,8$ km), realizaron viajes de alimentación ($2,9 \pm 0,8$ h) y buceos más largos ($39,3 \pm 7,9$ s) y se alimentaron principalmente en zonas cuyas profundidades varían entre 5 y 15 metros (Frere et al. 2008). En colonias de Chubut, donde el CCN no nidifica en simpatria con el CG (pero si con los CI y B en algunos casos), los CCN presentaron rangos de alimentación más acotados y viajes de alimentación un poco más cortos que cuando se reproduce en simpatria con el CG en Puerto Deseado (Quintana et al. 2002a; Frere et al. 2008). Las profundidades de las áreas de alimentación fueron similares a las observadas en la Ría Deseado (5 - 15 m) y la duración de los buceos similar o más larga (rango de los promedios de duración: 42 - 50 s) (Quintana et al. 2002a; Sapoznikow y Quintana 2003). Los CCN suelen alimentarse en forma solitaria y corresponden a la especie de la Ría Deseado que menos participó (2 %) de alimentación en bandada multiespecífica (Nasca et al. 2004).

Biguá

Hasta la fecha no se ha realizado ningún estudio sobre las áreas y el comportamiento de alimentación del B en la Ría Deseado. En Caleta Malaspina, Chubut, Quintana et al. (2004) estudiaron por medio de radio-

telemetría el comportamiento de buceo y las áreas de alimentación del B. En esta pequeña caleta (35 km²), donde viven en simpatría con el CI y el CCN, los B se alimentaban cerca de la costa (aprox. 1,3 km) en aguas de poca profundidad (10 m). Los B realizaron inmersiones de menor duración que las del CCN y el CI de la misma área (18,9 s vs. 47,2 y 94,8 s para el CCN y el CI, respectivamente). Los adultos reproductores se alimentaron a menos de 2,5 km de la colonia, principalmente en la boca de la caleta. Sin embargo, la falta de recepción de señales de radio durante casi el 50 % del tiempo que las aves pasaron fuera del nido sugirió que la búsqueda de alimento también podría también estar ocurriendo en aguas fuera de la caleta (Quintana et al. 2004). La alta variabilidad en la duración de las inmersiones y el tiempo de recuperación en superficie resultaron congruentes con técnicas de alimentación y dieta flexibles, coincidentes con el consumo de peces tanto pelágicos como bentónicos (Quintana et al. 2004). En la Ría Deseado, el B estuvo presente en el 24 % de las bandadas multiespecíficas estudiadas indicando que obtiene parte de su alimento de los cardúmenes de pequeños peces pelágicos (Nasca et al. 2004).

Cormorán imperial

Hasta la fecha no se ha realizado ningún estudio sobre las áreas y el comportamiento de alimentación del CI en la Ría Deseado, salvo en el marco del estudio de las asociaciones multiespecíficas de aves marinas que mostró que el CI participó en un 18 % de estas asociaciones (Nasca et al. 2004).

En colonias de Chubut, varios estudios utilizando radio-telemetría y registradores electrónicos de buceo mostraron que de las cuatro especies de cormoranes patagónicos, el CI es el que presenta la mayor capacidad de buceo (duraciones promedio de inmersiones: 24 - 164 s ; duración máxima: 280 s), alcanzando profundidades de hasta 70 m, y es la especie que más se aleja de la costa (hasta 23 km) y de su colonia (hasta 29 km) para alimentarse (Punta et al. 2003a; Quintana et al. 2007, 2011; Retana y Quintana 2009; Gómez Laich et al. 2011). En Punta León, Chubut, se observó que el tiempo dedicado a viajar y las distancias entre la colonia y los sitios de forrajeo fueron similares para ambos sexos, pero los machos y las hembras usaron áreas de forrajeo diferentes; las hembras cazaban cerca de la costa mientras los machos se

alimentaban en alta mar en aguas más profundas (Quintana et al. 2011). Se observó que las hembras presentaban mayor eficiencia de buceo que los machos a profundidades menores a 40 m, mientras los machos eran más eficientes buceando a profundidades mayores a 40 m. lo cual se relacionó a las diferencias de tamaño corporal entre sexos (machos de tamaño mayor que las hembras) (Quintana et al. 2011; Gómez Laich et al. 2012). Aunque se desconoce si esta segregación sexual en áreas y profundidades de alimentación está relacionada con un mecanismo de competencia interespecífica por el recurso, las diferencias observadas podrían ser simplemente una consecuencia de que los animales optimicen las capacidades físicas y fisiológicas de sus cuerpos (Quintana et al. 2011). En Caleta Malaspina, las áreas de alimentación del CI y del CCN que viven en simpatria mostraron un solapamiento parcial de sus áreas de alimentación atribuida a la posible abundancia de recursos, relacionada con la alta productividad primaria de la zona (Sapoznikow y Quintana 2003).

4.1.2 Efectos de la marea en la accesibilidad a los recursos tróficos

La Ría Deseado tiene una gran amplitud de marea (rango de amplitudes medias: 2,9 – 4,2 m, máximas: 5,2 m) que genera el movimiento de un gran volumen de agua y fuertes corrientes al subir y bajar la marea (Isla e Iantanos 2004). Los cambios que genera la marea en los niveles de agua y en la dirección de las corrientes afectarían la accesibilidad y la disponibilidad de ciertas presas, y por consiguiente el comportamiento de alimentación de las aves marinas. Nasca et al. (2004) observaron, por ejemplo, que el 66 % de los ensambles multiespecíficos de aves marinas se formó con marea subiendo, cuando los cardúmenes de pequeños peces, como la sardina y el pejerrey, entran en la Ría Deseado con la corriente. Por otro lado, en el CG el período de marea bajante parecía óptimo para iniciar los viajes de alimentación bentónicos, permitiéndole maximizar los tiempos de búsqueda de presas en el fondo de la ría y reducir los costos de buceo (Gandini et al. 2005). La marea baja también podría mejorar el éxito de capturas de peces que quedan atrapados y concentrados en piletones, como se ha observado en el B en otros sitios costeros (Morrison et al. 1978).

Objetivo

El objetivo principal del presente capítulo es determinar si existe una segregación trófica espacial entre las cuatro especies de cormoranes dentro de la Ría Deseado, comparando sus áreas de alimentación durante la estación reproductiva.

4.2 MÉTODOS

4.2.1 Muestreo

Durante tres temporadas (2010 a 2012) entre noviembre y febrero se realizaron censos a través de transectas con un bote semirrígido en la Ría Deseado para determinar las áreas de alimentación de las cuatro especies de cormoranes. Para ello se utilizó la metodología descrita por Millones et al. (2010) constando en realizar transectas perpendiculares a la costa (dirección N-S) y separadas entre sí por aproximadamente 300 m de distancia. Las observaciones se realizaron en días de poco viento para poder localizar los cormoranes en la superficie del agua, y desde ambas bandas de la embarcación hasta una distancia de aproximadamente 150m. Cada vez que fue observado un individuo o grupo de individuos buceando se registró su posición, utilizando un GPS, la hora, la especie y el número de individuos, distinguiendo si se alimentaba en forma solitaria o en bandada mono o multiespecífica (Fig. 4.1 y 4.2). Para el sector noreste de la boca de la Ría se realizaron las mismas observaciones pero desde la costa, ya que la presencia de roca y la poca profundidad de la costa en esta parte, no permitía acceder con la embarcación. El área total estudiada fue de 30,7 km², correspondiendo al sector comprendido entre la desembocadura de la ría y el fondo de la Bahía Uruguay (Fig. 4.3). Esta área corresponde a la zona de mayor presencia de cormoranes dentro de la Ría Deseado, y su límite interior (oeste) está definido por el cambio en turbidez y profundidad (Frere et al. 2008; Millones 2009). Durante las tres temporadas, se realizaron en total 14 recorridos completos del área, correspondiendo a un esfuerzo total en tiempo de 73,4 horas.



Figura 4.1. Recorriendo una transecta en bote semirrígido para registrar la presencia, tipo y cantidad (ver métodos) de cormoranes alimentándose en la Ría Deseado. Cormorán gris sobre el agua, durante una sesión de alimentación en forma solitaria.



Figura 4.2. Bandada de aves marinas multiespecífica alimentándose sobre un cardumen de pequeños peces. En esta imagen se observa la participación de las siguientes especies: gaviotín sudamericano y de pico amarillo, pingüino de Magallanes, biguá y gaviota cocinera.

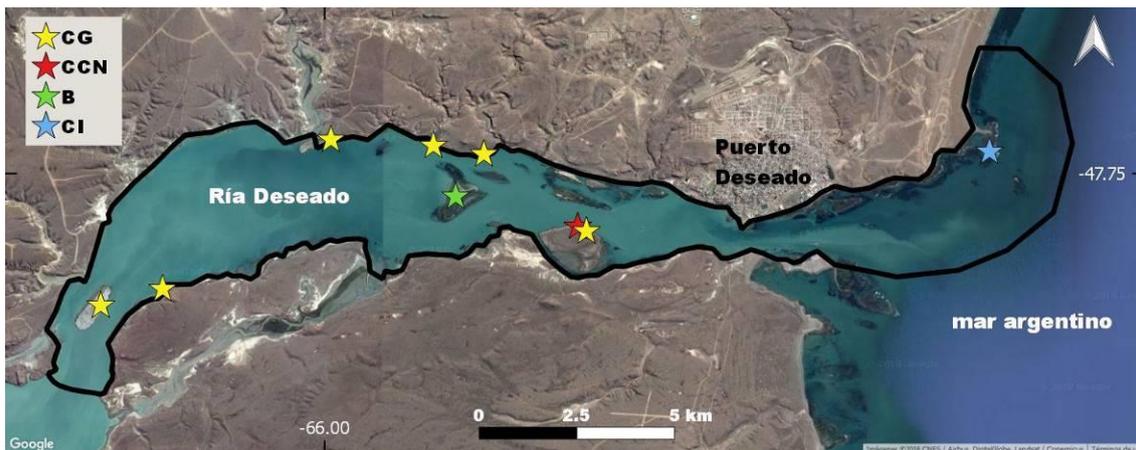


Figura 4.3. Límites del área cubierta para el estudio de las áreas de alimentación de los cormoranes en la Ría Deseado y su embocadura (borde negro). Las estrellas marcan las colonias reproductivas de las diferentes especies (apostadero no reproductivo en el caso del CI). CG: cormorán gris, B: biguá, CCN: cormorán de cuello negro, CI: cormorán imperial.

4.2.2 Análisis de datos espaciales

Las áreas de alimentación de cada especie se obtuvieron con el análisis kernel de las localizaciones de los muestreos utilizando la extensión “Animal Movement” en el software ArcView 3.2 (Worton 1989; Hooge y Eichenlaub 1997). Para cada especie se calcularon las áreas kernel de 50, 75 y 90 % comprendidas dentro de los límites naturales de la Ría Deseado, que son indicadoras de las áreas que contienen X % del volumen de una distribución de probabilidad de densidad (Wood et al. 2000). Para ello se usaron: 1) todas las localizaciones (incluyendo bandadas y solitarios) y 2) solo las localizaciones de solitarios (excluyendo las bandadas). Las áreas del 50 % corresponden a las áreas de alimentación de mayor intensidad de uso (áreas núcleo) y estas áreas son las que se utilizaron para la mayoría de los análisis. Los anchos de banda h (smoothing factor) utilizados para los análisis kernel fueron calculados con el paquete “adehabitat” (Calenge 2006) en R 3.4.1 (R Core Team 2017).

Se calcularon los porcentajes de solapamiento espacial de las áreas núcleo entre las diferentes especies para los dos conjuntos de datos por

separado (1: con todos los registros y 2: solo solitarios). Las figuras se realizaron en el software QGIS 2.18 (QGIS Development Team 2017).

Para determinar a qué distancia de la(s) colonia(s) (o apostadero en el caso del CI) se situaron las áreas de alimentación, se calculó para cada especie la distancia media entre cada localización y la colonia más cercana, para los dos conjuntos de datos por separado (1: con todos los registros y 2: solo solitarios). Se analizó también la distribución espacial de las localizaciones de alimentación calculando el índice del vecino más cercano NNI (Nearest Neighbour Index), que se basa en la distancia media entre localizaciones más cercanas, y cuyo valor varía entre 0 (patrón agrupado) y 1 (patrón de dispersión aleatorio) (Clark y Evans 1954). Estos últimos análisis se realizaron en el software QGIS 2.18 (QGIS Development Team 2017).

4.2.3 Análisis del comportamiento de alimentación en relación a la marea

Para analizar el comportamiento de alimentación en relación a la marea, se definieron seis categorías dividiendo el ciclo completo de marea en categorías de tiempo equivalentes, que se diferencian por la dirección de la corriente y/o la altura de la marea: "Baja", "Subiendo Baja", "Subiendo Alta", "Plea", "Bajando Alta" y "Bajando Baja". Se atribuyó a cada individuo registrado la categoría de marea correspondiendo, calculada en base a la hora del registro y la hora de la marea baja más cercana (datos Servicio de Hidrografía Naval). Ya que el esfuerzo de muestreo difería entre las diferentes categorías de marea (promedio: 734 minutos, rango: 315-1.030) se corrigieron los números de individuos (N) registrados en cada categoría con un factor de corrección (F_{corr}) basado en el esfuerzo de muestreo realizado en cada categoría (t_{cat}).

$$N_{corr} = N * F_{corr}$$

$$\text{donde } F_{corr} = t \frac{total}{cat}$$

Para cada especie se calculó el porcentaje de individuos registrados en cada categoría de marea (N_{corr}): 1) considerando todos los individuos observados,

2) considerando solo los individuos que se alimentaban en forma solitaria y 3) considerando solo los individuos que se alimentaban en bandadas mono- o multiespecíficas. Los análisis estadísticos se realizaron en R 3.4.1 (R Core Team 2017).

4.3 RESULTADOS

4.3.1 Comportamiento de alimentación

Se registraron en total 2.526 localizaciones de cormoranes alimentándose en la Ría Deseado durante las tres temporadas (CI: 44 %, CG: 26 %, B: 21 % y CCN: 9 %, Tabla 4.1). Las proporciones relativas de registros de alimentación que se obtuvieron para los CG, CCN y B fueron acordes a las proporciones de individuos nidificantes de estas tres especies en la ría (χ^2 : 1,94, $p = 0,38$; Tabla 4.1).

	Registros de alimentación			Adultos reproductores	
	N	N/N4sp (%)	N/N3sp (%)	N	N/N3sp (%)
Cormorán gris	668	26	47	575	42
Biguá	523	21	37	599	44
Cormorán cuello negro	219	9	16	188	14
Cormorán imperial	1.116	44			
Total	2.526			1.362	

Tabla 4.1. Números y proporciones de registros de alimentación para cada especie en la Ría Deseado, y números y proporciones de individuos nidificando en la Ría Deseado (número de parejas x 2). N/N4sp: proporción de cada especie en relación a las cuatro especies de estudio. N/N3sp: proporción de cada especie en relación a las tres especies que nidifican en la ría (no incluye al cormorán imperial).

El 51 % de los registros correspondieron a cormoranes alimentándose en bandadas mono o multiespecíficas y el resto a cormoranes alimentándose en forma solitaria o agrupaciones sueltas (Tabla 4.2). Se registró un total de 27 bandadas involucrando una o varias especies de cormoranes, que contenían en promedio 44 ± 55 individuos de cormoranes. El 52 % de las bandadas involucró una sola especie de cormorán (N_{CI} : 6, N_{CG} : 5, N_B : 3), el 37 %

involucró a dos especies ($N_{CG-B}:5$, $N_{CG-CI}: 2$, $N_{CI-B}: 2$, $N_{CG-CCN}: 1$), y el 11 % involucró a tres especies (CG, B y CI). El CCN fue la única especie que se alimentó en forma solitaria en el 99 % de los casos (Tabla 4.2).

	Todos <i>n</i>	Solitarios %	Bandadas %
Cormorán gris	668	56,3	43,7
Cormorán cuello negro	219	99,5	0,5
Biguá	523	48,6	51,4
Cormorán imperial	1.116	35,0	65,0
Total	2.526	48,9	51,1

Tabla 4.2. Número total y porcentaje de registros de alimentación en solitario y en bandadas mono o multiespecíficas, para cada una de las especies de estudio.

Cuando la alimentación se dio en bandadas, las categorías de marea más utilizadas fueron: “subiendo alta”, “plea” y “subiendo baja”, en cambio cuando se alimentaron en forma solitaria se utilizaron todas las categorías de marea (Tabla 4.3). La proporción de registros de alimentación en bandadas fue más alta en primavera que en verano (69 % vs. 23 % de los registros ; $\chi^2: 22,7$; $p < 0,001$). La proporción de registros de alimentación en solitario, en cambio, fue más alta en verano que en primavera (67 vs. 31 % de los registros; $\chi^2: 19,03$; $p < 0,001$).

	CG			CCN			B			CI		
	todos	band	solit									
<i>Ncorr</i>	607	230	377	225	1	224	438	194	244	997	596	401
bajando alta	8	5	10	12	0	12	7	0	12	13	1	31
bajando baja	9	0	14	23	0	23	9	0	15	4	0	11
baja	11	0	19	17	0	17	12	0	22	5	0	12
subiendo baja	16	18	15	19	0	19	21	19	22	9	7	11
subiendo alta	28	57	10	14	100	14	45	81	18	35	50	14
plea	28	20	32	15	0	15	6	0	11	34	42	21

Tabla 4.3. Porcentaje de uso de las seis categorías de marea por parte de cada especie de cormorán. Para cada especie se calculó el porcentaje de registros en cada categoría de marea considerando: 1) todos los registros (“todos”), 2) los individuos que se alimentaban en forma solitaria solamente (“solit”) y 3) considerando los individuos

que se alimentaban en bandadas solamente (“band”). N_{corr} = número de registros (corregido por esfuerzo de marea, ver métodos).

El análisis espacial de las localizaciones de alimentación de las diferentes especies arrojó valores de NNI (Nearest Neighbor Index – vecino más cercano) < 1 , indicando que los patrones de distribución de las localizaciones fueron siempre agrupados (Tabla 4.4, rango valores estadísticos Z: -16,2 a -47,9; todos los $p < 0,001$). En el CI, CG y B las distribuciones incluyendo todos los registros (solitarios y bandadas) fueron más agrupadas (valores NNI menores) que incluyendo solo los registros solitarios (Tabla 4.4). Considerando solo los registros solitarios el B y el CG fueron las especies que presentaron patrones de distribución más agrupados; el CCN y el CI patrones de distribución menos agrupados (Tabla 4.4).

A) SOLITARIOS Y BANDADAS					B) SOLO SOLITARIOS				
	n	Distancia (m) media a colonia (rango)	NNI (vecino cercano)	Área 95% (km ²)		n	Distancia (m) media a colonia (rango)	NNI (vecino cercano)	Área 95% (km ²)
CG	669	1.075 (61-6.618)	0,24	17,6	CG	376	1.060 (61-6.618)	0,31	18,9
CCN	-	-	-	-	CCN	218	3.520 (122-9.438)	0,42	17,4
B	523	2.987 (376-10.168)	0,21	10,9	B	253	5.224 (376-10.168)	0,29	15,5
CI	1.117	4.115 (177-16.998)	0,25	8,8	CI	387	9.413 (220-16.998)	0,38	27,2

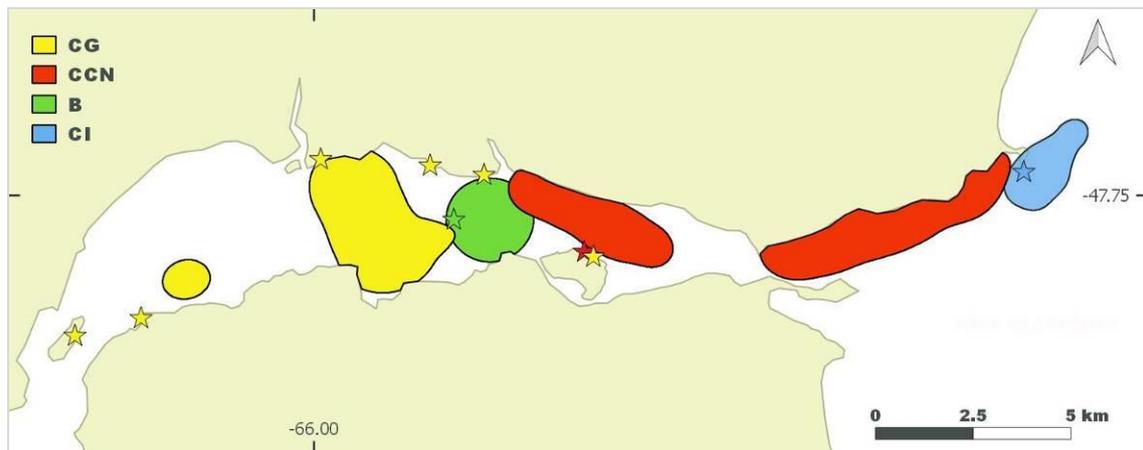
Tabla 4.4. Distancia media a la colonia o apostadero más cercano (en metros; rango entre paréntesis), NNI (Nearest Neighbor Index): índice de vecino más cercano, y área kernel del 95 % (km²) para cada especie y para: A) todos los registros (solitarios y bandadas), y B) solo los registros solitarios (excluyendo las bandadas). Se presentaron los resultados del CCN en B) (solo solitarios) ya que no se observaron individuos alimentándose en bandadas.

4.3.2 Solapamiento espacial de las áreas de alimentación

Considerando las áreas de alimentación núcleo (kernel 50 %) del conjunto de dato completo (solitarios y bandadas), el porcentaje de solapamiento espacial en el uso de áreas de alimentación entre pares de especies de cormoranes en la Ría Deseado fue muy bajo (porcentaje promedio de solapamiento: 1,0; rango: 0 – 7,1; Fig. 4.4a y Tabla 4.5a). Considerando solo los registros de alimentación en forma solitaria, el solapamiento de las

áreas núcleo fue bajo para todos los pares, salvo para el par B-CCN (porcentaje promedio de solapamiento: 15,2; rango: 0 – 82,3; Fig. 4.4b y Tabla 4.5b). El B fue la especie que más solapó su área núcleo con la de otra(s) especie(s) (solapamiento con el CCN), seguido por el CI (solapamiento con CG y CCN). Los CG y CCN fueron las especies que menos solaparon sus áreas núcleo con las otras especies (Fig. 4.4b y Tabla 4.5b).

A) SOLITARIOS Y BANDADAS:



B) SOLO SOLITARIOS:

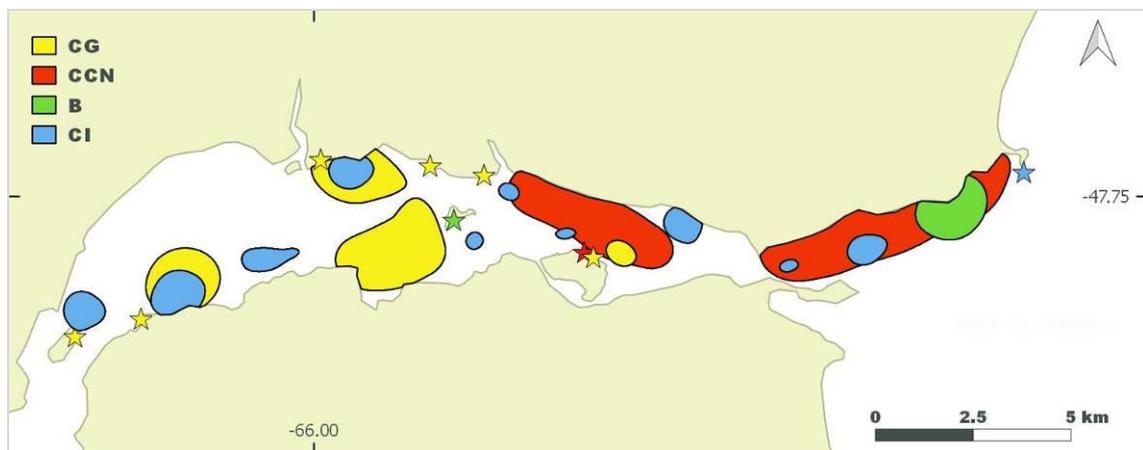


Figura 4.4. Mapa de uso de áreas de alimentación (kernel 50 %) de las cuatro especies de cormoranes en la Ría Deseado teniendo en cuenta: A) todos los registros (solitarios y bandadas, N_{total} : 2.526), y B) solo los registros solitarios (N_{total} : 1.240). CG: amarillo, CCN: rojo, B: verde, CI: azul. Observación: para el CCN no se registraron eventos de alimentación en bandadas.

A) SOLITARIOS Y BANDADAS						B) SOLO SOLITARIOS					
	Área (km ²)	% Solapamiento					Área (km ²)	% Solapamiento			
		CG	CCN	B	CI			CG	CCN	B	CI
CG	4,0	-	0	0,4	0	CG	4,0	-	3,8	0	20,3
CCN	5,1	0	-	2,3	0,2	CCN	5,1	3,1	-	12,8	7,3
B	1,6	1,1	7,1	-	0	B	0,8	0	82,3	-	0
CI	1,2	0	0,7	0	-	CI	2,2	36,5	16,4	0	-

Tabla 4.5. Dimensión de las áreas de alimentación (kernel 50 %) de cada especie y porcentaje de solapamiento con las áreas de las demás especies, teniendo en cuenta: A) todos los registros (solitarios y bandadas, N_{total} : 2.526), y B) solo los registros solitarios (N_{total} : 1.240).

Cormorán gris

El 26 % de todos los registros de cormoranes, obtenidos durante las tres temporadas, correspondió al CG (el 47 % considerando solo las tres especies nidificando en la Ría) (Tabla 4.1). Del total de registros del CG, 44% correspondieron a individuos alimentándose en bandadas mono o multispecíficas sobre cardúmenes y el 56 % a individuos alimentándose de manera solitaria (Tabla 4.2). El 95 % del comportamiento de alimentación en bandadas ocurrió cuando la marea estaba subiendo o alta (18 % “subiendo baja”, 57 % “subiendo alta”, 20 % “plea”), el 5 % restante durante marea “bajando alta” (Tabla 4.3). La cantidad de individuos de CG involucrados en las bandadas fue en promedio 14 ± 21 ($n = 21$). La proporción de registros de alimentación en bandadas fue similar en primavera y verano (40 % vs. 49 %, χ^2 : 0,837; $p = 0,36$).

En cuanto a los individuos que se alimentaron en forma solitaria, si bien lo hicieron en todas las categorías de marea, se observaron diferencias entre categorías (χ^2 : 74,1; $p < 0,001$): la categoría más usada fue la “plea” (32 %) y las menos usadas fueron “bajando alta” y “subiendo alta” (Tabla 4.3). La proporción de registros en solitarios fue similar en primavera y verano (60 % vs. 52 % de los registros solitarios, χ^2 : 0,663; $p = 0,42$).

Las áreas de alimentación (probabilidades del 50, 75 y 95 %) del CG se situaron en zonas de profundidades < 15 m (referencia: carta náutica 403600

del Servicio de Hidrografía Naval de Argentina) en el oeste y centro del área de estudio, y excluyeron la zona de la boca de la ría (este del área de estudio) (Figs. 4.4 y 4.6). La distancia promedio a la colonia más cercana fue de $1,1 \pm 0,6$ km ($n = 669$); y correspondió a la distancia a la colonia más corta de todas las especies de estudio (Tabla 4.4).

Las áreas principales de uso (kernel 50 %), considerando tanto individuos solitarios como aquellos alimentándose en bandadas, mostraron una clara segregación espacial con las de las otras tres especies de cormoranes (solo un solapamiento de 0,4 % con el B, Fig. 4.4a, Tabla 4.5a). Por su parte, las áreas principales de uso (kernel 50 %) de los individuos solitarios presentaron un solapamiento mayor (i.e. 20,3 % con las áreas del CI y 3,8 % con las del CCN (Fig. 4.4b, Tabla 4.5b).

Cormorán cuello negro

Solo el 9 % de los registros de cormoranes alimentándose correspondió al CCN (el 16 % considerando solo las tres especies de cormoranes nidificando en la Ría: CG, CCN y B) (Tabla 4.1). Los CCN se alimentaron en forma solitaria; solo en una oportunidad se observó un CCN en una bandada multiespecífica (Tabla 4.2). El 59 % de los individuos se alimentaron durante condiciones de marea baja (categorías: “bajando baja”, “baja” y “subiendo baja”; χ^2 : 10,23; $p = 0,07$, Tabla 4.3).

Sus áreas de alimentación se situaron en el interior y en la boca de la ría (centro y este del área de estudio) (Figs.4.5 y 4.6). La distancia promedio a la colonia fue $3,5 \pm 2,2$ km ($n = 218$; Tabla 4.4). Las principales áreas de uso (kernel 50 %) se situaron principalmente en la costa norte y alrededor de las islas, bancos y rocas en zonas de profundidades menores a 10 m donde se encuentran bosques de macroalgas (*Macrocystis pyrifera*) (referencia: carta náutica 403600 del Servicio de Hidrografía Naval de Argentina). Las áreas principales de uso (kernel 50 %) considerando todos los registros del resto de las especies presentaron poco solapamiento (ej. 2,3 % con el B y 0,2 % con el CI (Fig. 4.4a, Tabla 4.5a). El solapamiento de las áreas principales de uso fue más alto al considerar solo los registros de individuos solitarios del resto de las especies (i.e., 12,8 % con el B; 7,3 % con el CI y 3,1 % con el CG (Fig. 4.4b, Tabla 4.5b).

Biguá

El 21 % del total de los registros de cormoranes alimentándose en la Ría, obtenidos durante las tres temporadas, correspondió al B (el 37 % considerando solo las tres especies nidificantes) (Tabla 4.1). Del total de registros del B, 49% correspondieron a individuos alimentándose en bandadas mono o multispecíficas sobre cardúmenes y el 51 % a individuos alimentándose de manera solitaria (Tabla 4.2). La alimentación en bandadas ocurrió solamente cuando la marea se encontraba subiendo (81 % “subiendo alta”, 19 % “subiendo baja”) e involucró un promedio de 17 ± 26 individuos de B por bandada ($n = 16$). La proporción de registros de alimentación en bandadas fue más alta en primavera que en verano (67 % vs. 26 % de los registros, χ^2 : 17,9; $p < 0,001$). El 59 % de los individuos que se alimentó en forma solitaria lo hizo durante condiciones de marea baja (categorías “bajando baja”, “baja” y “subiendo baja”, χ^2 : 7,9, $p = 0,005$; Tabla 4.3). La proporción de registros de alimentación en solitario fue más alta en verano que en primavera (74 vs. 33 %, χ^2 : 15,6; $p < 0,001$).

Las áreas de alimentación se situaron en el interior de la ría y en la boca de la misma (centro y este del área de estudio). En promedio, los B se alimentaron a $3,0 \pm 3,1$ km ($n = 523$) de la colonia cuando se consideraron todos los registros y a $5,2 \pm 3,0$ km ($n = 253$) cuando se consideraron solo los registros en solitario (Tabla 4.4). El área de uso principal (kernel 50 %) teniendo en cuenta todos los registros fue pequeña (1,6 km²), y se situó muy cerca de la colonia al este de la Isla de los Pájaros y presentó muy poco solapamiento con las áreas utilizadas por el resto de las especies: 7,1 % con el CCN y 1,1 % con el CI (Fig. 4.4a, Tabla 4.5a). Al considerar solo los registros solitarios, la superposición de las áreas principales de alimentación (0,8 km²) fue del 82,3 % (superponiéndose con las áreas del CCN únicamente) y estas áreas se ubicaron en la costa norte de la boca de la ría en zonas de poca profundidad (< 10 m) donde se encuentran bosques de macroalgas (*Macrocystis pyrifera*) (Fig. 4.4b, Tabla 4.5b).

Cormorán imperial

El 44 % de todos los registros de cormoranes, obtenidos durante las tres temporadas, correspondía al CI (Tabla 4.1). Del total de registros del CI, 65 % correspondieron a individuos alimentándose en bandada y 35 % a individuos alimentándose de manera solitaria (Tabla 4.2). El 99 % del comportamiento de alimentación del CI en bandada ocurrió cuando la marea estaba subiendo o alta (7 % “subiendo baja”, 50 % “subiendo alta”, 42 % “plea”; χ^2 : 576,2; $p < 0,001$, Tabla 4.3) e involucraba en promedio 38 ± 56 individuos por bandada ($n = 19$). La proporción de registros de alimentación en bandada fue más alta en primavera que en verano (92 % vs. 9 %, χ^2 : 66,8; $p < 0,001$). El 66 % de los individuos que se alimentaba en forma solitaria (o agrupaciones sueltas) lo hicieron durante marea alta (31 % “bajando alta”, 21 % plea y 14 % “subiendo alta”, χ^2 : 41,5; $p < 0,001$; Tabla 4.3). La proporción de registros de alimentación en solitario fue más alta en verano que en primavera (91 % vs. 9 %, χ^2 : 67,8; $p < 0,001$).

La distribución y el tamaño de las áreas de alimentación (kernel 95 %) variaron mucho considerando todos los registros (bandadas y solitarios) o solo los registros solitarios. Considerando todos los registros, las áreas fueron muy discontinuas y contaron con una superficie total pequeña (8.8 km²), y una distancia media al apostadero de $4,1 \pm 5,1$ km ($n = 1.117$); en cambio considerando los registros de solitarios únicamente, el área fue más grande (27 km²), ocupó casi toda el área de estudio y presentó una distancia media al apostadero de $9,4 \pm 4,7$ km ($n = 387$; Tabla 4.4).

Las principales áreas de uso (kernel 50 %) considerando todos los registros (incluyendo las bandadas), fue muy reducida (1,2 km²), se situó muy cerca de su principal apostadero no-reproductivo (Península Foca) situado en el límite entre la boca de la ría y el mar y presentó muy poco solapamiento con las demás especies: 0,7 % con el CCN (Fig. 4.4a y Tabla 4.5a). En cambio cuando se consideraron solo los registros solitarios, las principales áreas de uso (kernel 50 %) del CI (2,2 km²) se encontraron distribuidas de manera discontinuas por toda la ría (Figs. 4.4b y Fig. 4.6), y solaparon el 36,5 % con las áreas del CG y el 16,4 % con las del CCN (Fig. 4.4b y Tabla 4.5b).

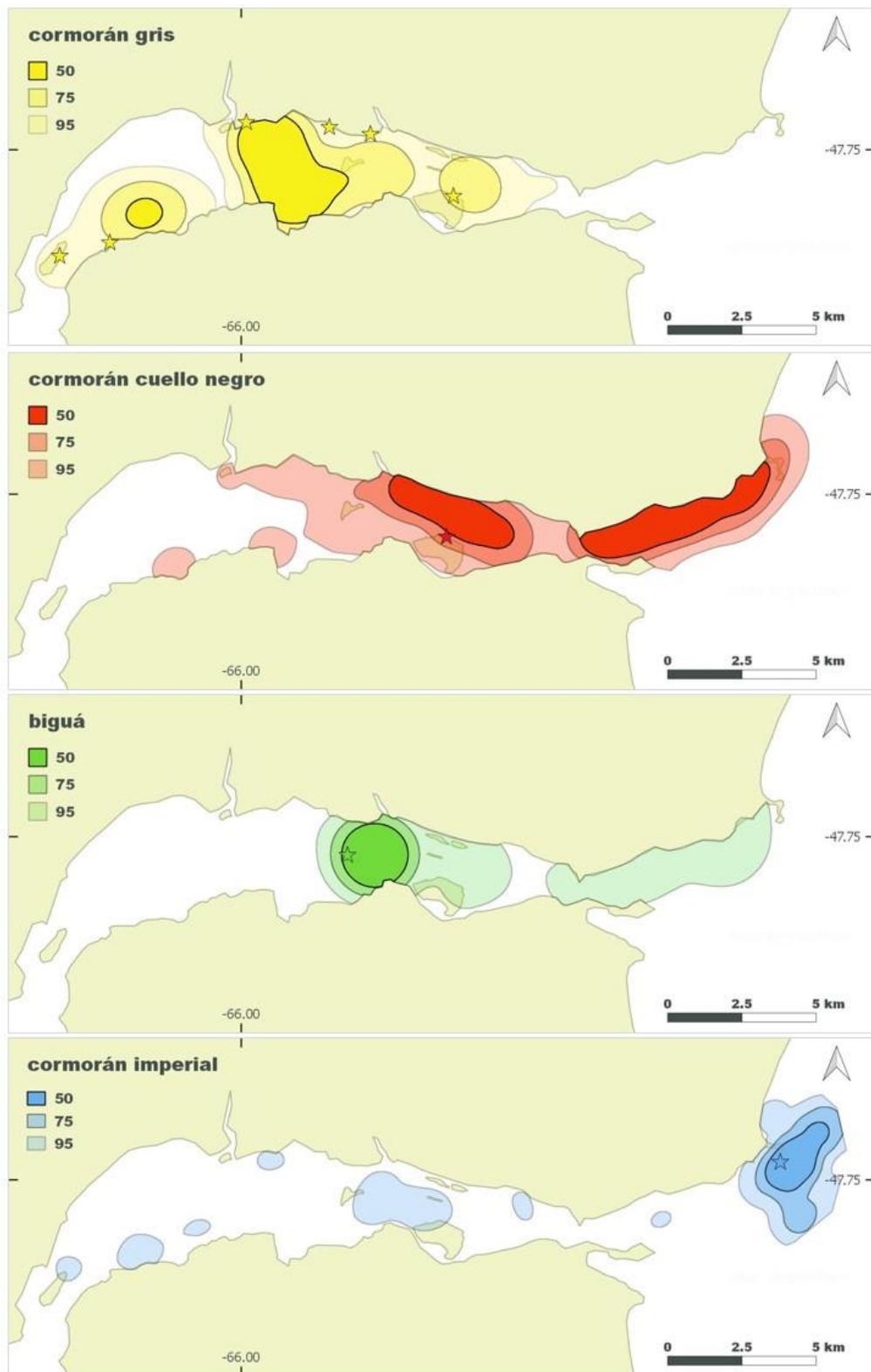


Figura 4.5. Uso de áreas de alimentación en la Ría Deseado de las cuatro especies de cormoranes estudiadas. Se incluyen en todos los caso tanto los registros de individuos solitarios como aquellos alimentándose en bandadas (N_{CG} : 668, N_{CCN} : 219, N_B : 523, N_{CI} : 1116). Se muestran las probabilidades de presencia del 50, 75 y 95 % obtenidos por análisis kernel.

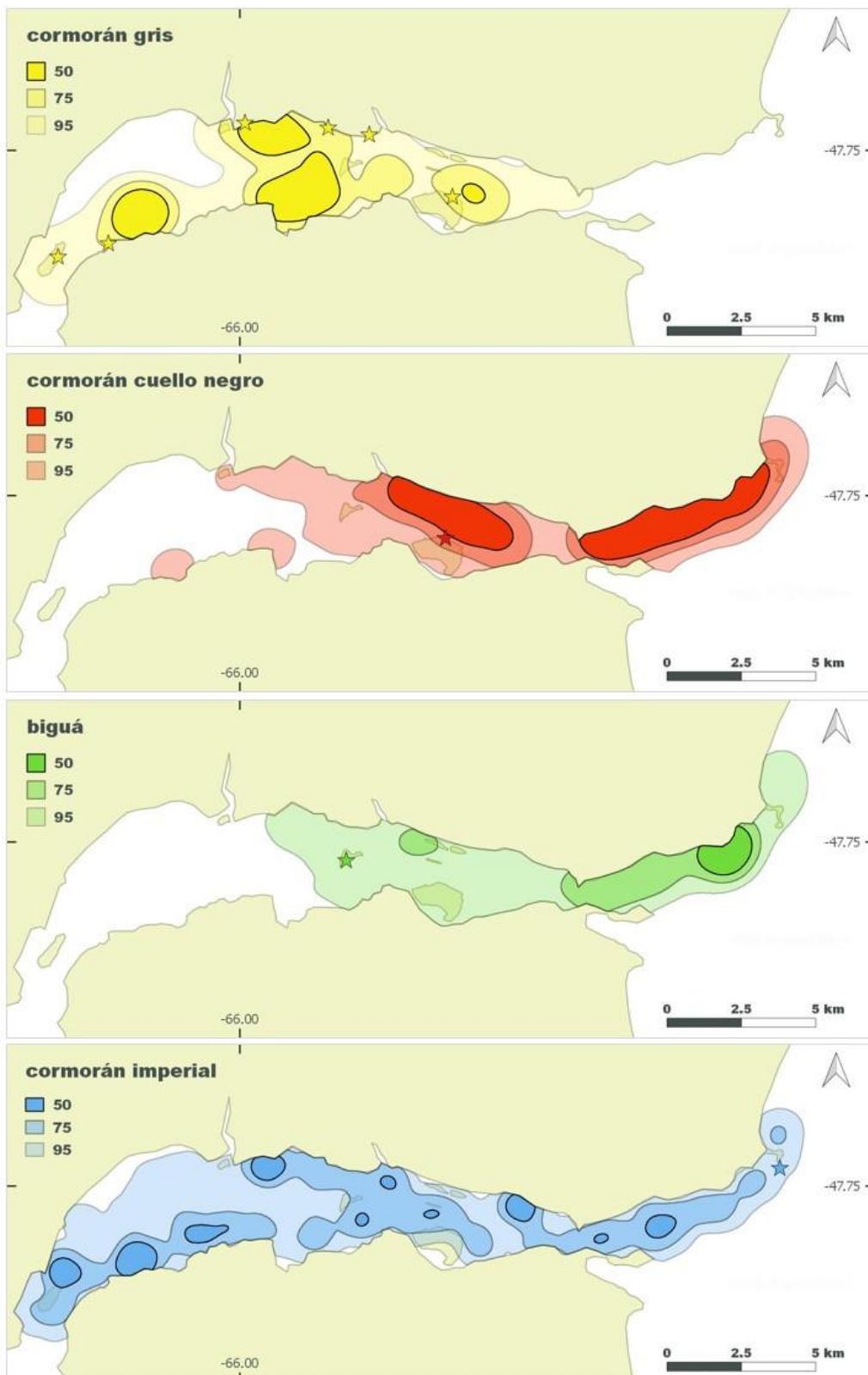


Figura 4.6. Uso de áreas de alimentación en la Ría Deseado de las cuatro especies de cormoranes estudiadas. Se incluyen solo los registros de individuos solitarios (N_{CG} : 376, N_{CCN} : 219, N_B : 254, N_{CI} : 391). Se muestran las probabilidades de presencia del 50, 75 y 95 % obtenidos por análisis kernel

4.4 DISCUSIÓN

4.4.1 Partición espacial de las aéreas de alimentación y segregación trófica

Nuestros resultados considerando la totalidad de los registros (bandadas y solitarios) muestran que de manera general existe un muy bajo solapamiento de las principales áreas de alimentación (kernel 50 %) de las cuatro especies de cormoranes en la Ría Deseado. Las diferentes especies de cormoranes segregan sus áreas principales de alimentación. El tamaño reducido de las áreas de alimentación, la cercanía a las colonias de nidificación y el bajo solapamiento interespecífico podría explicarse por una utilización eficiente del espacio por parte de las diferentes especies nidificando en la Ría Deseado. En otras especies de cormoranes se encontró que la utilización eficiente del espacio de alimentación fue el resultado de un comportamiento selectivo/especializado conllevando al uso de áreas de alimentación restringidas, alta fidelidad a determinados sitios y de un comportamiento oportunista, evidenciado por su flexibilidad en los patrones de buceo y/o el tipo de presas consumidas (Grémillet et al. 1998, 1999, Kotzerka et al. 2011, Camperasse et al. 2017). En nuestro trabajo tres de las cuatro especies estudiadas (CG, B y CI) mostraron un comportamiento flexible pudiendo alimentarse tanto en solitario (sobre recursos bentónicos principalmente) como en bandadas (sobre recursos pelágicos) permitiéndoles utilizar de manera eficiente el espacio y el tiempo en cercanía a sus colonias reproductivas o apostaderos. En efecto, además de alimentarse en forma solitaria en ciertas áreas, estas tres especies suelen aprovechar los cardúmenes de pequeños peces pelágicos que se forman en la ría y lo hacen con frecuencia en cercanía a sus colonias / apostaderos, resultando en un bajo solapamiento interespecífico y una segregación casi total de las principales áreas de alimentación.

Sin embargo, considerando la posible superabundancia temporaria de recurso que ocurre cuando los cormoranes se alimentan en bandadas resulta difícil interpretar la segregación espacial observada a través de la teoría de la exclusión competitiva, ya que esta abundancia de recurso podría relajar las tensiones competitivas (Furness y Barrett 1985). Además los cardúmenes al ser altamente móviles podrían atravesar áreas de alimentación de las

diferentes especies, por más que estas no se encuentren superpuestas, lo que podría resultar en un posible solapamiento del nicho trófico y una eventual competencia interespecífica (Wilson 2010). Por estas razones, y si bien el hecho de participar o no de bandadas puede reflejar diferencias interespecíficas en las estrategias tróficas, la discusión sobre la partición espacial del recurso como resultado del principio de competencia se debería basar en los resultados de segregación espacial de los registros solitarios únicamente.

Cuando se consideraron solamente los registros solitarios, sorprendentemente el solapamiento fue un poco más alto. Debido a que las bandadas se forman con la presencia de un recurso abundante (ej. los cardúmenes de pequeños peces) que puede ser aprovechado por una gran cantidad de predadores en forma simultánea sin implicar competencia interespecífica resulta razonable pensar que el solapamiento de las áreas de alimentación de las diferentes especies al incluir en el análisis los registros de bandadas, sea más importante que cuando se consideran solo los registros de alimentación solitaria. Sin embargo, nuestros resultados indican un solapamiento menor de las áreas de alimentación cuando las localizaciones dentro de bandadas son incluidas en el análisis. Esto se debe a que los cardúmenes fueron principalmente aprovechados en cercanía a las diferentes colonias o apostaderos (CG, B y CI) lo cual resultó en una mayor segregación de las áreas de alimentación.

Los pares que más segregaron (menos solaparon) sus principales áreas de alimentación en solitario fueron el CG con el B, y el CG con el CCN. Las áreas de uso obtenidas para estas últimas dos especies coinciden con las áreas obtenidas por telemetría (Frere et al. 2008) y confirman la partición espacial de las áreas de alimentación de estas dos especies a pesar de que comparten un sitio de reproducción (colonia de Isla Elena). Esto es consistente también con los resultados de dieta y nichos isotópicos (cap. 2 y 3) que mostraron una alta segregación y el uso de recursos tróficos muy diferentes.

Por el contrario, el B fue la especie que más solapó su área de alimentación con otra especie (consideraron solo los registros solitarios), el CCN, indicando que no estaría particionando del todo su nicho en el eje espacial. El área de solapamiento corresponde a la costa noreste de la ría

donde se encuentran bosques de Cachiyuyo y fondos rocosos que suelen albergar peces del género *Patagonotothen* spp. (Vanella et al. 2007); presa que ambas especies comparten. Sin embargo la dieta del CCN integra numerosos otras especies bentónicas, principalmente invertebrados, que el B no consume. Y la dieta del B integra otras especies de peces no consumidas por el CCN: peces móviles de un espectro ecológico bastante variable (ver cap. 2). Como discutido en el capítulo 2 en base a los resultados de dieta, el B tendría un comportamiento de alimentación y de buceo mucho más flexible que el CCN haciendo uso de toda la columna de agua. Esta descripción coincide con el comportamiento de alimentación observado en Caleta Malaspina (Chubut) donde las duraciones y profundidades de buceo fueron menores y mucho más variables que las del CCN y del CI en el mismo sitio (Quintana et al. 2004). La mitad de los registros obtenidos en la Ría Deseado para el B correspondieron a registros de alimentación en bandada, por lo que el solapamiento de las principales áreas de alimentación en solitario solo reflejan a la mitad de los registros de B; probablemente el aprovechamiento de cardúmenes de pejerrey y otras presas más móviles por parte del B permiten disminuir la competencia con el CCN por presas estrictamente bentónicas.

Finalmente, el análisis de las áreas de alimentación del CI dentro de la Ría Deseado corresponde a un caso particular ya que esta especie no reproduce en la ría (la colonia más cercana, Isla Chata, se encuentra a 20 km de distancia de su desembocadura). Por otro lado, por la metodología usada no se pudo determinar el estado reproductivo de los individuos observados. Debido a estas limitaciones se dificulta la comparación del CI con las otras especies y la interpretación de los resultados en un contexto de segregación trófica de nicho de especies simpátricas. Por ejemplo, es muy probable que gran parte de los registros de primavera correspondan a los individuos no reproductores que usan la Península Foca de apostadero. La presencia del CI en la ría fue mayor en verano que en primavera, posiblemente porque los adultos de la numerosa colonia de la Isla Chata (aprox. 12.000 individuos, ver cap. 5) pueden haber ampliado su rango de alimentación, durante la época de cría de pichones (enero) cuando la demanda de recursos y la competencia intraespecífica eran mayores, y sobre todo después de la independencia de sus pichones cuando ya no necesitaban volver a la colonia (febrero). Si bien se

desconoce el estado reproductivo de los individuos observados, el CI fue la especie para la cual se obtuvo la mayor cantidad de registros en la ría (44 %). Sus áreas núcleo en la ría estuvieron distribuidas en pequeños parches por todo el área de estudio indicando que el CI estaría usando los diferentes hábitats de la ría sin preferencias muy marcadas, acorde a su comportamiento generalista y oportunista que incluye un amplio rango de profundidades de buceo (Punta et al. 2003a; Retana y Quintana 2009; Gómez Laich et al. 2012) y una dieta muy diversa (cap. 2 y 3).

El CI solapó parcialmente sus principales áreas de alimentación con el CG (36.5 %) y con el CCN (16,4 %). Sin embargo, esta superposición tuvo lugar principalmente durante el mes de febrero, momento en el cual estas especies ya finalizaron el período de cría de pichones y la demanda de recursos por parte de los adultos de ambas especies es sustancialmente menor. De todas maneras, es muy probable que estas especies segreguen otras dimensiones del nicho debido a las diferentes capacidades fisiológicas relacionadas a su tamaño corporal mayor (ver anexo 3 y 4, y discusión final en capítulo 6). En Caleta Malaspina se observó también un cierto grado de solapamiento espacial entre las áreas de alimentación del CI y el CCN (Sapovnikov y Quintana, 2003); sin embargo se observaron también diferencias interespecíficas en los patrones de buceo del CI, CCN y B que podrían deberse a diferencias en las profundidades de buceo, las técnicas de alimentación y la dieta (Quintana et al. 2004).

En conclusión, las especies de cormoranes de la Ría Deseado han sido capaces de segregar sus áreas de alimentación, en un área geográfica muy acotada con mínimas superposiciones entre pares de especies (salvo en el caso del B con el CCN).

4.4.2 El método de estudio del uso de las áreas de alimentación: ventajas y limitaciones

El método de observación por transectas utilizado para determinar el uso de las áreas de alimentación de las cuatro especies de cormoranes en la ría, tiene ciertas limitaciones que pueden potencialmente sesgar la interpretación

de los resultados. Lamentablemente el método utilizado no garantiza que los individuos observados sean adultos reproductores ni tampoco su procedencia (colonia de origen). El resto de los capítulos está basado en el estudio de la segregación de nicho de los adultos durante el periodo reproductivo. En este caso el método puede incluir observaciones de individuos no reproductores que no se encuentran bajo las mismas restricciones que los individuos reproductores en cuanto a los rangos de alimentación que pueden realizar y en cuanto a sus requerimientos de recurso. Estos sesgos podrían aplicarse sobre todo a las áreas usadas por el CI ya que no nidifican en la ría. Es por eso que la interpretación de los resultados sobre las áreas de alimentación del CI en la ría deben tomarse de manera cautelosa (ver discusión arriba).

Sin embargo, este método tiene también ciertas ventajas no despreciables como la posibilidad de estudiar el uso de las áreas de alimentación a lo largo de varios meses, como en el caso de nuestro estudio (de noviembre a febrero), además de ser un método económico y no invasivo que no requiere de la captura y recaptura de un gran número de individuos reproductores. Por lo expuesto anteriormente y teniendo en cuenta las limitaciones mencionadas anteriormente para el CI, consideramos que esta metodología resultó adecuada que responder al objetivo de esta tesis, que consiste en estudiar la segregación espacial entre las diferentes especies utilizando la ría. Prueba de ello es que las áreas principales de alimentación de individuos reproductores del CG y el CCN obtenidas con esta metodología fueron muy similares a las áreas obtenidas por radio-telemetría por Frere et al. (2008).

4.4.3 Efecto del ciclo de las mareas sobre el uso de los recursos tróficos por parte de las diferentes especies de cormoranes

Las mayoría de las bandadas mono o multiespecíficas de cormoranes se formaron durante el ciclo de marea “subiendo alta” que corresponde al período donde el mayor volumen de agua del mar entra en la ría trayendo consigo cardúmenes de pequeños peces pelágicos (Nasca et al. 2004). El comportamiento oportunista de los cormoranes CG, B y CI les permite aprovechar esta abundancia temporal de recurso, lo que a su vez conduce en

disminuir de manera temporaria la posible competencia interespecífica por los recursos bentónicos. Considerando el caso de los CCN y B, que son las especies de cormoranes que más solaparon su dieta (cap. 2), nichos isotópicos (cap. 3) y sus áreas de alimentación en solitario, el aprovechamiento de los cardúmenes por parte del B (50 % de los registros) permitiría reducir el solapamiento en el espacio, en el tiempo (durante la marea subiendo y en mayor medida en la primavera) y en el tipo de presa consumida, respecto del CCN.

Considerando solamente los registros de alimentación en solitario, se observó que todas las especies de cormoranes se alimentaron durante todas las categorías de marea; sin embargo algunas categorías o conjunto de categorías fueron más usados por ciertas especies, lo cual podrían reflejar diferentes estrategias tróficas o diferentes capacidades fisiológicas, según el caso. El CCN y el B utilizaron mayormente las tres categorías de bajamar, quizás por las potenciales ventajas de acceder a presas bentónicas recorriendo menor columna de agua. El CG, que se alimentó principalmente de presas pelágicas (sardina y calamarete, ver capítulo 2 y 3), mostró un uso mayor de la categoría “plea”, período durante el cual posiblemente esté aprovechando la presencia y mayor disponibilidad de sus presas principales durante ese estadía de marea (Nasca et al. 2004). La segunda categoría más usada por el CG fue la “baja”, que al igual que para el CCN y el B le permitiría acceder a los fondos recorriendo menor columna de agua tanto para búsqueda de presas bentónicas como de algas, ya que este cormorán lleva algas para la construcción y mantenimiento de su nido durante toda la temporada reproductiva (al igual que el CCN). Frere et al. (2002) sin embargo, encontraron que la mayoría de los viajes de alimentación se inició durante la marea bajante hecho que relacionaron a la explotación de presas bentónicas. Las diferencias entre estos y nuestros resultados probablemente respondan a los diferentes períodos estudiados. Frere et al. (2002) determinaron el comportamiento y áreas de alimentación del CG de la ría durante la etapa final del período de incubación, momento en el cual la sardina parece no haber alcanzado su abundancia máxima dentro de la ría (ver Ciancio et al. 2015). Las diferencias observadas entre ambos trabajos podría también ser parte de variaciones interanuales en el comportamiento de alimentación y buceo observado en otras especies de

cormoranes patagónicos durante estudios a largo plazo (F. Quintana, datos no publicados).

Se observaron diferencias interespecíficas en cuanto a la flexibilidad en las estrategias de alimentación: tres especies (CG, B y C) alternaron la alimentación en solitario y en bandada, mientras que el CCN siempre se alimentó en solitario. Las preferencias observadas por ciertas categorías del ciclo de la marea (combinación entre la dirección de la corriente y altura de la marea) podrían responder más a necesidades fisiológicas (preferencia para marea baja para buceos bentónicos) o a la disponibilidad de alimento (preferencia por marea subiendo y alta cuando entran los cardúmenes) que a diferencias interespecíficas en las estrategias de alimentación relacionadas al ciclo de marea. Entonces el uso del ciclo de marea no pareciera ser un factor que afecte la segregación interespecífica, más allá de las diferencias en la flexibilidad en las estrategias de alimentación mencionadas anteriormente. Sin embargo para poder estudiar de manera más fina la relación entre los comportamientos de buceo y los ciclos de marea se recomendaría el uso de otro método que permita medir las duraciones y profundidades de buceo.

CAPÍTULO 5

PARÁMETROS POBLACIONALES Y REPRODUCTIVOS RELEVANTES RELACIONADOS AL USO DE LOS RECURSOS TRÓFICOS

5.1 INTRODUCCIÓN

Diferentes fuerzas y mecanismos interactúan en la estructuración del ecosistema marino y sus comunidades (Menge y Sutherland 1987). Estos procesos suelen estar relacionados con el uso de los recursos tróficos cuya disponibilidad en la red trófica puede variar a través de procesos "ascendentes" (o "bottom-up") ligados a la productividad primaria, o a través de proceso "descendentes" ("top-down") como la competencia y/o a la predación (Ainley y Hyrenbach 2010). Numerosos estudios han evidenciado la influencia de la disponibilidad de alimento en el éxito reproductivo o en las tendencias poblacionales de las aves marinas (Schreiber y Clapp 1987). Suryan et al. (2006) mostraron por ejemplo que la abundancia, la distribución y la composición taxonómica de las presas afectan el éxito reproductivo y el tamaño poblacional en gaviotas. Kitaysky et al. (2007) a través de análisis hormonales demostraron que la escasez de alimento provoca un efecto de estrés nutricional que influye en la reproducción y supervivencia en las aves marinas. En Perú y en Sudáfrica se detectó que los cambios en la disponibilidad de presas debido a la sobrepesca combinado con cambios oceanográficos afectaron de manera negativa a las poblaciones de cormoranes y alcatraces que nidificaban allí (Schreiber y Clapp 1987; Suryan et al. 2006). Esta alta sensibilidad transforma a las aves marinas en excelentes modelos para detectar cambios en el medio marino transformándolas en indicadoras de fluctuaciones de las poblaciones de peces y de las condiciones oceanográficas (Cairns 1987; Boersma 2008). Varios programas de monitoreo de aves marinas

han sido implementados en muchas partes del mundo para investigar estas relaciones (Furness y Camphuysen 1997; Barrett et al. 2007; Frederiksen et al. 2007). En especies de aves marinas costeras con rangos de forrajeo limitados como es el caso de los cormoranes, pueden presentarse fluctuaciones poblacionales importantes en ambientes donde las condiciones son cambiantes (Weimerskirch 2001).

Existen también evidencias de que ciertos fenómenos meteorológicos extremos como las precipitaciones también afectan la supervivencia de determinadas especies de aves marinas, como es el caso de fuertes precipitaciones para los pichones de pingüino de Magallanes (Yorio y Boersma 1994; Frere et al. 1998) y/o fuertes temporales de viento para el cormorán gris que nidifica en acantilados (Millones y Frere 2017).

En un contexto donde varias especies coloniales y costeras del mismo gremio viven en simpatria, la reproducción es un período crítico dado que existe alta demanda de alimentos para la cría de los pichones. Uno de los mecanismos que permitiría reducir la competencia interespecífica es la asincronía en el calendario reproductivo donde se reduciría la competencia en el pico de máxima demanda (Croxall y Prince 1980; Trivelpiece et al. 1987).

Debido a la complejidad de los mecanismos que pueden afectar la estructuración del gremio de los cormoranes, es necesario conocer algunos de sus parámetros poblacionales, tales como el tamaño de la población y el éxito reproductivo de las colonias, debido a que los mismos podrían relacionarse directamente con el uso de los recursos tróficos, aunque a diferentes escalas temporales. De la misma forma el cronograma reproductivo puede poner en evidencia posibles mecanismos de segregación del nicho ecológico entre las especies de estudio.

Objetivo

Este capítulo aporta información sobre aspectos poblacionales y reproductivos que puedan relacionarse con el tema principal de la tesis: el uso de los recursos tróficos de los cormoranes de la Ría Deseado.

El objetivo de este capítulo es describir para las cuatro especies de cormoranes su tamaño poblacional, el éxito reproductivo y el cronograma reproductivo en las colonias del área de estudio a través de la recopilación de

datos publicados, y de la toma de datos propios a campo correspondientes al período de estudio.

Se determinará si existen diferencias interespecíficas, y/o variaciones intraespecíficas entre años, en: el tamaño poblacional de las colonias, el éxito reproductivo y el cronograma reproductivo. Se evaluará el grado de solapamiento del cronograma reproductivo entre las tres especies de la ría.

5.2 MÉTODOS

Por un lado se recopiló información publicada acerca de los tamaños poblacionales, del éxito y de los cronogramas reproductivos para las colonias de CG, CCN, B y CI de la zona de estudio. Para aquellos casos en que la información existente fuera escasa, también se complementó información de otros lugares. Por otro lado, entre 2009 y 2013, se realizaron censos poblacionales, seguimientos del cronograma y del éxito reproductivo de las tres especies (CG, CCN y B) nidificando en la Ría Deseado, y censos poblacionales de la colonia de CI de Isla Chata, Parque Interjurisdiccional Marino Isla Pingüino (Fig.1.11 y 1.12).

5.2.1 Censos poblacionales

Para el CG y CCN en las colonias de la Ría Deseado, se realizaron conteos directos desde un bote semirrígido del total parejas reproductivas (nidos activos) durante los períodos de incubación de cada año (mes de noviembre). Para las colonias de B (Isla de los Pájaros) y de CI se realizaron conteos de nidos ocupados, a partir de fotografías aéreas tomadas desde una avioneta durante los meses de diciembre 2009 a 2013 (período de incubación del B y de cría de pichones temprana del CI).

5.2.2 Cronograma reproductivo

Para las tres especies nidificando en la ría (CG, CCN y B) se elaboró un cronograma de los diferentes estadios reproductivos: incubación, pichones chicos (< 20 días), pichones grandes (> 20 días, todavía con plumón en el cuerpo y cuello) y volantones (sin plumón). Se calculó el porcentaje promedio

anual de nidos encontrándose en cada estadio reproductivo a principios, mediados y finales de cada mes entre octubre y abril. El cronograma de visitas y nidos observados para cada especie se resume en la Tabla 5.1. Para el CG y el CCN se realizó un seguimiento periódico del contenido de nidos identificados (Tabla 5.1). Para el B no se pudo realizar un seguimiento individual de nidos debido a la alta sensibilidad que presenta ante cualquier disturbio y porque la colonia está ubicada en una zona de la isla donde la densidad de matas es muy alta, imposibilitando el tránsito sin disturbio. Las observaciones se realizaron con ayuda de binoculares desde un sitio situado entre 50-100 m de distancia (Tabla 5.1).

Especie	Frecuencia visitas	Nidos observados	Temporadas	Colonia
CG	10 días	27	2010-2012	Isla Elena
CCN	10 días	27	2010-2012	Isla Elena
B	20 días	70	2009-2013	Isla Pájaros

Tabla 5.1. Frecuencia de visitas y cantidad de nidos observados para la elaboración de los cronogramas reproductivos de las diferentes especies.

5.2.3 Éxito reproductivo

En la Isla Elena, desde un bote semirrígido se realizó el conteo de pichones grandes y volantones de CG y CCN entre mediados de enero - principios de febrero de cada año. Para estas dos especies se calculó el éxito reproductivo dividiendo el número de pichones grandes y volantones por el número de nidos activos censados en noviembre (ver 2.2.1). Para el caso del B el conteo se realizó a fines de febrero-principios de marzo de cada año desde el sitio de observación predeterminado abarcando un sector con 70 nidos. En base a información previa obtenida para esta colonia (Morgenthaler A., datos no publicados) se estableció la producción anual de pichones grandes y volantones según las siguientes categorías: *muy mala*: < 20 pichones grandes y volantones, *mala*: 20-50 pichones grandes y volantones, *buena*: 51-80 pichones grandes y volantones, y *muy buena*: > 80 pichones grandes y volantones.

5.3 RESULTADOS

5.3.1 Cormorán gris

Tamaño poblacional

Entre 1990 y 2009, Millones et al. (2015) estimó un tamaño poblacional promedio de 264 (± 58) parejas reproductivas en la Ría Deseado, con tendencias poblacionales variables entre colonias aunque en su mayoría negativas. En el presente trabajo, entre 2009 y 2013, se registraron 287 ± 36 parejas reproductivas ($N = 5$, rango: 228-322; ver Fig. 5.1).

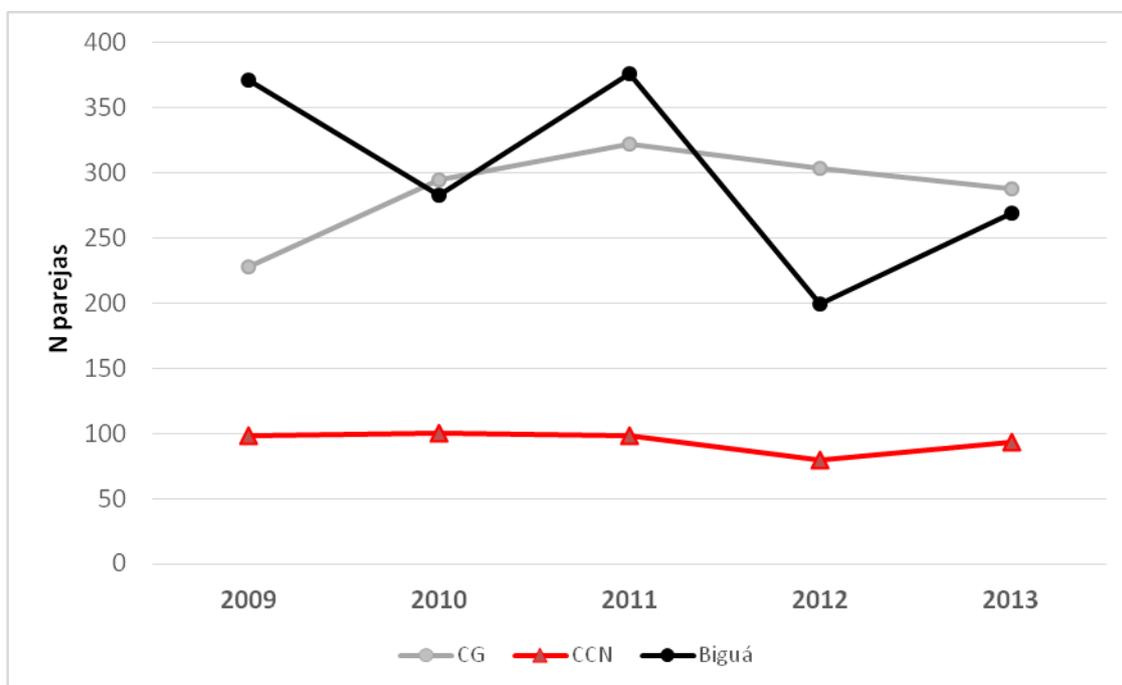


Figura 5.1. Tamaños poblacionales (número de parejas reproductivas) de las colonias de nidificación de *tres especies de cormoranes* de la Ría Deseado entre 2009 y 2013. CG: cormorán gris (color gris), CCN: cormorán cuello negro (color rojo) y B: biguá (color negro).

Cronograma reproductivo

Información previa publicada por Frere y Gandini (2001) muestra que la puesta ocurre desde mediados de octubre hasta la tercera semana de noviembre (con cierta asincronía entre parejas reproductivas), que el tamaño promedio de la nidada es de tres huevos/nido (casi un 20 % con cuatro

huevos), que la eclosión comienza en noviembre, con un pico durante la tercera semana, y que la independencia de los pichones ocurre a fines de enero y principios de febrero.

Los trabajos realizados durante las temporadas 2010 a 2012 en la Isla Elena durante este estudio, mostraron cronogramas reproductivos más sincrónicos dentro de una misma temporada, con un inicio de puesta no mayor a tres semanas de diferencia. El inicio de la puesta varió entre años (hasta tres semanas de diferencia; ver Fig. 5.2). En ningún caso se observó reposición de huevos ante la pérdida de la nidada. El cronograma reproductivo coincidió de manera general con el cronograma descrito por Frere y Gandini (2001).

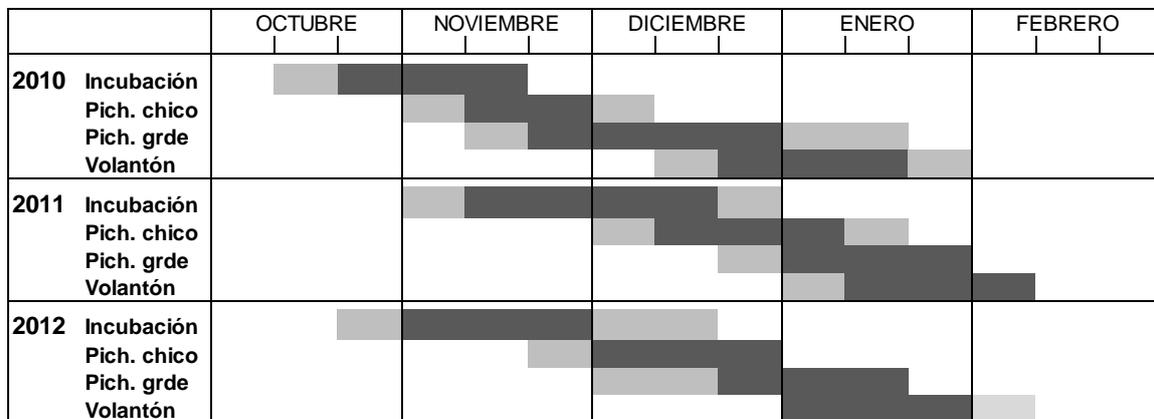


Figura 5.2. Calendario reproductivo del *cormorán gris* en la Isla Elena de 2010 a 2012. Para cada estadio reproductivo, el color gris oscuro corresponde al período durante el cual >25 % de los nidos se encuentran en este estadio, y el color gris claro entre 5-25 % de los nidos.

Éxito reproductivo

Entre 1993 y 1996, Frere y Gandini (2001) registraron valores de éxito reproductivo variables entre años y colonias, variando entre 0,1 – 0,7 volantones por nido. En el presente trabajo, entre 2009 y 2013 el éxito reproductivo fue $0,55 \pm 0,17$ volantones por nido ($N_{\text{años}} = 5$, rango: 0,28 – 0,72; ver Tabla 5.2).

A fines de la temporada 2011 apareció una gran cantidad de volantones independizados muertos en las cercanías de las colonias de la Ría Deseado y en la Bahía Oso Marino (Isla Pingüino e Islote Blanco, situadas a 20 km de la ría; ver Fig. 1.11). En la colonia de Isla Elena, se encontraron por lo menos 30

individuos muertos (el 40 % de los registrados a principios de febrero). Esta mortandad, por haber ocurrido después de la independencia de los volantones, no se tuvo en cuenta en el cálculo del éxito reproductivo. Sin embargo, para poder evaluar las posibles causas de esta mortalidad, se realizaron necropsias a 28 individuos. Se halló que en todos los casos (N = 28) los estómagos se encontraban vacíos indicando que los cormoranes probablemente hayan muerto de inanición, pero no se pudieron descartar otras causas de muerte, siendo el CG la única especie afectada.

	2009	2010	2011	2012	2013
Cormorán gris	0,53	0,28	0,63*	0,72	0,59
Cormorán cuello negro	0,14	0,53	0,35	0,49	0,56
Biguá	bueno	bueno	muy malo	bueno	muy bueno

Tabla 5.2. Éxito reproductivo anual de las tres especies de cormoranes reproduciendo en la Ría Deseado. Para el cormorán gris y para el cuello negro se presentan datos cuantitativos de la Isla Elena (N pichones criados / pareja) y para el biguá se presentan datos cualitativos de la Isla de los Pájaros. * Valor registrado previo a la mortandad de volantones ocurrida semanas después.

5.3.2 Cormorán cuello negro

Tamaño poblacional en la Ría Deseado

En los años 90 el tamaño poblacional en la colonia de la Isla Elena varió entre 93 y 124 parejas (Albrieu y Navarro 1997; Gandini y Frere 1998). En este estudio, entre 2009 y 2013 se registraron 94 ± 8 parejas reproductivas ($N_{\text{años}} = 5$, rango: 80-100; Fig. 5.1).

Cronograma reproductivo

En las colonias de Santa Cruz y de Chubut la puesta de los huevos comenzó entre la última semana de octubre y la primera de noviembre, y presenta variabilidad entre años y colonias (Gandini y Frere 1998; Punta et al. 2003a; Sapoznikow y Quintana 2009). En caso de pérdida de nidada se observó reposición de huevos, extendiendo así el período de puesta y llevando a una mayor asincronía (Sapoznikow y Quintana 2009).

En la Ría Deseado, entre 2010 y 2012 se observó un cronograma reproductivo relativamente sincrónico dentro del mismo año (inicio de puestas en la mayoría de las parejas en un intervalo menor a tres semanas), pero con clara variabilidad interanual (hasta tres semanas de diferencia, ver Fig. 5.3). Cabe aclarar que se observaron reposiciones de nidada en una pequeña proporción de parejas (<15 %), descartándose estos nidos para el estudio del cronograma reproductivo.

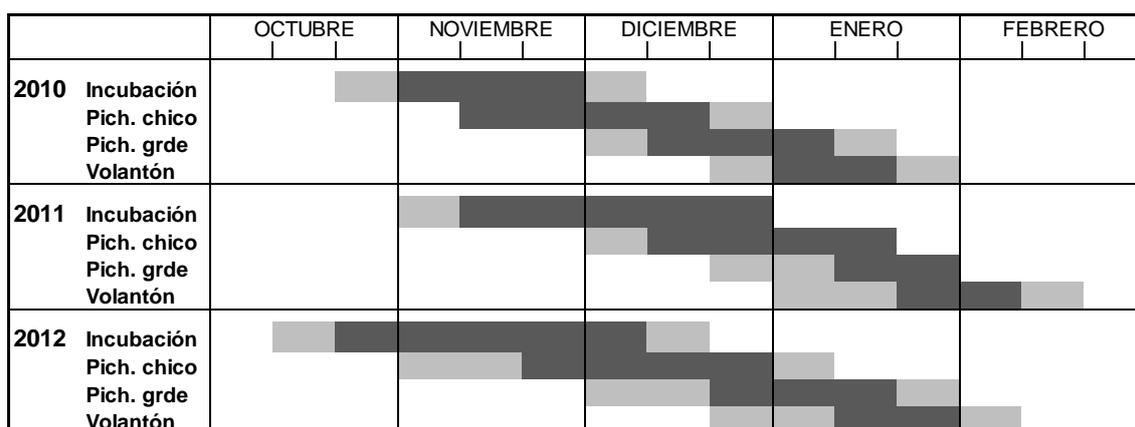


Figura 5.3. Calendario reproductivo del *cormorán cuello negro* en la Isla Elena de 2010 a 2012. Para cada estadio reproductivo, el color gris oscuro corresponde al período durante el cual >25 % de los nidos se encuentran en este estadio, y el color gris claro entre 5-25 % de los nidos.

Éxito reproductivo

El éxito reproductivo de esta especie registrado por otros autores para Chubut y Santa Cruz varía entre 0,0 y 0,8 volantones por nido, según la colonia y el año (Punta et al. 2003b; Frere et al. 2005; Sapoznikow y Quintana 2009). Para nuestra área de estudio, la Isla Elena, el éxito reproductivo entre 2009 y 2013 fue de $0,41 \pm 0,17$ volantones por nido ($N_{\text{años}} = 5$, rango: 0.14-0.56; ver Tabla 5.2).

5.3.3 Biguá

Tamaño poblacional

A principios de los años 90, la población en la Ría Deseado se distribuía en dos colonias: Isla de los Pájaros con 126 parejas reproductivas y en el Islote del Cañadón del Puerto con 80 parejas reproductivas (Gandini y Frere

1998). A partir de mediados de los años 90 solo se mantuvo la colonia de la Isla de los Pájaros con una población de aproximadamente 150 parejas reproductivas (Albrieu y Navarro 1997). En el presente trabajo, entre 2009 y 2013, se registraron 300 ± 75 parejas reproductivas en esta colonia ($N_{\text{años}} = 5$, rango: 199-376; Fig. 5.1).

Cronograma reproductivo

Según Gandini y Frere (1998) y Frere et al. (2005), la puesta de los huevos en la Ría Deseado puede concentrarse en un pico o en varios dependiendo de la colonia, y de la temporada. La colonia de la Isla de los Pájaros presentó dos picos de puesta, el primero en noviembre y el segundo en enero mientras que la otra colonia, Cañadón del Puerto las aves tuvieron huevos en noviembre y pichones a fines de enero (Gandini y Frere 1998). En ambos lugares, los B fueron muy sensibles a la presencia humana, abandonando el nido a tan solo 30 m de distancia de la detección (Gandini y Frere 1998). En la colonia de Isla Vernacci, Chubut, en un estudio realizado en 1999, el período de puesta duró seis semanas con el pico de puestas ocurriendo a principios de diciembre y el pico de eclosión a fines de diciembre (Quintana et al. 2002b).

Los seguimientos realizados entre 2009 y 2013 en la Isla de los Pájaros mostraron una importante asincronía en la fecha de puesta encontrándose nidos con presencia de huevos entre octubre y marzo (Fig. 5.4). El pico de puesta de esta colonia ocurrió entre fines de noviembre y fines de diciembre. El pico de eclosión de huevos fue entre fines de diciembre y fines de enero (Fig. 5.4). Los meses de febrero y marzo fueron los períodos durante los cuales se encontró la mayor proporción de pichones grandes y de volantones (Fig. 5.4).

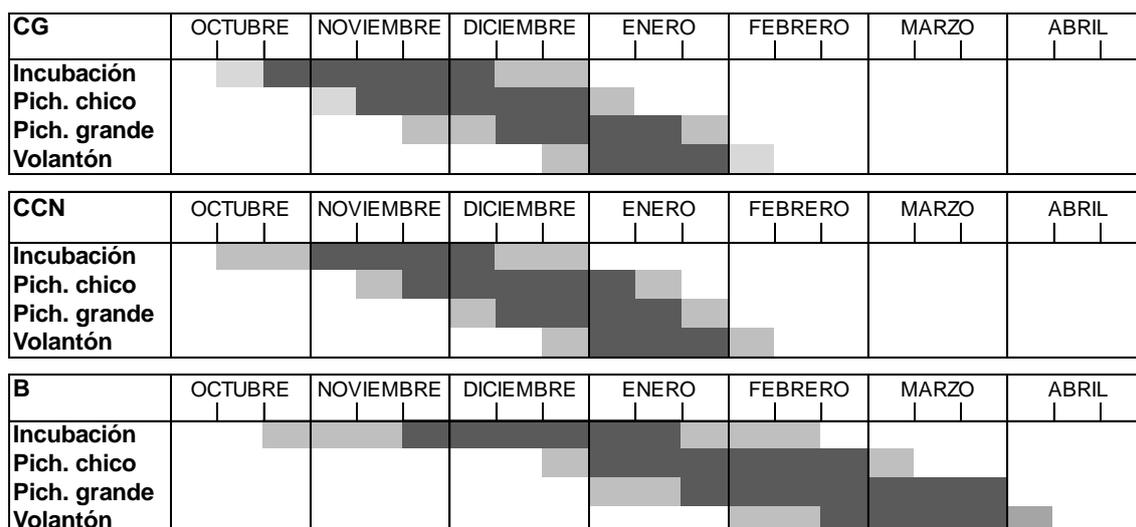


Figura 5.4. Calendario reproductivo de las tres especies de cormoranes nidificando en la Ría Deseado. Para cada estadio reproductivo, el color gris oscuro corresponde al período durante el cual > 25 % de los nidos se encuentran en este estadio, y el color gris claro entre 5-25 % de los nidos. Los datos provienen de las colonias de Isla Elena para el cormorán gris (CG) y el cormorán de cuello negro (CCN), y de la Isla de los Pájaros para el biguá (B).

Éxito reproductivo

Entre 2009 y 2013 el éxito reproductivo estimado del B en la Isla de los Pájaros presentó variaciones interanuales entre “muy malo” (2011) y “muy bueno” (2013) (ver Tabla 5.2). En 2011 solo sobrevivieron algunos de los pichones más precoces (huevos eclosionados a principios - mediados de diciembre); durante los meses de febrero y marzo no se observaron pichones y volantones.

5.3.4 Cormorán imperial

Tamaño poblacional en la colonia de Isla Chata

Esta colonia con más de 10.000 parejas sufrió una fuerte disminución a principios de los años 90, seguida de importantes fluctuaciones interanuales. Entre 1993 y 2005 se censaron entre 4.000-6.000 parejas reproductivas (Frere et al. 2005, y datos no publicados) y en este trabajo, entre el 2009 y 2013 se registraron 6.613 (± 1.541) parejas reproductivas ($N_{\text{años}} = 5$, rango: 4.604-8.750, ver Fig. 5.5).

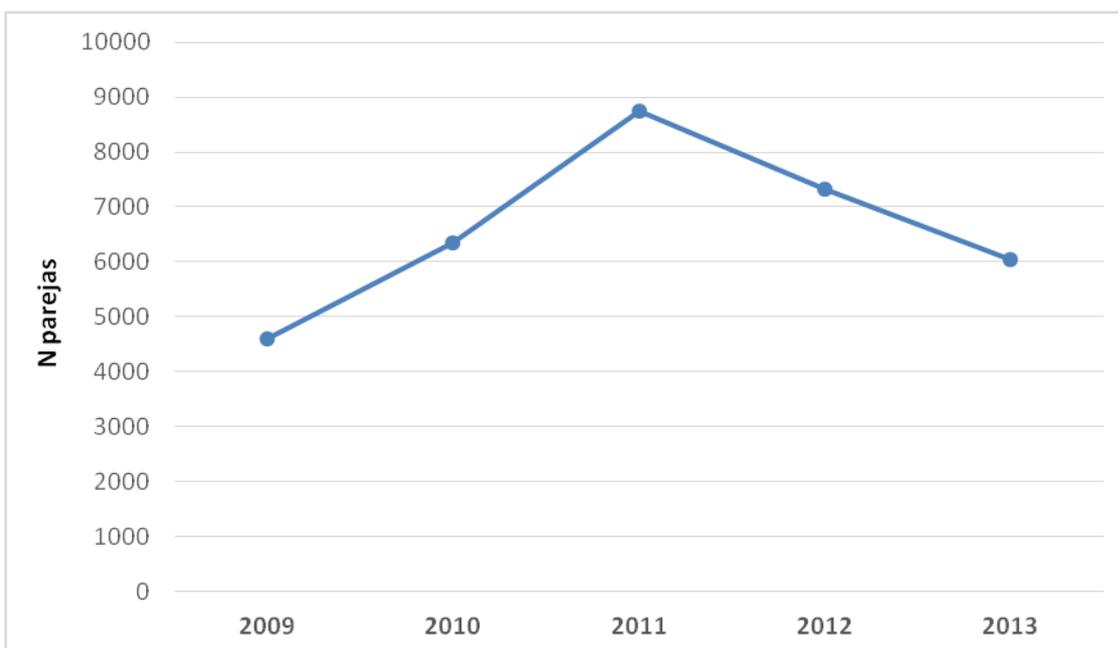


Figura 5.5. Tamaño poblacional (número de parejas reproductivas) de la colonia reproductiva de **cormorán imperial** de la Isla Chata (situada a 20 km de la boca de la Ría Deseado) entre 2009 y 2013.

Cronograma reproductivo

En colonias de Chubut y del sur de Santa Cruz, el pico de puestas suele ocurrir entre mediados de octubre y fines de noviembre, y las eclosiones entre fines de noviembre y mediados de diciembre (Yorio et al. 1994; Arrighi y Navarro 1998; Svagelj y Quintana 2011). Al norte de Santa Cruz, Frere y Gandini (datos no publicados) mencionan que las fechas de inicio de puesta en Bahía Sanguinetta e Isla Chata ocurre casi un mes después de lo habitualmente registrado en otras colonias (en Frere et al. 2005).

En este trabajo, si bien no se realizó un seguimiento del cronograma reproductivo, se observó que la mayoría de las eclosiones de huevos en la Isla Chata ocurrían entre fines de noviembre y mediados de diciembre (correspondiendo a un período de puestas comprendido entre fines de octubre y mediados de noviembre), con un cierto grado de variación interanual. Estos datos corresponden a observaciones puntuales y no a resultados de seguimiento, por lo que no se incluyeron en el análisis comparativo del cronograma (5.3.5).

5.3.5 Comparación del cronograma reproductivo entre especies

Se encontró un alto solapamiento de los cronogramas reproductivos entre CG y el CCN (figuras 5.4 y 5.6 sin considerar a los nidos con reposiciones de nidada en esta última especie), y un bajo solapamiento del B respecto de las otras dos. La etapa temprana de crianza de pichones para el CG no presentó un pico definido y se extendió entre mediados de noviembre y fines de diciembre (Fig. 5.6). Para el CCN esta etapa ocurrió mayormente a mediados de diciembre (entre fines de noviembre y principio de enero), y para el B a mediados de enero (entre principios de enero y fines de febrero) (Fig. 5.6).

Los picos para volantones fueron de fines de diciembre a fines de enero para el CG y el CCN, y de fines de enero a fines de marzo para el B (Fig. 5.4).

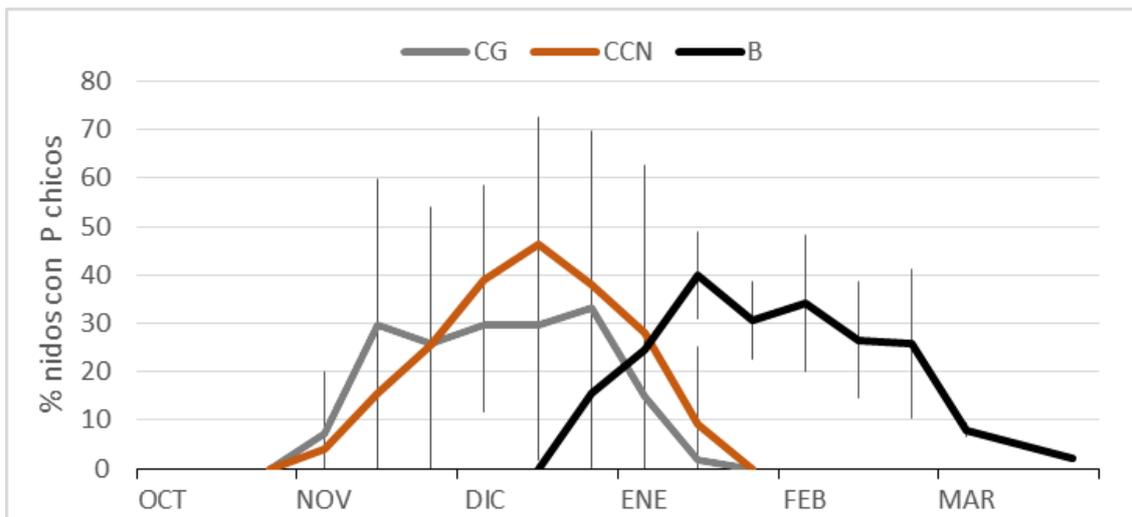


Figura 5.6. Porcentaje medio anual de nidos en etapa temprana de crianza de pichones (pichones <math>< 20</math> días) y su desvío estándar para cada intervalo de fecha (10 días). Los datos provienen de las colonias de Isla Elena para el cormorán gris (CG, línea gris) y el cormorán cuello negro (CCN, línea naranja), y de la Isla de los Pájaros para el biguá (B, línea negra).

5.4 DISCUSIÓN

5.4.1 *Tamaños poblacionales en el área de estudio*

Las tres especies que nidifican en la Ría Deseado (CG, CCN y B) tienen tamaños poblacionales del mismo orden de magnitud. En cambio, el CI que nidifica fuera de la Ría, en la Isla Chata, los supera en más de un orden de magnitud. En aves marinas coloniales, el tamaño poblacional máximo de la colonia suele relacionarse con el rango máximo de alimentación durante la época de reproductiva, siendo las especies con colonias de mayor tamaño poblacional las que presentarían el mayor rango (Coulson 2001; Ballance et al. 2009). En nuestro caso de estudio, el CI, en comparación con las otras especies de cormoranes, tiene mayor capacidad de buceo y de vuelo (Quintana et al. 2007), y posiblemente esto le permita ampliar el rango de accesibilidad a los recursos pudiendo tener tamaños poblacionales más grandes. Las grandes fluctuaciones poblacionales que ha sufrido podrían deberse a procesos de competencia intraespecífica en años de baja disponibilidad de recursos, tal como ocurre en otras aves marinas coloniales (Hunt et al. 1986; Cairns 1989), o a fenómenos climáticos extremos como fue el caso de la erupción del volcán Hudson en 1991 que provocó una abrupta disminución de la población de esta especie de una temporada a la otra (Gandini y Frere, datos no publicados).

Los censos poblacionales de las cuatro especies de cormoranes indicaron una disminución en los tamaños de las colonias entre las temporadas 2011 y 2012, lo cual podría indicar que una proporción de estas poblaciones no haya reproducido en 2012, quizás por no encontrarse en condiciones suficientemente buenas para iniciar un nuevo ciclo reproductivo. En algunas especies de cormoranes se ha observado que en años de condiciones climáticas / alimentarias desfavorables, una proporción de parejas puede omitir la reproducción resultando que la población reproductora local decaiga hasta un tercio, y recuperarse el año siguiente (Nelson 2005). De las cuatro especies, pareciera que el CCN fue la especie menos afectada, posiblemente por ser la especie que menos depende de los recursos pelágicos, cuya disponibilidad puede presentar más variabilidad entre años (ver Cap. 2 y 3).

5.4.2 Éxito reproductivo

Durante la temporada 2011, se observó un éxito reproductivo del B muy bajo (el peor de los cinco años de estudio, ver Tabla 5.2), el éxito reproductivo del CCN fue también bajo, hubo un retraso en el inicio de la reproducción del CG y del CCN y un evento de alta mortandad de volantones independizados de CG. Estos sucesos podrían ser la consecuencia de condiciones oceanográficas desfavorables, que hayan afectado la productividad primaria y por ende la disponibilidad de los recursos tróficos. Existen evidencias que en años y regiones que presentan fenómenos oceanográficos anormales y poca disponibilidad de alimento las aves marinas pueden no iniciar su ciclo reproductivo, o retrasarlo hasta que se incremente la disponibilidad de alimento (Schreiber y Burger 2002).

Si bien las condiciones ecológicas de la temporada 2011 parecieran haber afectado en forma conjunta a las tres especies que reproducen dentro de la ría, hubo otros años en los que el éxito reproductivo fue bajo solo para una de las tres especies (ej. CCN: 2009, CG: 2010, ver Tabla 5.2). Esto podría estar marcando que las especies utilizan diferentes recursos alimentarios por lo que no todas fueron afectadas de la misma manera. Sin embargo otros factores pueden influir sobre el éxito reproductivo, como por ejemplo el efecto de la depredación o el viento, afectando distintivamente a las diferentes especies y/o colonias (Frere y Gandini 2001, Millones et al. 2008).

5.4.3 Cronograma reproductivo

El B presentó un cronograma reproductivo muy asincrónico, con un intervalo de fechas de puesta amplio. Además el pico de la etapa tardía de crianza de pichones del B se segregó totalmente de las otras dos especies (CG y CCN) que nidifican en simpatría en la Ría Deseado. Comparando el cronograma del B de la Ría Deseado con la colonia de Isla Vernacci, Bahía Bustamante, Chubut, donde el B vive en simpatría con el CCN y el CI, pareciera que el cronograma de la Ría Deseado es mucho más asincrónico, y los picos de puesta y de eclosión ocurren entre dos y cuatro semanas más tarde, respecto de la localidad anterior (Quintana et al. 2002b). Algunas observaciones personales realizadas en tres oportunidades durante el período

de estudio en la Isla Schwarz, situada a 40 km de la Ría Deseado, en el Parque Interjurisdiccional Marino Isla Pingüino (ver Fig. 1.11), donde el B nidifica en alopatria (con algunas colonias de CI a > 5 km de distancia) mostraron que las fechas de pico de eclosión parecieran similares a las registradas en la Ría Deseado; pero al no realizar seguimiento no podemos detallar su sincronía.

La asincronía observada en la Ría Deseado podría ser el resultado de un mecanismo adaptativo permitiendo reducir la competencia interespecífica, repartiendo el pico de máximo requerimiento de alimento de manera más uniforme durante un período más largo y separado de sus congéneres (Croxall y Prince 1980). En el mismo sentido, las diferencias observadas en el cronograma reproductivo del B entre el norte de Santa Cruz y sur de Chubut, sustentan la idea de la existencia de un mecanismo de segregación de nicho a nivel temporal en el B.

CAPÍTULO 6

CONCLUSIONES FINALES

¿EXISTE UNA PARTICION DE LOS RECURSOS ENTRE LAS CUATRO ESPECIES DE CORMORANES DE LA RÍA DESEADO?

El punto de partida de este trabajo reside en la observación de la presencia de una diversa y abundante avifauna marino-costera conviviendo en una misma localidad, la Ría Deseado; una entrada de mar con características ecológicas inigualables en la costa patagónica de Argentina. La presencia de cuatro especies diferentes de cormoranes conviviendo en simpatría en un área marina espacialmente acotada y con marcada estacionalidad nos llevó a indagar acerca de potenciales mecanismos de segregación de algunas dimensiones del nicho que facilitaran la convivencia en simpatría en un ambiente con las características ecológicas descritas. Tres de las cuatro especies nidifican en cercanía unas con otras, sus poblaciones no son muy abundantes y sus rangos de alimentación son restringidos durante el período reproductivo, por lo que se podría esperar un cierto grado de superposición en el uso de los recursos. Según la teoría de la exclusión competitiva, debería existir una partición de los recursos que permita la coexistencia de este ensamble de especies (MacArthur 1958, Hutchinson 1959, Pianka 1969).

Las dimensiones estudiadas fueron la trófica a través del análisis convencional e isotópico de la dieta, la espacial respecto de las áreas de alimentación y la temporal a través del cronograma reproductivo. Se encontró que no todos los pares de especies se diferenciaron en las mismas dimensiones del nicho estudiadas, y que en algunos ejes la superposición fue mayor que en otros (Tabla 6.1).

	Eje trófico dietario: dieta -> similitud dietaria	Eje trófico isotópico: nivel trófico -> solapamiento de los nichos isotópicos	Eje espacial: tamaño área núcleo de alimentación -> solapamiento de las áreas	Eje temporal: cronograma reproductivo -> solapamiento del período de cría de pichones grandes
CG	pelágica, poco variada -> <i>similitud baja*</i>	nivel trófico bajo -> <i>segregado*</i>	área mediana -> <i>solapamiento bajo con CI*</i>	cronograma sincrónico y temprano -> <i>solapamiento elevado con CCN</i>
CCN	bentónica, muy variada -> <i>similitud moderada con B y CI</i>	nivel trófico alto -> <i>solapamiento parcial con B</i>	área mediana -> <i>solapamiento bajo con B*</i>	cronograma sincrónico y temprano -> <i>solapamiento elevado con CG</i>
B	bentónica y pelágica, poco variada -> <i>similitud moderada con CCN</i>	nivel trófico alto -> <i>solapamiento parcial con CCN</i>	área muy pequeña -> <i>solapamiento alto con CCN</i>	cronograma asincrónico y tardío -> <i>segregado*</i>
CI	bentónica y pelágica, muy variada -> <i>similitud moderada con CCN</i>	nivel trófico intermedio -> <i>segregado*</i>	área pequeña -> <i>solapamiento bajo con CG y CCN*</i>	presencia en la ría tardía -> <i>solapamiento bajo⁺</i>

Tabla 6.1. Resumen de las evidencias obtenidas en este estudio sobre segregación/solapamiento interespecífico en cada eje del nicho ecológico. La estrella (*) indica un solapamiento o similitud < 60 %. El signo + indica que el solapamiento en el caso del CI se refiere a la presencia tardía de los CI en la ría y no al cronograma reproductivo.

A continuación se discuten aspectos de la ecología trófica de cada especie y las dimensiones en las cuales solaparon y/o diferenciaron su nicho durante la estación reproductiva, en la Ría Deseado.

El biguá y el cormorán cuello negro

El B y el CCN fueron las dos especies que más dimensiones del nicho solaparon (Tabla 6.1). La principal área de uso de alimentación del B presentó un alto grado de superposición con el CCN. Los nichos isotópicos de estas dos especies se superpusieron, y sus posiciones reflejan el consumo de presas de niveles tróficos altos, y mayormente bentónicas. Las dietas de ambas especies incluyeron peces de la familia de los nototénidos, pero también presentaron diferencias bastante marcadas al estudiarlas más detalladamente.

El B se alimentó únicamente de peces, y sus presas principales fueron el pejerrey, el róbalo y *Paranotothenia magellanica*, que aparecieron muy poco en la dieta de las otras especies de cormoranes. La movilidad de este tipo de presas en la columna de agua (Vanella et al. 2007; Martin y Bastida 2008) sugiere un uso amplio de la misma por parte del B. Dentro de la ría, explota los cardúmenes ubicados en las cercanías de la colonia, asociados a bandadas multiespecíficas, o se alimenta en forma solitaria en otras áreas de la ría. La explotación de presas móviles y en parte pelágicas, de abundancia poco previsible, podría ser la razón de las fluctuaciones interanuales que se observó en esta especie, tanto en su tamaño poblacional como en su éxito reproductivo.

El CCN en cambio presentó una dieta principalmente bentónica, alimentándose casi exclusivamente en forma solitaria. Su dieta fue la más diversa, incluyendo a varios taxones de invertebrados, mayormente bentónicos. Sus principales presas fueron los peces del género *Patagonotothen*, los zoarcidos, y el pulpo. De las tres especies que nidifican dentro de la ría, el CCN fue la de menor tamaño poblacional con bajas fluctuaciones interanuales en sus números de parejas reproductivas, y el éxito reproductivo bajo para todas las temporadas estudiadas. Estos resultados son consistentes con el uso de fuentes de alimento predecibles y estables, poco abundantes y de bajo valor energético (Sapovnikow et al. 2009).

La asincronía temporal de las temporadas reproductivas del B y el CCN fue la dimensión del nicho ecológico que permitirá una mayor segregación entre ambas especies (Tabla 6.1). Si bien la estacionalidad ambiental es muy marcada en estas latitudes, el B presentó un cronograma reproductivo muy asincrónico (intervalo de fechas de puesta amplio entre las parejas de su especie), separando temporalmente la etapa de crianza de sus pichones del pico de las demás especies, logrando alejarse del período de mayor demanda. El corrimiento del cronograma reproductivo del B en la Ría Deseado, comparado al cronograma de las colonias de Chubut, donde el pico de puestas ocurre entre dos y cuatro semanas antes y donde la composición del gremio es algo diferente, aporta evidencias que apuntan hacia un mecanismo de segregación de nicho en la Ría Deseado donde conviven cuatro especies de cormoranes en simpatria. Este corrimiento habría sido posible gracias a la plasticidad de esta especie; un rasgo importante en su historia de vida a través del cual el B logró colonizar un área de rango latitudinal muy amplia, y supo adaptarse a ambientes acuáticos muy variados y compuesto por comunidades muy diversas (Orta 1992).

El cormorán gris

El CG es la especie que presentó la mayor diferencia en la composición de la dieta y en el área principal de alimentación respecto a las otras especies. (Tabla 6.1). Esta especie se sitúa en un nivel trófico bajo y es la única que se alimenta casi exclusivamente de presas pelágicas o demersales-pelágicas; como la sardina fueguina. Esta presa es de alto contenido energético, temporalmente abundante con un pico de disponibilidad marcado que se limita a fines de primavera y verano pudiendo presentar fluctuaciones interanuales en su abundancia (Sánchez et al. 1995). El área principal de uso de alimentación del CG estuvo en aguas interiores de la ría cerca de sus colonias. Esta presa altamente energética no se encontró en la dieta de ninguna de las otras tres especies de cormoranes, a pesar de ser una presa abundante, y a pesar de que en otras colonias de la costa patagónica el CI y el CCN consumen a la sardina o la anchoíta, *Engraulis anchoita*, especie ecológicamente similar (Punta et al. 2003a; Ferrari et al. 2004; Yorio et al. 2010, 2017).

El cormorán imperial

El CI es la única de las cuatro especies que no nidifica en la ría. Dentro de la ría, se segrega espacial- y temporalmente con las otras especies (Tabla 6.1). En la primavera sus áreas de alimentación se sitúan principalmente en la desembocadura de la ría, cerca de su apostadero no reproductivo. En verano, y sobre todo en febrero, los individuos ingresan con mayor frecuencia en aguas interiores de la ría, pero en áreas de mayor profundidad, superponiéndose poco con las otras especies. Presentó un nivel trófico intermedio entre el CG y el grupo B-CCN (Tabla 6.1). Su dieta fue muy diversa, incluyendo variedad de invertebrados, y si bien tuvo alguna superposición particularmente con el CCN, consumió con frecuencia otras especies tales como la *Cottoperca gobio*, *Agonopsis chiloensis* y *Salilota australis*. El tamaño de sus presas fue mayor al de las otras especies de cormoranes, lo cual es también consistente con su mayor tamaño corporal. Esta característica morfológica y su capacidad de vuelo serían clave en la partición de los recursos ya que le permitiría alimentarse a mayor distancia de su colonia y bucear a mayor profundidad explotando un rango de alimentación mucho más amplio. Esto le permitiría formar colonias grandes, como es la Isla Chata que supera en más de un orden de magnitud el tamaño poblacional del resto de las especies de cormoranes que nidifican en la Ría Deseado. Estas diferencias morfológicas probablemente hayan sido claves en sus estrategias ecológicas al momento de lograr una coexistencia con el resto de las especies del gremio.

¿La diferenciación de nicho como mecanismo de segregación trófica?

Las diferencias dietarias, espaciales y temporales en el uso del recurso trófico que observamos en el gremio de los cormoranes de la Ría Deseado podrían ser el resultado de un mecanismo de segregación ecológica; proceso que estas especies habrían desarrollado presumiblemente para reducir la intensidad de la competencia interespecífica actual o pasada, para lograr la coexistencia (Hutchinson 1957; Schoener 1974). El nicho de una especie debería tener una mayor amplitud en ausencia de potenciales competidores (nicho fundamental) de lo que tiene cuando están presentes (nicho efectivo) (Hutchinson 1957). Cuando las especies se hallan en simpatria podrían

restringirse a un espectro más limitado de condiciones y recursos que les permiten mantener una población viable. Por estas razones resultaría interesante estudiar las mismas dimensiones tróficas que estudiamos en la Ría Deseado, en otras localidades de la provincia con condiciones similares donde cada una de estas especies de cormoranes se encuentre en alopatría o en un ensamble compuesto por menos especies. La localidad de la Mina en San Julián (CG y CCN), Faro Coig en el estuario del Río Coyle (CCN), la Isla Schwarz en el Parque Interjurisdiccional Isla Pingüino (B) y la Isla Deseada en Río Gallegos (B y CI) podrían ser posibles lugares de muestreo para poder poner a prueba esta hipótesis (ver Frere et al. 2005). Si la competencia interespecífica fuera el mecanismo que moldeó el nicho en este gremio de los cormoranes, esperaríamos encontrar un nicho más amplio para cada especie en alopatría. Si la amplitud de nicho no fuera mayor en alopatría, esto podría indicar que la competencia interespecífica no sería el proceso que modeló la partición observada, y esta podría ser el resultado de otros procesos pasados, como por ejemplo preferencias por microhabitats que las especies habrían desarrollado en forma alopátrica (especiación en alopatría; ver por ejemplo Arlettaz et al. 1997; González-Solís et al. 2000).

Existen evidencias que apoyan la hipótesis del mecanismo de segregación trófica por competencia interespecífica. De hecho, un estudio del comportamiento de alimentación del CCN en simpatría con el CG en la Ría Deseado y en alopatría en Caleta Malaspina, Chubut, mostró que el CCN en alopatría se alimentó más cerca y realizó viajes de forrajeo más cortos que en simpatría con el CG (Frere et al. 2008). Además la dieta del CCN en Caleta Malaspina incluyó a pequeños peces pelágicos (Punta et al. 2003a), los cuales estuvieron ausentes en la dieta del CCN en la Ría Deseado (este estudio). Esto sugiere que el CCN en presencia de este potencial competidor habría modificado su comportamiento de alimentación y restringido su dieta a ciertas presas, lo cual aporta fuertes evidencias apoyando el proceso de segregación trófica.

Por otro lado, si bien se espera que la competencia interespecífica sea más importante entre especies de un mismo gremio, puede presentarse también con otras especies taxonómicamente diferentes. La comunidad de aves marino-costeras de la Ría Deseado es muy diversa e incluye abundantes

poblaciones de pingüinos, gaviotas y gaviotines que podrían ser potenciales competidores influyendo en la estructuración de la comunidad (ver anexo 1). El pingüino de Magallanes es el ave marina más abundante de la Ría Deseado, y se alimenta de las mismas presas principales que el CG, sin embargo sus rangos de alimentación son mucho más amplios y sus principales áreas de alimentación se sitúan fuera de la ría (Frere et al. 1996; Sala et al. 2012). La gaviota cocinera se alimenta principalmente de invertebrados en los intermareales y del descarte pesquero en el basural pesquero (Gandini y Frere 1998, Yorio et al. 2005). El gaviotín sudamericano se alimenta de pequeños peces pelágicos (sardinias y pejerrey) dentro y fuera de la ría, y se encuentra muy a menudo compartiendo bandadas multiespecíficas con los cormoranes en la ría (Nasca et al. 2004). Es muy poco probable que estas tres especies de aves marinas compitan con los cormoranes por los recursos, ya que las únicas presas que pueden llegar a compartir espacio-temporalmente son los pequeños peces pelágicos que corresponden a un recurso abundante, aunque fluctuante, que se podría considerar como no limitante (por lo menos en años de alta disponibilidad). Estas especies, aunque no intervengan en la estructuración de la comunidad a través de procesos competitivos, podrían hacerlo a través de otros procesos, como por ejemplo la predación (de gaviotas sobre huevos de cormoranes, pingüinos y gaviotines) o a través de interacciones benéficas en la iniciación y formación de las bandadas multiespecíficas (Nasca et al. 2004).

Síntesis final

Aunque se observó un cierto grado de superposición en algunas dimensiones del nicho trófico, en general las cuatro especies de cormoranes mostraron una partición en el uso de los recursos a pesar de ocupar un espacio geográfico bastante restringido y nidificar cercanas unas con otras. Las diferencias interespecíficas observadas posiblemente actúan reduciendo la competencia durante el período reproductivo cuando los cormoranes están restringidos a explotar recursos dentro de un área limitada, alrededor de las colonias. El abordaje multidimensional del estudio del uso de los recursos tróficos de estas cuatro especies permitió encontrar que el grado de

segregación interespecífico varía según el eje examinado, un tema central para el concepto del hipervolumen n-dimensional del nicho ecológico (Hutchinson 1957). Este estudio reveló las ventajas de integrar simultáneamente los resultados del análisis de dieta y nicho isotópico (dimensión trófica), de las áreas de alimentación (dimensión espacial) y de los cronogramas reproductivos (dimensión temporal). Técnicamente, la combinación de los diferentes métodos utilizados ofreció un marco de estudio robusto para abordar la segregación trófica y la coexistencia de especies simpátricas estrechamente relacionadas. Futuros estudios de estos mismos ejes del nicho trófico en otras localidades, donde cada una de estas especies de cormoranes se encuentre en alopatría o en ensamblajes compuestos por menos especies, podrían permitir corroborar la importancia de la mitigación de la competencia interespecífica como proceso conductor de la partición del nicho dentro del gremio de los cormoranes de la costa patagónica.

BIBLIOGRAFÍA

- Ainley DG, Anderson D, Kelly P (1981) Feeding ecology of marine cormorants southwestern North America. *Condor* 83:120–131. doi: 10.2307/1367418
- Ainley DG, Boekelheide RJ (1990) *Seabirds of the Farallon Islands*. Palo Alto, Stanford University Press.
- Ainley DG, Hyrenbach DK (2010) Top-down and bottom-up factors affecting seabird population trends in the California current system (1985-2006). *Prog Oceanogr* 84:242–254. doi: 10.1016/j.pocean.2009.10.001
- Alarcón PAE, Macchi PJ, Trejo A, Alonso MF (2012) Diet of the Neotropical Cormorant (*Phalacrocorax brasilianus*) in a Patagonian Freshwater Environment Invaded by Exotic Fish. *Waterbirds* 35:149–153. doi: 10.1675/063.035.0115
- Albrieu C, Navarro JL (1997) Localización y tamaño poblacional de cormoraneras en la ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). *El Hornero* 14:243–246.
- Anderson ME (1994) Systematics and Osteology of the Zoarcidae (Teleostei: Perciformes). *Ichthyological Bull JLB Smith Inst Ichthyol* 60:120.
- Arlettaz R, Perrin N, Hausser J (1997) Trophic Resource Partitioning and Competition between the Two Sibling Bat Species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. *J Anim Ecol* 66:897. doi: 10.2307/6005
- Arrighi A, Navarro J (1998) Ecología reproductiva del Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*), en Isla Deseada (Santa Cruz, Argentina). *Hornero* 15:64–67.
- Ballance LT, Ainley DG, Ballard G, Barton K (2009) An energetic correlate between colony size and foraging effort in seabirds, an example of the Adélie penguin *Pygoscelis adeliae*. *J Avian Biol* 40:279–288. doi: 10.1111/j.1600-048X.2008.04538.x
- Barquete V, Bugoni L, Vooren CM (2008) Diet of Neotropic cormorant (*Phalacrocorax brasilianus*) in an estuarine environment. *Mar Biol* 153:431–443. doi: 10.1007/s00227-007-0824-8
- Barrett RT, Camphuysen K, Anker-Nilssen T, et al (2007) Diet studies of seabirds: A

- review and recommendations. *ICES J Mar Sci* 64:1675–1691. doi: 10.1093/icesjms/fsm152
- Bearhop S, Adams CE, Waldrom S, et al (2004) Determining Trophic Niche Width : A Novel Approach Using Stable Isotope Analysis. *J Anim Ecol* 73:1007–1012. doi: 10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x
- Begon M, Townsend C, Harper J (2006) *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4th ed. Malden, MA :. Blackwell Pub
- Birch LC (1957) The Meanings of Competition. *Am Nat* 91:5–18. doi: 10.1086/281957
- Birdlife International (2016) *Phalacrocorax gaimardi*. In: IUCN Red List Threat. Species 2016 e.T22696898A93591504.
- BirdLife International (2018) Important Bird Areas factsheet: Ría Deseado e islas adyacentes. In: Downloaded from <http://www.birdlife.org> 13/09/2018.
- Bocher P, Cherel Y, Hobson KA (2000) Complete trophic segregation between South Georgian and common diving petrels during breeding at Iles Kerguelen. *Mar Ecol Prog Ser* 208:249–264. doi: 10.3354/meps208249
- Boecklen WJ, Yarnes CT, Cook BA, James AC (2011) On the Use of Stable Isotopes in Trophic Ecology. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 42:411–440. doi: 10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726
- Boersma PD (2008) Penguins as Marine Sentinels. *Bioscience* 58:597–607. doi: 10.1641/B580707
- Bolnick DI, Yang LH, Fordyce JA, et al (2002) Measuring Individual-Level Resource Specialization. *Ecology* 83:2936–2941.
- Bond AL, Diamond AW (2011) Recent Bayesian stable-isotope mixing models are highly sensitive to variation in discrimination factors. *Ecol Appl* 21:1017–1023. doi: 10.1890/09-2409.1
- Bond AL, Jones IL (2009) A practical introduction to stable-isotope analysis for seabird biologists: Approaches, cautions and caveats. *Mar Ornithol* 37:183–188.
- Boschi E, Fischbach C, Iorio M (1992) Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. *Frente Marítimo* 10:7–94.

- Boschi EE (1998) El Mar Argentino y sus recursos pesqueros. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata (Argentina)
- Bovcon ND, Cochia PD, Gosztanyi AE (2007) Guía para el reconocimiento de los peces capturados por buques pesqueros monitoreados con observadores a bordo. Publicación especial de la Secretaría de Pesca de la Provincia del Chubut, Rawson, Argentina. Secretaría de Pesca de la Provincia del Chubut, Rawson, Argentina.
- Brett MT (2014) Resource polygon geometry predicts Bayesian stable isotope mixing model bias. *Mar Ecol Prog Ser* 514:1–12. doi: 10.3354/meps11017
- Bulgarella M, Pizarro LC, Quintana F, et al (2008) Diet of Imperial Cormorants (*Phalacrocorax atriceps*) and Rock Shags (*P. Magellanicus*) Breeding Sympatrically in Patagonia, Argentina. *Ornitol Neotrop* 19:553–563.
- Cairns DK (1989) The Regulation of Seabird Colony Size: A Hinterland Model. *Am Nat* 134:141–146. doi: 10.1086/284970
- Cairns DK (1987) Seabirds as indicators of marine food supplies. *Biol Oceanogr* 5:261–271. doi: 10.1080/01965581.1987.10749517
- Calenge C (2006) The package “adehabitat” for the R software: A tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecol Modell* 197:516–519. doi: 10.1016/j.ecolmodel.2006.03.017
- Carss DN, Bevan RM, Bonetti A, et al (1997) Techniques for assessing cormorant diet and food intake: towards a consensus view. *Suppl Recherche di Biol della Selvag* 26:197–230.
- Casaux R (2003) On the accuracy of the pellet analysis method to estimate the food intake in the Antarctic shag *Phalacrocorax brasfieldensis*. *Folia Zool* 52:167–176.
- Casaux RJ, Barrera-Oro ER, Favero M, Silva P (1998) New correction factors for the quantification of fish represented in pellets of the Imperial Cormorant *Phalacrocorax atriceps*. *Mar Ornithol* 26:35–39.
- Casaux RJ, Favero M, Barrera-Oro ER, Silva P (1995) Feeding trial on an Imperial Cormorant *Phalacrocorax atriceps*: preliminary results of fish intake and otolith digestion. *Mar Ornithol* 23:101–106.

- Cherel Y, Hobson KA (2005) Stable isotopes, beaks and predators: A new tool to study the trophic ecology of cephalopods, including giant and colossal squids. *Proc R Soc B Biol Sci* 272:1601–1607. doi: 10.1098/rspb.2005.3115
- Cherel Y, Hobson KA, Guinet C, Vanpe C (2007) Stable isotopes document seasonal changes in trophic niches and winter foraging individual specialization in diving predators from the Southern Ocean. *J Anim Ecol* 76:826–836. doi: 10.1111/j.1365-2656.2007.01238.x
- Ciancio J, Botto F, Frere E (2015) Combining a geographic information system, known dietary, foraging and habitat preferences, and stable isotope analysis to infer the diet of Magellanic Penguins in their austral distribution. *Emu* 115:237–246. doi: 10.1071/MU14032
- Ciancio J, Ciancio J, Pascual M, Pascual M (2006) Energy density of freshwater Patagonian organisms. *Ecol Austral* 16:91–94.
- Ciancio JE, Pascual M, Beauchamp D (2007) Energy Density of Patagonian Aquatic Organisms and Empirical Predictions Based on Water Content. *Trans Am Fish Soc* 136:1415–1422. doi: 10.1577/T06-173.1
- Ciancio JE, Pascual MA, Botto F, et al (2008) Trophic relationships of exotic anadromous salmonids in the southern Patagonian Shelf as inferred from stable isotopes. *Limnol Oceanogr* 53:788–798. doi: 10.4319/lo.2008.53.2.0788
- Ciancio JE, Righi C, Faiella A, Frere E (2016) Blood-specific isotopic discrimination factors in the Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*). *Rapid Commun Mass Spectrom* 30:1865–1869. doi: 10.1002/rcm.7661
- Ciancio JE, Yorio P, Wilson R, Frere E (2018) Food provisioning in magellanic penguins as inferred from stable isotope ratios. *Rapid Commun Mass Spectrom* 32:489–494. doi: 10.1002/rcm.8065
- Clark PJ, Evans FC (1954) Distance to Nearest Neighbor as a Measure of Spatial Relationships in Populations. *Ecology* 35:445–453. doi: 10.2307/1931034
- Clarke K, Warwick R (2001) *Change in marine Communities: An approach to statistical analysis and interpretation*. Primer-E Ltd.: Plymouth, UK
- Connell JH (1980) *Diversity and the Coevolution of Competitors, or the Ghost of*

- Competition Past. *Oikos* 35:131. doi: 10.2307/3544421
- Coulson J (2001) Colonial breeding in seabirds. In: Schreiber E, Burger J (eds) *Biology of marine birds*. CRC Press, pp 100–127
- Cousseau MB (1982) Revisión taxonómica y análisis de los caracteres morfométricos y:merísticos de la sardina fueguina, *Sprattus fuegensis* (Jenyns, 1842) (Pisces, Clupeidae). *Rev Investig y Desarro Pesq* 3:77–94.
- Cousseau MB, Perrotta R (1998) *Peces marinos de Argentina. Biología, distribución, pesca*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata (Argentina)
- Craig EC, Dorr BS, Hanson-Dorr KC, et al (2015) Isotopic discrimination in the double-crested cormorant (*Phalacrocorax auritus*). *PLoS One* 10:1–7. doi: 10.1371/journal.pone.0140946
- Croxall J (1987) *Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems*. Cambridge University Press.
- Croxall JP, Prince PA (1980) Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia. *Biol J Linn Soc* 14:103–131. doi: 10.1111/j.1095-8312.1980.tb00101.x
- Davoren GK, Burger AE (1999) Differences in prey selection and behaviour during self-feeding and chick provisioning in rhinoceros auklets. *Anim Behav* 58:853–863. doi: 10.1006/ANBE.1999.1209
- Desarrollo M de A y, Sustentable, Argentinas A (2017) *Categorización de las Aves de la Argentina: 2015*. Buenos Aires, Argentina
- Doello-Jurado M (1917) Sobre aves de Puerto Deseado (Patagonia). *El Hornero* 1:8–16.
- Favero M, Bachmann S, Copello S, et al (2001) Aves marinas del sudeste bonaerense. In: IRIBARNE O (ed) *Reserva de Biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. pp 251–267
- Fernández DA, Lattuca ME, Boy CC, et al (2009) Energy density of sub-Antarctic fishes from the Beagle Channel. *Fish Physiol Biochem* 35:181–188. doi: 10.1007/s10695-008-9234-1

- Ferrari S, Alegre B, Gandini P (2004) Dieta del cormorán imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en el sur de Santa Cruz (Patagonia, Argentina). *Ornitol Neotrop* 15:103–110.
- Fonteneau F, Paillisson J, Marion L (2009) Relationships between bird morphology and prey selection in two sympatric Great Cormorant *Phalacrocorax carbo* subspecies during winter. *Ibis (Lond 1859)* 151:286–298. doi: 10.1111/j.1474-919X.2009.00909.x
- Forero MG, Bortolotti GR, Hobson KA, et al (2004) High trophic overlap within the seabird community of Argentinean Patagonia: A multiscale approach. *J Anim Ecol* 73:789–801. doi: 10.1111/j.0021-8790.2004.00852.x
- Forero MG, Hobson KA, Bortolotti GR, et al (2002) Food resource utilisation by the Magellanic penguin evaluated through stable-isotope analysis: Segregation by sex and age and influence on offspring quality. *Mar Ecol Prog Ser* 234:289–299. doi: 10.3354/meps234289
- Franco-Trecu V, Drago M, Riet-Sapriza FG, et al (2013) Bias in diet determination: Incorporating traditional methods in Bayesian mixing models. *PLoS One* 8:1–8. doi: 10.1371/journal.pone.0080019
- Frederiksen M, Mavor RA, Wanless S (2007) Seabirds as environmental indicators: The advantages of combining data sets. *Mar Ecol Prog Ser* 352:205–211. doi: 10.3354/meps07071
- Frere E, Gandini P, Boersma D (1998) The Breeding Ecology of Magellanic Penguins at Cabo Virgenes , Argentina : What Factors Determine Reproductive Success ? The Breeding Ecology of Magellanic Penguins at Cabo Virgenes , Argentina : What Factors Determine Reproductive Success ? *Colon Waterbirds* 21:205–210.
- Frere E, Gandini P, Lichtschein V (1996) Variacion Latitudinal En La Dieta Del Pinguino De Magallanes (*Spheniscus Magellanicus*) En La Costa Patagonica, Argentina. *Ornitol Neotrop* 7:35–41.
- Frere E, Gandini P, Ruiz J, Vilina YA (2004) Current status and breeding distribution of Red-legged Cormorant *Phalacrocorax gaimardi* along the Chilean coast. *Bird Conserv Int* 14:113–121. doi: 10.1017/S0959270904000139
- Frere E, Gandini PA (2001) Aspects of the breeding biology of the red-legged

- Cormorant *Phalacrocorax gaimardi* on the Atlantic coast of South America. *Mar Ornithol* 29:67–70.
- Frere E, Quintana F, Gandini P (2005) Cormoranes de la costa patagónica: estado poblacional, ecología y conservación. *El Hornero* 20:35–52.
- Frere E, Quintana F, Gandini P (2002) Diving behavior of the Red-Legged Cormorant in Southeastern Patagonia, Argentina. *Condor* 144:440–444.
- Frere E, Quintana F, Gandini P, Wilson RP (2008) Foraging behaviour and habitat partitioning of two sympatric cormorants in Patagonia, Argentina. *Ibis (Lond 1859)* 150:558–564. doi: 10.1111/j.1474-919X.2008.00824.x
- Fry B (2002) Conservative mixing of stable isotopes across estuarine salinity gradients: A conceptual framework for monitoring watershed influences on downstream fisheries production. *Estuaries* 25:264–271. doi: 10.1007/BF02691313
- Furness RW, Barrett RT (1985) The Food-Requirements and Ecological Relationships of a Seabird Community in North Norway. *Ornis Scand* 16:305–313. doi: 10.2307/3676695
- Furness RW, Camphuysen CJ (1997) Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES J Mar Sci* 54:726–737. doi: 10.1006/jmsc.1997.0243
- Gandini P, Frere E (1995) Distribución, abundancia y ciclo reproductivo del Cormorán Gris *Phalacrocorax gaimardi* en la costa patagónica, Argentina. *El Hornero* 14:57–60.
- Gandini P, Frere E, Quintana F (2005) Feeding Performance and Foraging Area of the Red-Legged Cormorant. *Waterbirds* 28:41–45.
- Gandini PA, Frere E (1998) Seabird and shorebird diversity and associated conservation problems in Puerto Deseado, Patagonia, Argentina. *Ornitol Neotrop* 9:13–22.
- Gatto AJ, Yorio P (2016) Assessing the trophic niche of South American Terns integrating conventional and isotopic methods. *Emu* 116:230–240. doi: 10.1071/MU15010
- Gause GF (1934) Experimental Analysis of Vito Volterra's Mathematical Theory of the Struggle for Existence. *Science (80-)* 79:16–17.

- Gómez Laich A, Quintana F, Shepard ELC, Wilson RP (2012) Intersexual differences in the diving behaviour of Imperial Cormorants. *J Ornithol* 153:139–147. doi: 10.1007/s10336-011-0714-1
- Gómez Laich A, Wilson RP, Gleiss AC, et al (2011) Use of overall dynamic body acceleration for estimating energy expenditure in cormorants: Does locomotion in different media affect relationships? *J Exp Mar Bio Ecol* 399:151–155. doi: 10.1016/J.JEMBE.2011.01.008
- González-Solís J, Croxall J, Wood A (2000) Foraging partitioning between giant petrels *Macronectes* spp. and its relationship with breeding population changes at Bird Island, South Georgia. *Mar Ecol Prog Ser* 204:279–288. doi: 10.3354/meps204279
- González-Solís J, Croxall JP, Afanasyev V (2007) Offshore spatial segregation in giant petrels *Macronectes* spp.: differences between species, sexes and seasons. *Aquat Conserv Mar Freshw Ecosyst* 17:S22–S36. doi: 10.1002/aqc.911
- Gonzalez-Solis J, Croxall JP, Wood AG (2000) Foraging partitioning between giant petrels *Macronectes* spp. and its relationship with breeding population changes at Bird Island, South Georgia. *Mar Ecol Prog Ser* 204:279–288. doi: 10.3354/meps204279
- Gosztonyi a E, Kuba L (1996) Atlas de huesos craneales y de la cintura escapular de peces costeros patagónicos. *Fund Patagon Nat Inf Técnico* 4:1–29.
- Gremillet D, Argentin G, Schulte B, Culik BM (1998) Flexible foraging techniques in breeding Cormorants *Phalacrocorax carbo* and Shags *Phalacrocorax aristotelis*: benthic or pelagic feeding? *Ibis (Lond 1859)* 140:113–119. doi: 10.1111/j.1474-919X.1998.tb04547.x
- Hammerschlag-Peyer CM, Yeager LA, Araújo MS, Layman CA (2011) A hypothesis-testing framework for studies investigating ontogenetic niche shifts using stable isotope ratios. *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0027104
- Hansen JE (1999) Estimación de parámetros poblacionales del efectivo de sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*) de la costa continental Argentina. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata, Argentina
- Hardin G (1960) The Competitive Exclusion Principle. *Science (80-)* 131:1292–1297.

doi: 10.2307/1705965

Harris S, Quintana F, Ciancio J, et al (2016a) Linking foraging behavior and diet in a diving seabird. *Mar Ecol* 37:419–432. doi: 10.1111/maec.12327

Harris S, Raya Rey A, Zavalaga C, Quintana F (2014) Strong temporal consistency in the individual foraging behaviour of Imperial Shags *Phalacrocorax atriceps*. *Ibis (Lond 1859)* 156:523–533. doi: 10.1111/ibi.12159

Harris S, Sáenz Samaniego RA, Raya Rey A (2016b) Insights into diet and foraging behavior of Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*) breeding at Staten and Becasses islands, Tierra del Fuego, Argentina. *Wilson J Ornithol* 128:811–820. doi: 10.1676/15-141.1

Harrison P, Peterson R (1985) *Seabirds: an identification guide*. Boston: Houghton Mifflin

Hobson KA, Gloutney ML, Gibbs HL (1997) Preservation of blood and tissue samples for stable-carbon and stable-nitrogen isotope analysis. *Can J Zool* 75:1720–1723. doi: 10.1139/z97-799

Hobson KA, Piatt JF, Pitocchelli J (1994) Using Stable Isotopes to Determine Seabird Trophic Relationships. *J Anim Ecol* 63:786. doi: 10.2307/5256

Hooge PN, Eichenlaub B (1997) *Movement. Animal Movement Extension to ArcView Ver. 1.1*. Alaska Biological Science Center. US Geological Survey, Anchorage, Alaska, USA.

Humphries P, Hyndes G a., Potter IC (1992) Comparisons between the Diets of Distant Taxa (Teleost and Cormorant) in an Australian Estuary. *Estuaries* 15:327. doi: 10.2307/1352780

Hunt GL, Eppley Z a, Schneider DC (1986) Reproductive Performance of Seabirds: The Importance of Population and Colony Size. *Auk* 103:306–317. doi: 10.2307/4087084

Hutchinson G (1957) Population studies - animal ecology and demography - concluding remarks. In: *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*.

Hutchinson G (1978) *An introduction to population ecology*. New Haven Connecticut Yale University Press

- Hutchinson GE (1959) Homage to Santa Rosalia or Why Are There So Many Kinds of Animals? *Am Nat* 93:145–159. doi: 10.1086/282070
- Iantanos N, Estrada E, Isla F (2002) Formas mareales de la Ría del Deseado, Santa Cruz. *Rev la Asoc Argentina Sedimentol* 9:43–52.
- Ibarra C, Marinao C, Suárez N, Yorio P (2018) Differences between colonies and chick-rearing stages in Imperial Cormorant (*Phalacrocorax atriceps*) diet composition: implications for trophic studies and monitoring. *Wilson J Ornithol* 130:224–234. doi: 10.1676/16-184.1
- Inger R, Bearhop S (2008) Applications of stable isotope analyses to avian ecology - INGER - 2008 - Ibis - Wiley Online Library. *Ibis (Lond 1859)* 150:447–461.
- Isla F, Iantanos N (2004) Dinámica submareal y condiciones ambientales de la ría Deseado, Santa Cruz.
- Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J Anim Ecol* 80:595–602. doi: 10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x
- Jaeger A, Cherel Y (2011) Isotopic Investigation of Contemporary and Historic Changes in Penguin Trophic Niches and Carrying Capacity of the Southern Indian Ocean. *PLoS One* 6:e16484. doi: 10.1371/journal.pone.0016484
- Jaeger A, Connan M, Richard P, Cherel Y (2010) Use of stable isotopes to quantify seasonal changes of trophic niche and levels of population and individual specialisation in seabirds. *Mar Ecol Prog Ser* 401:269–277. doi: 10.3354/meps08380
- Johnsgard P (1993) Cormorants, darters, and pelicans of the world. Smithsonian Inst Pr.
- Kelly JF (2000) Stable isotopes of carbon and nitrogen in the study of avian and mammalian trophic ecology. *Can J Zool* 78:1–27. doi: 10.1139/z99-165
- Kitaysky A, Piatt J, Wingfield J (2007) Stress hormones link food availability and population processes in seabirds. *Mar Ecol Prog Ser* 352:245–258. doi: 10.3354/meps07074
- Kurle CM, Sinclair EH, Edwards AE, Gudmundson CJ (2011) Temporal and spatial

- variation in the $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values of fish and squid from Alaskan waters. *Mar Biol* 158:2389–2404. doi: 10.1007/s00227-011-1741-4
- Lack D (1947) *Darwin's Finches*. Cambridge University Press
- Layman CA, Araujo MS, Boucek R, et al (2012) Applying stable isotopes to examine food-web structure: An overview of analytical tools. *Biol Rev* 87:545–562. doi: 10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x
- Layman CA, Arrington DA, Montaña CG, Post DM (2007) Can stable isotope ratios provide for community- wide measures of trophic structure? *Ecology* 88:42–48. doi: 10.1890/0012-9658
- Linnebjerg JF, Fort J, Guilford T, et al (2013) Sympatric Breeding Auks Shift between Dietary and Spatial Resource Partitioning across the Annual Cycle. *PLoS One* 8:e72987. doi: 10.1371/journal.pone.0072987
- Logan JM, Jardine TD, Miller TJ, et al (2008) Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: Comparison of chemical extraction and modelling methods. *J Anim Ecol* 77:838–846. doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01394.x
- MacArthur R, Levins R (1967) The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *Am Nat* 101:377–385. doi: 10.1086/282505
- MacArthur RH (1958) Population Ecology of Some Warblers of Northeastern Coniferous Forests. *Ecology* 39:599–619. doi: 10.2307/1931600
- Malacalza VE, Navas JR (1996) Biología y ecología reproductiva de *Phalacrocorax albiventer* (Aves: Phalacrocoracidae) en Punta Leon, Chubut, Argentina. *Ornitol Neotrop* 7:53–61.
- Malacalza VE, Poretti TI, Bertellotti NM (1994) La dieta de *Phalacrocorax albiventer* en Punta Leon (Chubut, Argentina) durante la temporada reproductiva. *Ornitol Neotrop* 5:91–97.
- Martin JP, Bastida R (2008) Contribución de las comunidades bentónicas en la dieta del róbalo (*Eleginops maclovinus*) en la ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). *Lat Am J Aquat Res* 36:1–13. doi: 10.4067/s0718-560x2008000100001
- Martinez del Rio C, Wolf N, Carleton SA, Gannes LZ (2009) Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biol Rev* 84:91–111. doi:

10.1111/j.1469-185X.2008.00064.x

Matthews B, Mazumder A (2004) A critical evaluation of intrapopulation variation of $\delta^{13}\text{C}$ and isotopic evidence of individual specialization. *Oecologia* 140:361–371. doi: 10.1007/s00442-004-1579-2

Menge BA, Sutherland JP (1987) Community Regulation: Variation in Disturbance, Competition, and Predation in Relation to Environmental Stress and Recruitment. *Am Nat* 130:730–757. doi: 10.1086/284741

Menge BA, Sutherland JP (1976) Species Diversity Gradients: Synthesis of the Roles of Predation, Competition, and Temporal Heterogeneity. *Am Nat* 110:351–369. doi: 10.1086/283073

Menni RC, Ringuélet RA, Arámburu RA (1984) Peces marinos de la Argentina y Uruguay : [reseña histórica, clave de familias, géneros y especies, catálogo crítico]. Editorial Hemisferio Sur

Michalik A, van Noordwijk HJ, Brickle P, et al (2010) The diet of the Imperial Shag *Phalacrocorax atriceps* at a colony on New Island, Falkland/Malvinas Islands combining different sampling techniques. *Polar Biol* 33:1537–1546. doi: 10.1007/s00300-010-0843-7

Michener R, Kaufman L (2007) Stable isotope ratios as tracers in marine food webs: An update. In: *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science*, Blackwell. pp 238–270

Millones A (2009) Uso y selección de hábitat reproductivo del cormorán gris (*Phalacrocorax gaimardi*). Tesis de Doctorado - Universidad de Buenos Aires

Millones A, Frere E (2012) Environmental Factors Affecting the Distribution of the Red-legged Cormorant in Argentina : A Regional Scale Approach Environmental Factors Affecting the Distribution of the Red-legged Cormorant in Argentina : A Regional Scale Approach. *Waterbirds* 35:230–238.

Millones A, Frere E (2017) How Nest Site Characteristics Influence Breeding Success in Red-legged Cormorants *Phalacrocorax gaimardi*. *Acta Ornithol* 52:239–244. doi: 10.3161/00016454AO2017.52.2.011

Millones A, Frere E, Gandini P (2010) Availability and use of breeding habitat by the

- Red-legged Cormorant (*Phalacrocorax gaimardi*): Evidence for habitat selection. *Emu* 110:155–159. doi: 10.1071/MU09099
- Millones A, Frere E, Gandini P (2005) Dieta del cormorán gris (*Phalacrocorax gaimardi*) en la Ría Deseado, Santa Cruz, Argentina. *Ornitol Neotrop* 16:519–527.
- Millones A, Gandini P, Frere E (2015) Long-term population trends of the Red-legged Cormorant *Phalacrocorax gaimardi* on the Argentine coast. *Bird Conserv Int* 25:234–241. doi: 10.1017/S0959270914000094
- Minagawa M, Wada E (1984) Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochim Cosmochim Acta* 48:1135–1140.
- Moreno C, Jara H (1984) Ecological studies on fish fauna associated with *Macrocystis pyrifera* belts in the south of Fuegian Islands, Chile. *Mar Ecol Prog Ser* 15:99–107. doi: 10.3354/meps015099
- Morgenthaler A, Millones A, Gandini P, Frere E (2016) Pelagic or benthic prey? Combining trophic analyses to infer the diet of a breeding South American seabird, the Red-legged Cormorant, *Phalacrocorax gaimardi*. *Emu* 116:360–369. doi: 10.1071/MU15101
- Morrison ML, Shanley R, Douglas S, Edwin J (1978) Age and foraging ability relationships of Olivaceous cormorants. *Wilson Bull* 90:414–422. doi: 10.2307/4161091
- Nasca PB, Nasca PB, Gandini P a., et al (2004) Caracterización de las asociaciones de alimentación multiespecíficas de aves marinas en la ría deseado, Santa Cruz, Argentina. *Hornero* 19:29–36.
- Nelson B (2005) Pelicans, Cormorants and their relatives Pelecanidae, Sulidae, Phalacrocoracidae, Anhingidae, Fregatidae, Phaethontidae. *Bird Fam World* 1–661.
- Newsome SD, Rio, Martinez del C, Bearhop S, Phillips DL (2007) A Niche for Isotope Ecology. *Front Ecol Environ* 5:429–436. doi: 10.1890/060150.01
- Oksanen J, Blanchet F, Kindt R, et al (2016) Vegan: community ecology package. R package 2.3-3.

- Parnell A, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2008) Sable isotope analysis in R (SIAR). <http://cran.r-project.org/web/packages/siar/index.html>.
- Parnell A, Jackson A (2013) SIAR: Stable Isotope Analysis in R. R package version 4.2.
- Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2010) Source partitioning using stable isotopes: Coping with too much variation. *PLoS One* 5:1–5. doi: 10.1371/journal.pone.0009672
- Patterson K (1988) Life history of Patagonian squid *Loligo gahi* and growth parameter estimates using least-squares fits to linear and von Bertalanffy models. *Mar Ecol Prog Ser* 47:65–74.
- Peterson BJ, Fry B (1987) Stable Isotopes in Ecosystem Studies. *Annu Rev Ecol Syst* 18:293–320. doi: 10.1146/annurev.es.18.110187.001453
- Petracci PF, Cereghetti J, Martín J, Obed YS (2009) Dieta del Biguá (*Phalacrocorax olivaceus*) durante la primavera en el estuario de Bahía Blanca, Buenos Aires, Argentina. *El Hornero* 24:73–78.
- Phillips DL, Gregg JW (2003) Source partitioning using stable isotopes: Coping with too many sources. *Oecologia* 136:261–269. doi: 10.1007/s00442-003-1218-3
- Phillips DL, Inger R, Bearhop S, et al (2014) Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Can J Zool* 92:823–835. doi: 10.1139/cjz-2014-0127
- Pianka E (1981) Competition and niche theory. *Theor Ecol Princ Appl* 167–196.
- Pianka ER (1969) Sympatry of Desert Lizards (*Ctenotus*) in Western Australia. *Ecology* 50:1012–1030. doi: 10.2307/1936893
- Pineda S, Aubone A, Brunetti N (1996) Identificación y morfometría de las mandíbulas de *Loligo gahi* y *Loligo sanpaulensis* (Cephalopoda, Loliginidae) del Atlántico Sudoccidental. *Rev Investig y Desarro Pesq* 10:85–99.
- Polito MJ, Trivelpiece WZ, Patterson WP, et al (2015) Contrasting specialist and generalist patterns facilitate foraging niche partitioning in sympatric populations of *Pygoscelis* penguins. *Mar Ecol Prog Ser* 519:221–237. doi: 10.3354/meps11095

- Post D (2002) Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83:703–718.
- Punta G, Yorio P, Herrera G (2003a) Temporal patterns in the diet and food partitioning in imperial cormorants (*Phalacrocorax atriceps*) and rock shags (*P. magellanicus*) breeding at Bahía Bustamante, Argentina. *Wilson Bull* 115:307–315. doi: 10.1676/02-119
- Punta G, Yorio P, Herrera G, Saravia JRC (2003b) Biología reproductiva de los cormoranes imperial y cuello negro en el Golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *El Hornero* 18:103–111.
- Punta GE, Saravia JRC, Yorio PM (1993) The diet and foraging behaviour of two Patagonian cormorants. *Mar. Ornithol.* 21:27–36.
- QGIS Development Team (2017) QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project.
- Quillfeldt P, Chérel Y, Delord K, Weimerkirch H (2015a) Cool, cold or colder? Spatial segregation of prions and blue petrels is explained by differences in preferred sea surface temperatures. *Biol Lett.* doi: 10.1098/rsbl.2014.1090
- Quillfeldt P, Ekschmitt K, Brickle P, et al (2015b) Variability of higher trophic level stable isotope data in space and time – a case study in a marine ecosystem. *Rapid Commun Mass Spectrom* 29:667–674. doi: 10.1002/rcm.7145
- Quintana F, Morelli F, Benedetti Y (2002a) 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. *Ecol Austral* 12:19–28.
- Quintana F, Wilson R, Dell’Arciprete P, et al (2011) Women from Venus, men from Mars: Inter-sex foraging differences in the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* a colonial seabird. *Oikos* 120:350–358. doi: 10.1111/j.1600-0706.2010.18387.x
- Quintana F, Wilson RP, Yorio P (2007) Dive depth and plumage air in wettable birds: The extraordinary case of the imperial cormorant. *Mar Ecol Prog Ser* 334:299–310. doi: 10.3354/meps334299

- Quintana F, Yorio P, Borboroglu PG (2002b) Aspects of the breeding biology of the Neotropic Cormorant *Phalacrocorax olivaceus* at Golfo San Jorge, Argentina. *Mar Ornithol* 30:25–29.
- Quintana F, Yorio P, Lisnizer N, et al (2004) Diving Behavior and Foraging Areas of the Neotropic Cormorant At a Marine Colony in Patagonia, Argentina. *Wilson Bull* 116:83–88. doi: 10.1676/0043-5643
- R Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Raya Rey A, Polito M, Archuby D, Coria N (2012) Stable isotopes identify age- and sex-specific dietary partitioning and foraging habitat segregation in southern giant petrels breeding in Antarctica and southern Patagonia. *Mar Biol* 159:1317–1326. doi: 10.1007/s00227-012-1912-y
- Retana M V., Quintana F (2009) Variación inter e intraespecífica del ciclo respiratorio durante las inmersiones en tres especies de cormoranes patagónicos. *El Hornero* 24:79–86.
- Riera P, Richard P (1997) Temporal variation of $\delta^{13}C$ in particulate organic matter and oyster *Crassostrea gigas* in Marennes-Oléron Bay (France):effect of freshwater inflow. *Mar Ecol Prog Ser* 147:105–115. doi: 10.3354/meps147105
- Righi C, Blanco G, Frere E (2013) Abundance and spatial distribution of Commerson's dolphin (*Cephalorhynchus commersonii*) at a breeding site: Ría Deseado, Patagonia, Argentina. *Aquat Mamm* 39:1.
- Rogers PJ, Huveneers C, Page B, et al (2012) A quantitative comparison of the diets of sympatric pelagic sharks in gulf and shelf ecosystems off southern Australia. *ICES J Mar Sci* 69:1382–1393. doi: 10.1093/icesjms/fss023
- Root RB (1967) The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Gray Gnatcatcher. *Ecol Monogr* 37:317–350. doi: 10.2307/1942327
- Rosciano NG, Polito MJ, Raya Rey A (2016) Do penguins share? Evidence of foraging niche segregation between but not within two sympatric, central-place foragers. *Mar Ecol Prog Ser* 548:249–262. doi: 10.3354/meps11689
- Sala JE, Wilson RP, Frere E, Quintana F (2012) Foraging effort in Magellanic penguins

- in coastal Patagonia, Argentina. *Mar Ecol Prog Ser* 464:273–287. doi: 10.3354/meps09887
- Sánchez RP, Remeslo A, Madirolas A, Ciechomski J de (1995) Distribution and abundance of post-larve and juveniles of the patagonian strat, *Sprattus fueguensis*, and related hydrographic conditions. 23:22 pag.
- Sapoznikow A, Quintana F (2003) Foraging Behavior and Feeding Locations of Imperial Cormorants and Rock Shags Breeding Sympatrically in Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 26:184. doi: 10.1675/1524-4695
- Sapoznikow A, Quintana F (2009) Asincronía de puesta y reposición del La nidada en el cormorán cuello cegro (*Phalacrocorax magellanicus*): ¿ Evidencias de las características de su fuente de alimento ? *Hornero* 24:21–30.
- Sapoznikow A, Quintana F, Kuba L (2009) Low seasonal variation in the diet of Rock Shags (*Phalacrocorax magellanicus*) at a Patagonian colony in Argentina. *Emu* 109:35–39. doi: 10.1071/MU07061
- Schell DM (2000) Declining carrying capacity in the Bering Sea: Isotopic evidence from whale baleen. *Limnol Oceanogr* 45:459–462. doi: 10.4319/lo.2000.45.2.0459
- Schluter D (2000) Ecological Character Displacement in Adaptive Radiation. *Am Nat* 156:S4–S16. doi: 10.1086/303412
- Schoener T. (1983) Field experiments on interspecific competition. *Am Nat* 122:240–285. doi: 10.2307/2678832
- Schoener TW (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Sci (Wash D C)* 185:27–39.
- Schreiber R, Clapp R (1987) Pelecaniform feeding ecology. In: JP Croxall (ed) *Seabirds: Feeding Ecology and Role in Marine Ecosystems*. pp 173–188
- Silva L, Saporit F, Vales D, et al (2014) Differences in diet composition and foraging patterns between sexes of the Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) during the non-breeding period as revealed by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values in feathers and bone. *Mar Biol* 161:1195–1206. doi: 10.1007/s00227-014-2410-1
- Smith JA, Mazumder D, Suthers IM, Taylor MD (2013) To fit or not to fit: evaluating stable isotope mixing models using simulated mixing polygons. *Methods Ecol Evol*

4:612–618. doi: 10.1111/2041-210X.12048

Steenweg RJ, Ronconi RA, Leonard ML (2011) Seasonal and Age-Dependent Dietary Partitioning between the Great Black-backed and Herring Gulls. *Condor* 113:795–805. doi: 10.1525/cond.2011.110004

Suryan RM, Irons DB, Brown ED, et al (2006) Site-specific effects on productivity of an upper trophic-level marine predator: Bottom-up, top-down, and mismatch effects on reproduction in a colonial seabird. *Prog Oceanogr* 68:303–328. doi: 10.1016/j.pocean.2006.02.006

Sydeman WJ, Hobson KA, Pyle P, McLaren EB (1997) Trophic Relationships among Seabirds in Central California: Combined Stable Isotope and Conventional Dietary Approach. *Condor* 99:327–336. doi: 10.2307/1369938

Tamelaender T, Kivima C, Bellerby RGJ, Renaud PE (2009) Base-line variations in stable isotope values in an Arctic marine ecosystem : effects of carbon and nitrogen uptake by phytoplankton. *Hydrobiologia* 630:63–73. doi: 10.1007/s10750-009-9780-2

Telfair R, Morrison M (1995) Neotropical Cormorant: *Phalacrocorax Brasiliensis*. *The Birds of North America*, no. 137.

Tramer EJ (1969) Bird Species Diversity: Components of Shannon's Formula. *Ecology* 50:927–929. doi: 10.2307/1933715

Trivelpiece WZ, Trivelpiece SG, Volkman NJ (1987) Ecological Segregation of Adelie, Gentoo, and Chinstrap Penguins at King George Island, Antarctica. *Ecology* 68:351–361.

Turner TF, Collyer ML, Krabbenhoft TJ (2010) A general hypothesis-testing framework for stable isotope ratios in ecological studies. *Ecology* 91:2227–2233. doi: 10.1890/09-1454.1

Vanella FA, Fernández DA, Carolina Romero M, Calvo J (2007) Changes in the fish fauna associated with a sub-Antarctic *Macrocystis pyrifera* kelp forest in response to canopy removal. *Polar Biol* 30:449–457. doi: 10.1007/s00300-006-0202-x

Volpedo A, Echeverría D (2000) Catálogo y claves de otolitos para la identificación de peces del Mar Argentino. Editorial Dunken.

- Votier SC, Bearhop S, Witt MJ, et al (2010) Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. *J Appl Ecol* 47:487–497. doi: 10.1111/j.1365-2664.2010.01790.x
- Weimerskirch H (2001) Seabird demography and its relationship with the marine environment. In: *Biology of marine birds*. CRC press, pp 128–149
- Weimerskirch H, Bartle JA, Jouventin P, Stahl JC (1988) Foraging ranges and partitioning of feeding zones in three species of southern albatrosses. *Condor* 90:214–219. doi: 10.2307/1368450
- White CR, Day N, Butler PJ, Martin GR (2007) Vision and foraging in cormorants: More like herons than hawks? *PLoS One*. doi: 10.1371/journal.pone.0000639
- Wilson RP (2010) Resource partitioning and niche hyper-volume overlap in free-living Pygoscelid penguins. *Funct Ecol* 24:646–657. doi: 10.1111/j.1365-2435.2009.01654.x
- Wilson RP, Quintana F (2004) Surface pauses in relation to dive duration in imperial cormorants; how much time for a breather? *J Exp Biol* 207:1789–1796. doi: 10.1242/jeb.00967
- Wood AG, Naef-Daenzer B, Prince PA, Croxall JP (2000) Quantifying habitat use in satellite-tracked pelagic seabirds: Application of kernel estimation to albatross locations. *J Avian Biol* 31:278–286. doi: 10.1034/j.1600-048X.2000.310302.x
- Woods RW, Woods A (1997) *Atlas of breeding birds of the Falkland Islands*. Oswestry: Anthony Nelson.
- Worton BJ (1989) Kernel Methods for Estimating the Utilization Distribution in Home-Range Studies. *Ecology* 70:164–168. doi: 10.2307/1938423
- Yorio P, Copello S, Kuba L, et al (2010) Diet of imperial cormorants *phalacrocorax atriceps* breeding at Central Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 33:70–78. doi: 10.1675/063.033.0108
- Yorio P, Frere E, Gandini P, Harris G (1998) *Atlas de la distribución reproductiva de aves marinas en el litoral Patagónico Argentino*. Fundación Patagonia Natural, Puerto Madryn, Argentina

- Yorio P, Ibarra C, Marinao C (2017) Induced Regurgitation Versus Stomach Sampling : Assessing Their Value for the Characterization of Imperial Cormorant (*Phalacrocorax atriceps*) Diet Induced Regurgitation Versus Stomach Sampling : Assessing Their Value for the Characterization of Imperial. *Waterbirds* 40:162–167.
- Yorio P, Quintana F, Campagna C, Harris G (1994) Diversidad, abundancia y dinámica espacio-temporal de la colonia mixta de aves marinas en Punta León, Patagonia. *Ornitol Neotrop* 5:69–77.
- Yorio PM, Boersma PD (1994) Causes of Nest Desertion during Incubation in the Magellanic Penguin (*Spheniscus magellanicus*). *Condor* 96:1076–1083. doi: 10.2307/1369116
- Zapata A (1967) Observaciones sobre aves de Puerto Deseado, provincia de Santa Cruz. *El hornero* 10:351–378.
- Zavalaga C, Frere E, Gandini P (2002) Status of the Red-legged cormorant in Peru: What factors Affect Distribution and Numbers? *Waterbirds* 25:8–15.

TRABAJO DE RESPALDO

Pelagic or benthic prey? Combining trophic analyses to infer the diet of a breeding South American seabird, the Red-legged Cormorant, *Phalacrocorax gaimardi*.

Referencia:

Morgenthaler, A., Millones, A., Gandini, P., & Frere, E. (2016). Pelagic or benthic prey? Combining trophic analyses to infer the diet of a breeding South American seabird, the Red-legged Cormorant, *Phalacrocorax gaimardi*. *Emu-Austral Ornithology*, 116(4), 360-369.

Enlace:

<http://dx.doi.org/10.1071/MU15101>

CSIRO PUBLISHING

Emu, 2016, 116, 360–369<http://dx.doi.org/10.1071/MU15101>

Pelagic or benthic prey? Combining trophic analyses to infer the diet of a breeding South American seabird, the Red-legged Cormorant, *Phalacrocorax gaimardi*

Annick Morgenthaler^{A,C}, Ana Millones^A, Patricia Gandini^{A,B} and Esteban Frere^{A,B}

^ACentro de Investigaciones de Puerto Deseado, Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Av. Prefectura s/n, cc 238 (9050), Puerto Deseado, Santa Cruz, Argentina.

^BConsejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Av. Prefectura s/n, cc 238 (9050), Puerto Deseado, Santa Cruz, Argentina.

^CCorresponding author. Email: annick.morgenthaler@gmail.com

Abstract. The available information about the feeding habits and preferences of the Red-legged Cormorant (*Phalacrocorax gaimardi*) generally suggests that this near-threatened South American cormorant is a sedentary benthic forager that also incorporates pelagic prey in its diet. In order to describe the dietary composition and assess the importance of certain prey types (pelagic vs benthic), we studied the diet of this cormorant on the Argentine Atlantic coast during four breeding seasons, using a combined technique of conventional diet assessment (pellets) and stable isotope analysis. Our results show that the Red-legged Cormorant forages mainly on pelagic and demersal–pelagic prey. Results of both techniques showed the main prey to be the Patagonian Sprat, a small high-energy-content pelagic forage fish, and the Patagonian Squid, a low-energy-content demersal pelagic invertebrate. We also found an overall low prey diversity and important interannual variation for the main prey types, as well as variation between the different breeding stages. This study therefore contributes new and unambiguous information about the Red-legged Cormorant's use of trophic resources and suggests that the combination of a conventional technique with stable isotope analysis provides a solid framework for this seabird diet assessment.

Additional keywords: Argentina, mixing model, Patagonia, shag, stable isotope analysis, trophic ecology.

Received 27 September 2015, accepted 3 June 2016, published online 19 July 2016

Introduction

Seabirds are good indicators of changes in the marine environment and may be indicative of fluctuations in fish stocks and oceanographic conditions (Furness and Camphuysen 1997). The abundance and distribution of prey can affect the reproductive success and the population size of seabirds through 'bottom-up' processes (Suryan *et al.* 2006). For example, changes in prey availability due to overfishing together with oceanographic changes have negatively affected the populations of cormorants and pelicans in Peru and South Africa (Schreiber and Clapp 1987). It is therefore important to rely on good basic dietary and trophic ecology knowledge of seabirds in order to understand the possible changes that can affect their population trend.

To assess the diet of seabirds, the analysis of pellet casts (regurgitated indigestible prey remains) has been widely used, particularly on cormorants and shags, as sampling is simple and non-invasive (Barrett *et al.* 2007). Nevertheless, this conventional approach can present some biases, caused by the temporal snapshot represented by the sampled pellets, the differential erosion rate of the prey remains that can over- or under-represent certain prey types, and, finally, also because some secondary

prey remnants can be retained (Casaux *et al.* 1995; Barrett *et al.* 2007). Stable isotope analysis (SIA) of carbon and nitrogen in consumer tissues does not suffer from these biases and is a powerful dietary assessment technique, especially when used in combination with conventional techniques (Inger and Bearhop 2008). The stable isotope ratios in tissues of a consumer reflect assimilated diet, and under appropriate conditions allow quantification of the relative importance of main dietary items through the use of stable isotope mixing models (Phillips and Gregg 2001; Parnell *et al.* 2010).

The Red-legged Cormorant (*Phalacrocorax gaimardi*) is found along the Pacific coast from northern Peru to southern Chile, and along the Atlantic coast, where its range is restricted to the Santa Cruz Province of Argentina (Zavalaga *et al.* 2002; Frere *et al.* 2005). This species is classified by the IUCN as Near Threatened because its population is showing a moderately rapid decline owing to mortality in fishing operations and unsustainable exploitation (BirdLife International 2012). In Argentina the species is considered 'vulnerable' (López-Lanús *et al.* 2008) and its small population (945 breeding pairs) showed a slight decline between 1990 and 2009 (Millones *et al.* 2015).

Coastal ocean productivity has been identified as a key factor influencing the usage patterns of the breeding habitat of the Red-legged Cormorant, and it could also be an important factor affecting temporal variations in the Argentine population (Millones and Frere 2012; Millones *et al.* 2015).

Little is known about the diet and foraging behaviour of the Red-legged Cormorant throughout its global range. Frere *et al.* (2002) and Gandini *et al.* (2005) reported that the Red-legged Cormorants from the breeding colony of Isla Elena, at the Ría Deseado estuary (Santa Cruz, Argentina) (Fig. 1) feed close to the colony (<3 km), in inshore shallow waters (<15 m) and mostly near the seabed. Millones *et al.* (2005) found that the diet from the Isla del Rey colony, Ría Deseado (Fig. 1), based on pellet analysis only, is composed of a wide variety of prey, most of benthic habits, particularly *Patagonotothen* spp. Nevertheless, some pelagic prey (*Sprattus fuegensis* and *Odontheistes* sp.) has been seen to be important too, as evidenced during one of the two breeding seasons studied by Millones *et al.* (2005). The Red-legged Cormorant usually feeds individually, but it sometimes feeds in mixed flocks (multispecific seabird assemblage), preying on schools of pelagic fishes such as sprats or silversides (Frere *et al.* 2002; Nasca *et al.* 2004). Preliminary unpublished conventional dietary analysis from samples collected at Isla Elena (Fig. 1), Ría Deseado (Morgenthaler *et al.*, pers. obs.) suggested that, during breeding period, pelagic prey might play an important role. We therefore investigated the diet of breeding Red-legged Cormorants using a combined technique of conventional diet assessment (pellet analysis) and stable isotope analysis of carbon and nitrogen. By adding the dimension of stable isotope analysis we hoped to resolve some of the uncertainties concerning the effectively assimilated prey types and to assess the importance of pelagic vs benthic prey in their diet. Our objectives were: (1) to describe, compare and discuss the diet of the Red-legged Cormorant in detail using two techniques, (2) to assess the differences in diet composition between

breeding stages and years, and (3) to compare and contrast the diet of this cormorant at two colonies using SIA.

Materials and methods

Study area

Our study area is a ria, a long (>40 km), narrow inlet formed by the partial submergence of a river valley, located near the town of Puerto Deseado, and belongs to Ría Deseado Provincial Nature Reserve (Fig. 1). This area hosts a population of 263 breeding pairs of Red-legged Cormorant, breeding in six colonies (Millones *et al.* 2015). The main fieldwork was carried at Isla Elena (47°45'S, 65°56'W), the second-largest colony for the species in the Atlantic coast, holding 112 breeding pairs. The secondary study site was the colony of Isla del Rey (44 breeding pairs, 47°46'S, 66°03'W), 10 km from Isla Elena.

Conventional diet sampling

Pellets, which can also include small remains of undigested food, were collected at Isla Elena during four breeding seasons (2009, 2011, 2012 and 2013) by fixing two collecting bags (2 × 0.7 × 0.5 m) on the cliffs, underneath two groups of 3–5 nests each. The bags containing the pellets were emptied every 1–2 weeks between November and February. The pellets were collected during three breeding stages: incubation (approximately early November to mid-December), early chick-rearing (chicks up to four weeks old; mid-December to mid-January), and late chick-rearing (chicks between approximately four weeks old and fledglings; mid-January to end February). In studies of Great Cormorants (*P. carbo*) and European Shags (*P. aristotelis*), chicks <7 weeks old did not produce pellets, apparently digesting all calcareous materials (Derby and Lovvorn (1997)). So, chick-rearing samples of true pellets should be attributed to adults only. Nevertheless, in our case, due to the heterogeneity of the pellet unit (including undigested food rests), it is not possible

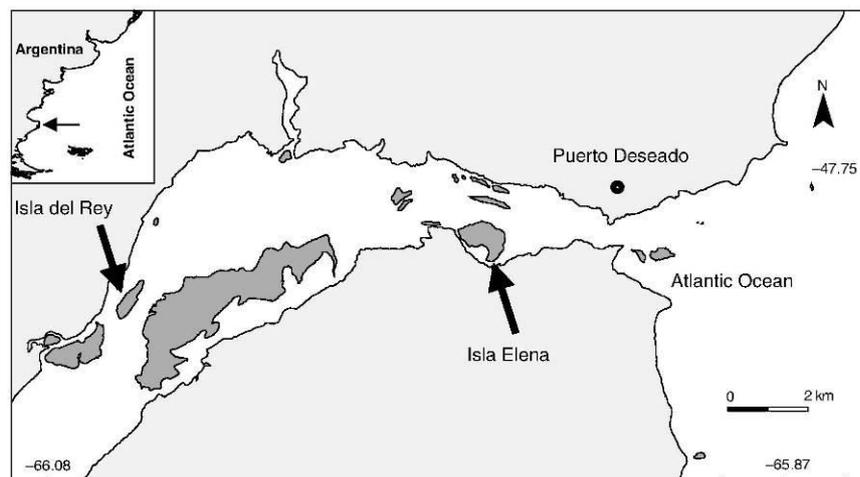


Fig. 1. Location of the two studied colonies of Red-legged Cormorant at Ría Deseado, Argentina.

to attribute chick-rearing samples to adults only, and these samples might partially include chick's diet.

The pellets were then disaggregated under a binocular microscope and all hard prey remains (fish otoliths and bones, cephalopod beaks, crustacean exoskeletons and polychaete mandibles) were used to quantify and identify the prey at the lowest taxonomic level possible. Identification was made by using our own collections and available literature and catalogues (Cousseau and Gru 1982; Boschi *et al.* 1992; Gosztonyi and Kuba 1996; Pineda *et al.* 1996; Volpedo and Echeverría 2000). The frequency of occurrence (%FO) and the number of occurrence (%N) were calculated for all prey items, and expressed as percentages. Allometric regressions were used to estimate the average total length (TL) and wet weight (W) of the different prey types (Cousseau and Gru 1982; Pineda *et al.* 1996; Hansen 1999). When no regression from the study area was available, data from our own collection were used. Fishes' otoliths (OL) and cephalopods' beak lengths from the 2009 season pellets were used for TL and W calculations. The %W was calculated for the same prey used for SIA mixing models (see below) and the unidentified fishes, in order to compare the results of both techniques. The unitary weight of unidentified fish (W_{un}) was estimated on the basis of the ratio of %N of main identified fishes (*Sprattus*: 94.3%; *Odontesthes*: 5.7%; $n = 333$):

$$W_{un} = (W_{sprattus} \times 94.3 + W_{odontesthes} \times 5.7) \times 10^{-2}.$$

In order to express the prey diversity, Shannon–Weaver's diversity index was calculated for (1) all data together (all years and breeding stages), (2) each year separately and (3) each breeding stage separately (mean value of all four years) (Tramer 1969).

Stable isotope analysis sample collection and processing

Whole blood was chosen for SIA as it is a frequently used tissue in non-destructive SIA seabird studies, providing one- to five-week time-integrated information before the sampling date (Cherel *et al.* 2005). Whole blood samples of adults and chicks of Red-legged Cormorants were collected during three consecutive breeding seasons (2011–13) at Isla Elena (overall $n = 53$) for SIA. Some of the SIA sampled birds came from the nests that were used for conventional diet sampling, but most came from neighbouring nests. Adults were captured from their nest with a pole with a noosed cable during late incubation stage (around mid-December), corresponding to the period when they were less prone to fly away (Frere *et al.* 2002). Each manipulation lasted less than 5 min and on release birds flew directly to the water and returned to their nest shortly afterwards. The 2–5-week-old chicks were captured from their nests and returned promptly after manipulation (early to mid-January). Blood (0.5 mL) was extracted from the brachial vein of adults and chicks and preserved in 70% ethanol before processing in the laboratory (Hobson *et al.* 1997). No mathematical correction for the effect of ethanol was applied to our datasets as a precautionary measure given that most authors found no effect of ethanol on the $\delta^{13}\text{C}$ values of blood in different bird species (Hobson *et al.* 1997; Therrien *et al.* 2011; but see Bugoni *et al.* 2008). In addition, some whole blood samples of chicks were collected at the Isla del Rey colony during the 2012 and 2013 breeding seasons

(overall $n = 9$), following the same procedure. This small sample size was due to the secondary importance of this complementary study site and also due to the position of nests in the cliffs that made captures more difficult. In spite of the small sample size this site was included because a conventional diet study was conducted some years ago at Isla del Rey (Millones *et al.* 2005) and the comparison of the SIA values of these two sites (one at the entrance and the other further inside the inlet) would provide a more complete overview and a clearer view of the diet and prey use in the entire estuary (Fig. 1).

Samples of the main prey sources for SIA were collected from 2011–12 to 2013–14 spring–summer seasons. Four potential prey sources were chosen according to published data from the same area (Millones *et al.* 2005) and preliminary conventional diet data from this study. These were: two small pelagic fishes, the Patagonian Sprat (*Sprattus fuegensis*) and the Silverside (*Odontesthes nigricans*), a demersal–benthic fish, the nototheniid (*Patagonotothen cornucola*), and a demersal–pelagic squid, the Patagonian Squid (*Loligo gahi*). These samples were collected under intertidal rocks (nototheniids), found from regurgitates in the collecting bags or around nests (sprats and squid), or captured by local fishermen (silversides), and identified by using the available literature and catalogues (Menni *et al.* 1984; Bovcon *et al.* 2007). The collected prey samples were frozen until processed in the laboratory.

The samples were dried at 60°C for >24 h for whole blood and for >48 h for fish muscle and squid mantle samples, and then they were ground to a fine, homogenised powder. Sprats are considered fatty fishes and high lipid content could affect their $\delta^{13}\text{C}$ values (Post *et al.* 2007). Therefore, a subset of sprat muscle samples was analysed before and after chemical lipid extraction, in order to develop a mathematical lipid model between $\text{C} : \text{N}_{\text{bulk}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{lipid-free}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{bulk}}$, to be applied to the remaining $\delta^{13}\text{C}_{\text{bulk}}$ sprats data (Logan *et al.* 2008; Bond and Jones 2009). The lipids were extracted using chloroform–methanol (2:1) (Logan *et al.* 2008). The linear fitting model obtained and subsequently applied to bulk data was:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{lipid-free}} = -4.45 + 1.41 \times \text{C} : \text{N}_{\text{bulk}} + \delta^{13}\text{C}_{\text{bulk}} \\ (n = 8, R^2 = 0.834).$$

The shift between $\delta^{13}\text{C}_{\text{bulk}}$ and $\delta^{13}\text{C}_{\text{lipid-free}}$ ranged from 0.2 to 1.3‰ (mean = 0.6, $n = 8$). The sprats' isotopic values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) used in all subsequent analyses refer to the $\delta^{13}\text{C}_{\text{lipid-free}}$ values (obtained either through chemical extraction or mathematical correction) and the $\delta^{15}\text{N}_{\text{bulk}}$ values. The cormorant's blood and other prey samples were not lipid extracted due to their low lipid content, verified by their values of C:N mass ratio <4 (Bond and Jones 2009). The yolk could affect the isotopic values of young chicks and therefore lead to misinterpretation of the diet. Yolk has been shown to have a turnover of 7–28 days after hatching in captive auklets (Scars *et al.* 2009). The effect of yolk on chicks' $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values seems to be negligible in our datasets as no differences for these values were found between chicks <20 days and chicks >20 days within each year's datasets.

Carbon and nitrogen isotope ratios were measured in the Center for Stable Isotopes at the University of New Mexico,

USA, by Elemental Analyser Continuous Flow Isotope Ratio Mass Spectrometry using a Costech ECS 4010 Elemental Analyser coupled to a Thermo Fisher Scientific Delta V Advantage mass spectrometer via a CONFLO IV interface. Isotope ratios are reported using the standard delta (δ) notation relative to AIR and Vienna Pee Dee Belemnite (V-PDB), respectively, and expressed in units per thousand (‰) as follows:

$$\delta = (R_{\text{sample}} : R_{\text{standard}} - 1),$$

where R_{sample} and R_{standard} are the molar ratios of the heavy to light isotopes ($^{13}\text{C} : ^{12}\text{C}$ or $^{15}\text{N} : ^{14}\text{N}$) of the sample and standard, respectively. Average analytic precision based on routine analysis of a laboratory protein standard was $<0.1\text{‰}$ (1σ). The laboratory standard was calibrated against IAEA-N-1, IAEA-N-2, USGS 42 and USGS 43 for nitrogen and NBS 21, NBS 22 and USGS 24, USGS 42 and USGS 43 for carbon.

Stable isotope analysis mixing models

The relative contribution of the potential prey to the cormorants' diet was estimated using the Bayesian stable isotope mixing model SIAR 4.2 (Parnell *et al.* 2010) implemented in R software (R Core Team 2014). The SIAR model is fit via the Markov Chain–Monte Carlo method to produce simulations of plausible values of dietary proportions of sources consistent with the data, using a Dirichlet prior distribution (Parnell *et al.* 2010). Due to interannual differences of isotopic data for cormorant and prey, one model was run for each year, with adults and chicks from the different colonies considered as different groups. The prey sources data used for each model (year) were from the same year as the consumers' data, except for the squid. Because no squid samples were obtained in 2011 and only one in 2013, the 2012–13 dataset (2012: $n=5$; 2013: $n=1$) was used for the three years. The Diet Tissue Discrimination Factor (DTDF) is a key parameter for stable isotope mixing models (Bond and Diamond 2011). No DTDF is known for the Red-legged Cormorant, and only one study determined experimentally whole blood DTDF for a cormorant species: the Double-crested Cormorant (*Phalacrocorax auritus*), which was fed with whole farm-raised Channel Catfish (*Ictalurus punctatus*) (Craig *et al.* 2015). Instead, the whole blood DTDF of Rockhopper Penguins (*Eudyptes chrysocome*) was used (Cherel *et al.* 2005). Although this DTDF was obtained from a taxonomically different bird family, the feeding trials were made with capelin muscle (*Mallotus villosus*), an oceanic forage fish, ecologically and isotopically more similar to sprats (one of the Red-legged Cormorant's prey) than the whole freshwater farm-raised catfish fed to the Double-crested Cormorant. Furthermore, Cherel *et al.* (2005) recommend the use of data from the same prey tissue in the mixing models as the tissue used in the feeding trials from which the DTDF come (fish muscle in our study case and the Rockhopper Penguins feeding trials, instead of whole fish in the Double-crested Cormorant feeding trials). The used values of the discrimination factor were therefore $+1.86\text{‰}$ for $\Delta^{15}\text{N}$ and $+0.46\text{‰}$ for $\Delta^{13}\text{C}$ (Cherel *et al.* 2005); a standard deviation of $\pm 1\text{‰}$ was added to account for uncertainty due to potential differences in discrimination factors between penguins and cormorants (Votier *et al.* 2010).

For each model (year) we applied the simulation method of Smith *et al.* (2013) to ensure that the consumer data were situated within 95% of the source isotopic mixing polygon.

We ran the models for 500 000 iterations, with 50 000 initial discards, without data on concentration dependence and without prior information. The means and 95% credible intervals of the estimates of source contribution to diet were reported for all groups and models. Furthermore, comparisons of the proportion estimates for a prey type between groups (i.e. adults vs chicks' sprat proportions) were realised and approximated by the proportion of samples that were higher in one group than another and expressed as the probability that the proportion of a prey type in the diet of one group is higher than that of the other group.

Statistical analyses

Similarities in dietary composition of the main prey between years and between breeding stages, in terms of biomass, were determined with a multivariate analysis of similarities (ANOSIM) using the R-package 'vegan' (Oksanen *et al.* 2016). A Bray–Curtis similarity matrix was generated to assess similarities in prey-group composition among samples. This procedure uses this matrix to compute a statistical test R that takes a value of 1 when all samples within a group are more similar to each other than to any sample from other groups, and is ~ 0 when there are no differences between groups. A randomisation process is used to find the probability of gaining particular values of R by chance (Clarke and Warwick 2001).

In order to compare isotopic values between years and between adults and chicks, the isotopic niche positions were examined using nested linear models and residual permutation procedures (Turner *et al.* 2010). The isotopic niche locations of two groups are considered to be different if the Euclidean Distance (ED) between the centroid locations is significantly greater than zero. The mean distance of each individual to the niche centroid position (MDC) was examined for each year's cormorant dataset, as an indicator of niche breadth (reflecting the prey diversity). All calculations were based on Turner *et al.* (2010).

Results

Conventional diet

From 209 analysed pellets, 13 different prey items were identified, belonging to five different taxa: teleost fishes, cephalopods, crustaceans, polychaetes, and algae (Table 1). Overall prey diversity was low (Shannon–Weaver Index: 0.65) and showed variability between years (2009: 0.82; 2011: 0.28; 2012: 0.46; 2013: 0.34) and between breeding stages (mean value of all four years: incubation: 0.61; early rearing: 0.34; late rearing: 0.42). The dietary composition, considering the biomass estimates of the main prey types (squid, sprats and silversides), showed significant differences between years ($r=0.055$, $P=0.013$) and between breeding stages ($r=0.057$, $P=0.003$) despite a high level of overlap.

Squid showed the highest biomass estimates during the incubation periods of all four years (Fig. 2) During chick-rearing stages the squid proportions varied more according to the year, and were present in high proportions during the early and late

Table 1. Percentages of prey in the diet of breeding Red-legged Cormorants at Isla Elena

Number of individual prey (*n*), percentage number (%*N*), percentage frequency of occurrence (%*FO*) and percentage estimated wet weight (%*W*) of prey, obtained from 2009 pellets, are shown. The ecological group of each prey is shown in parentheses (P, pelagic; B, benthic; DP, demersal pelagic; DB, demersal benthic). The most abundant prey types are shown in bold

Prey	<i>n</i>	% <i>N</i>	% <i>FO</i>	% <i>W</i>
Teleost fishes	1037	89.3	79.9	39
<i>Sprattus fuegensis</i> (P)	934	80.4	68.1	27.0
<i>Odontesthes</i> sp. (DP)	24	2.1	7.8	4.7
<i>Rammogaster arcuata</i> (P)	4	0.3	1.5	
<i>Patagonotothen</i> sp. (DB)	3	0.3	1.5	0.6
<i>Pinguipes brasiliensis</i> (DB)	1	0.1	0.5	
<i>Parona signata</i> (DP)	1	0.1	0.5	
<i>Ilucoetes</i> sp. (DB)	1	0.1	0.5	
Unidentified fishes	69	5.9	14.2	6.7
Cephalopods	95	8.2	26.5	61.0
<i>Loligo gahi</i> (DP)	95	8.2	26.5	61.0
Crustaceans	8	0.7	4.4	
<i>Eurypodius latreilli</i> (B)	3	0.3	1.5	
<i>Nauticaria magellanica</i> (DB)	1	0.1	0.5	
Unidentified crustaceans	6	0.5	2.9	
Polychaetes	21	1.8	4.9	
Polynoidae (B)	6	0.5	0.5	
Nereididae (B)	15	1.3	3.4	
Algae			26.0	

chick-rearing stages of 2012 and the early-rearing stage of 2013, but completely absent in 2011 (Fig. 2). In contrast, the sprats were consistently more abundant during the chick-rearing stages than the incubation stage (Fig. 2). Sprats showed a high interannual variability too (Fig. 2). In 2011, 100% of the estimated biomass comprising the diet during the two chick-rearing stages was attributed to sprats. Silversides were present in low proportions and only in 2009 (all stages) and the late-rearing stage of 2013 (Fig. 2). Apart from the three main prey types, the benthic notothenid fishes were also present but appeared only in very low proportions during the late-rearing stage of 2009 (Fig. 2).

Stable isotope analysis and diet estimated by the mixing models from Isla Elena

Stable isotope values of Red-legged Cormorant whole blood ranged between -17.89 and -14.54‰ for $\delta^{13}\text{C}$, and between $+14.73$ and $+17.03\text{‰}$ for $\delta^{15}\text{N}$ (Table 2). The mean isotopic niche position of the cormorants (adults and chicks together) differed significantly between all pairs of years ($\text{ED} = 1-1.8\text{‰}$, all $P < 0.001$) (Fig. 3). The mean distances to centroid position, for adults and chicks together, were low for all three years, showing a low data dispersion (all MDC values < 0.9). The mean isotopic niche position of adults and chicks differed significantly within each year ($\text{ED} = 0.6, 1.6$ and 0.6‰ respectively, all $P < 0.001$). The $\delta^{13}\text{C}$ was the value that varied most between years, with lower values in 2011, higher in 2012 and intermediate in 2013 (Fig. 3). A similar pattern of shifts was observed for sprats, with mean isotopic niche position differing significantly between all pairs of years too ($\text{ED} = 1.6-2.6\text{‰}$,

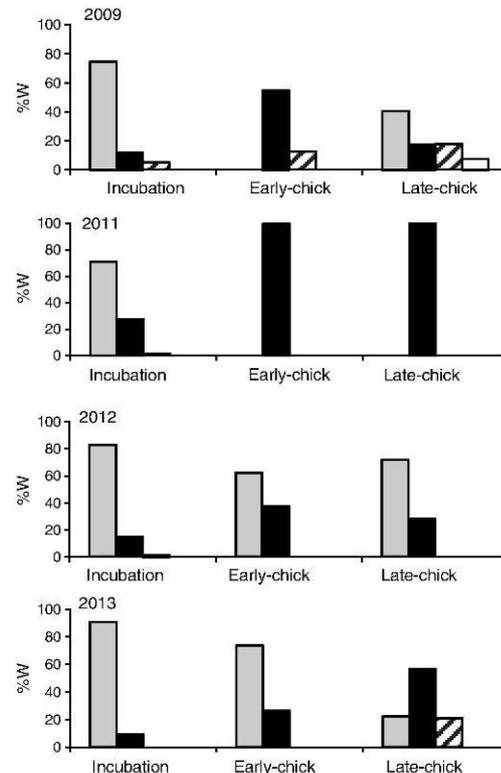


Fig. 2. Percentage estimated wet weight (%*W*) of the main prey for each year and breeding stage, in the diet of the Red-legged Cormorant. The prey shown in the figure are: *Loligo gahi* (Patagonian squid) in grey, *Sprattus fuegensis* (Patagonian sprat) in black, *Odontesthes nigricans* (silverside) with black-white diagonal lines, and *Patagonotothen* sp. (notothenid fish) in white. Values are shown for each of the four years and their respective breeding stages: incubation, early-chick-rearing and late-chick-rearing from Isla Elena colony (no. of pellets analysed: $N_{2009} = 105$, $N_{2011} = 42$, $N_{2012} = 41$, $N_{2013} = 21$).

all $P < 0.005$) (Fig. 3). Notothenid fishes have high $\delta^{15}\text{N}$ values (on average 1.5‰ higher than cormorants) (Table 2, Fig. 3), suggesting that they may not belong to the same trophic web as the consumer, and are therefore not expected to contribute in an important way to cormorant diet. Nevertheless, as they appeared in important numbers in the diet obtained from Millones *et al.* (2005) they were included as a possible source in the mixing models.

The simulation method for inspection of mixing polygons confirmed that the consumer data were situated within the 95% mixing regions for each model (probability ranges for each model: 2011: 0.36–0.61; 2012: 0.12–0.33; 2013: 0.14–0.62), although on visual inspection some consumers seemed to partially fall out of it (Fig. 2). The results for all three models

Table 2. Stable isotope values for adults and chicks of the Red-legged Cormorant from Isla Elena, and of potential prey

All data correspond to the year shown, aside from *Loligo gahi* ($N_{2012}=5$, $N_{2013}=1$). Data are presented as means with standard deviation (s.d., in parentheses)

	<i>N</i>	$\delta^{13}\text{C}$ (s.d.)	$\delta^{15}\text{N}$ (s.d.)
Red-legged Cormorants			
2011			
Adults	10	-17.08 (0.09)	+16.17 (0.18)
Chicks	10	-17.69 (0.12)	+15.97 (0.18)
2012			
Adults	6	-14.68 (0.08)	+16.77 (0.15)
Chicks	10	-16.28 (0.47)	+16.56 (0.17)
2013			
Adults	7	-17.06 (0.31)	+15.02 (0.17)
Chicks	9	-16.69 (0.18)	+15.38 (0.24)
Prey			
2011			
<i>Sprattus fuegensis</i>	4	-18.07 (0.28)	+13.95 (0.80)
<i>Odontesthes nigricans</i>	5	-16.87 (0.41)	+15.19 (0.52)
<i>Patagonotothen cornucola</i>	3	-16.74 (0.47)	+17.52 (0.36)
2012			
<i>Sprattus fuegensis</i>	4	-15.39 (0.57)	+15.24 (1.10)
<i>Odontesthes nigricans</i>	5	-15.95 (0.92)	+16.50 (0.43)
<i>Patagonotothen cornucola</i>	5	-14.54 (0.61)	+17.56 (0.67)
2013			
<i>Sprattus fuegensis</i>	5	-16.44 (0.60)	+13.75 (0.52)
<i>Odontesthes nigricans</i>	4	-15.66 (1.55)	+17.24 (1.01)
<i>Patagonotothen cornucola</i>	5	-15.22 (1.67)	+17.26 (0.43)
Years combined			
<i>Loligo gahi</i>	6	-18.48 (1.43)	+13.69 (1.91)

showed that the sprats appeared to be the main prey type in adults and chicks' diet, followed by squid (Table 3). Only for 2012's chicks was the proportion of sprats slightly smaller than that of squid. Overall, more than 40% of the assimilated diet was composed of sprats. The proportion estimates of sprats were slightly larger for the chicks than for the adults in 2011 and 2013 (probabilities of proportion of sprats from chicks being higher than from adults: $P_{2011}=0.66$; $P_{2013}=0.67$). The squid were the second-most-important prey type after sprats for chicks of all years and for 2013 adults. The silversides were second in importance for 2011 adults, and the notothenid fishes were the second most important prey type for 2012 adults. Nevertheless the notothenid and silverside proportion estimates of all years and ages (except silversides proportion estimates of 2011 adults) presented uncertainties that included some probabilities that these prey type were actually not part of the diet (lower 95% CI=0) (Table 3).

Stable isotope analysis: comparative results of the two colonies

The mean isotopic niche position of chicks from Isla Elena and Isla del Rey colonies differed significantly in 2012 and 2013 (ED=0.6 and 1.0‰ respectively, both $P<0.001$). The chick dietary proportions obtained for 2012 and 2013 at Isla del Rey are in general comparable to those for Isla Elena. Both colonies showed important and similar interannual differences, with

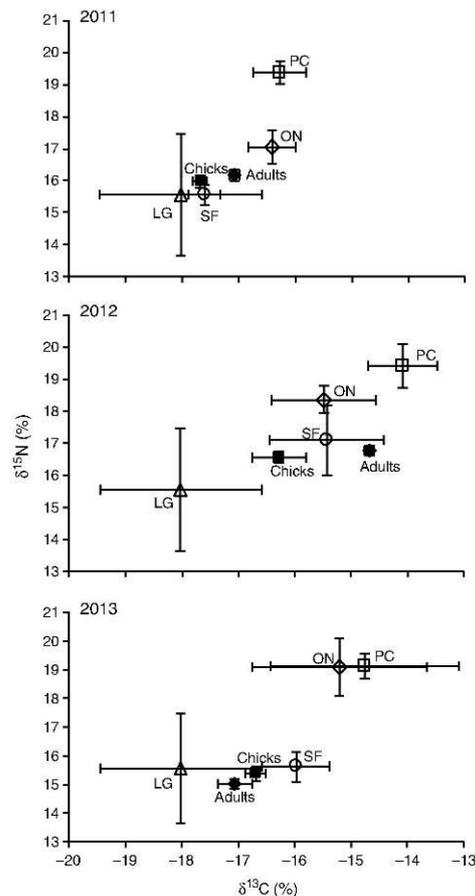


Fig. 3. Mixing diagram of adults and chicks of Red-legged Cormorants (solid diamond) from Isla Elena and their potential prey (open triangles), presented by year. All data correspond to the year shown, aside from *Loligo gahi* ($N_{2012}=5$, $N_{2013}=1$). Values are mean \pm s.d. Stable isotope values of the prey were corrected by adding the Diet Tissue Discrimination Factor (see Methods). Prey items: LG, *Loligo gahi* (Patagonian squid); SF, *Sprattus fuegensis* (Patagonian sprat); ON, *Odontesthes nigricans* (silverside); PC, *Patagonotothen cornucola* (notothenid fish).

comparatively lower sprat proportions, and with higher proportions of all other prey items in 2012 than in 2013 (Table 4). Nevertheless, Isla del Rey presented, for both years, slightly higher proportions of silversides and notothenid fishes compared with Isla Elena (probabilities for the proportions of a prey type from Isla del Rey being higher than from Isla Elena: P_{2012} silverside: 0.56; P_{2013} silverside: 0.78; P_{2012} notothenids: 0.72; P_{2013} notothenids: 0.80), and slightly lower proportions of sprats and squid compared with Isla Elena (probabilities for the proportions of a prey type from Isla del Rey being lower

Table 3. Diet composition proportions for the Red-legged Cormorant from Isla Elena obtained from stable isotope mixing models

The proportions were estimated using SIAR and are presented as mean estimates with 95% confidence intervals (in parentheses)

	Squid	Sprat	Silverside	Notothenids
2011				
Adults	19.5 (3.8–34.6)	37.8 (19.6–56.6)	31.7 (11.7–50.7)	11.0 (0–22.4)
Chicks	26.3 (9.0–42.8)	43.4 (22.3–65.6)	22.5 (2.1–40.3)	7.8 (0–18.6)
2012				
Adults	17.8 (0.6–34.7)	42.5 (15.6–72.1)	18.8 (0–39.8)	20.9 (0–40.2)
Chicks	37.0 (25.0–49.4)	29.1 (6.7–49.1)	23.1 (1.4–41.7)	10.9 (0–25.4)
2013				
Adults	42.3 (21.8–63.4)	44.8 (17.6–71.2)	6.7 (0–18.4)	6.1 (0–16.8)
Chicks	34.1 (15.9–52.0)	52.6 (29.7–75.6)	6.9 (0–17.1)	6.4 (0–16.0)

Table 4. Diet composition proportions for Red-legged Cormorant chicks from Isla Elena and Isla del Rey colonies, obtained from stable isotope mixing models

Proportions were estimated using SIAR and are presented as mean estimates with 95% confidence intervals (in parentheses)

	Squid	Sprat	Silverside	Notothenids
2012				
Is. Elena	37.0 (25.0–49.4)	29.1 (6.7–49.1)	23.1 (1.4–41.7)	10.9 (0–25.4)
Is. del Rey	31.0 (14.0–48.0)	24.7 (0.7–44.8)	25.6 (1.0–46.8)	18.7 (0–36.5)
2013				
Is. Elena	34.1 (15.9–52.0)	52.6 (29.7–75.6)	6.9 (0–17.1)	6.4 (0–16.0)
Is. del Rey	26.1 (4.1–44.9)	41.7 (15.2–70.2)	16.0 (0–33.9)	16.2 (0–33.0)

than from Isla Elena: $P_{2012\text{sprat}}: 0.61$; $P_{2013\text{sprat}}: 0.71$; $P_{2012\text{squid}}: 0.72$; $P_{2013\text{squid}}: 0.73$) (see Table 4).

Discussion

The combined dietary approach of this study provided a detailed description of the diet composition of the Red-legged Cormorant during several breeding seasons. Our results showed a low prey diversity and important interannual variation for the main prey types, as well as variation between the different breeding stages. Furthermore, this study provides evidence for the importance of pelagic and demersal–pelagic prey in the diet of this cormorant. These latter results contrast with the previous general foraging ecology descriptions obtained from conventional methods and from spatial foraging studies at Ría Descado, which suggested that the feeding behaviour of this cormorant is mainly benthic (Frere *et al.* 2002; Millones *et al.* 2005). Millones *et al.* (2005) have found pelagic and demersal–pelagic prey in the cormorant's diet, especially during the breeding season; nevertheless, the general diet was considered mainly benthic and the extent of effectively assimilated pelagic prey remained unclear. In the present study, thanks to the combined dietary approach, we were able to show that pelagic species (sprats and squid) play a dominant role in the diet of breeding Red-legged Cormorant. Furthermore, our results raise concerns about the vulnerability of this low-mobility predator that depends on high-energy-content migrating fish (sprat), whose availability can be variable within the breeding season and among years.

Frere *et al.* (2002) showed that most of the dives corresponded to bottom-feeding behaviour, which is not necessarily in contradiction with our results. For this pursuit-diver seabird, the time spent feeding on benthic prey on the seafloor is much less effective than preying upon large school of pelagic fishes. For this reason, benthic feeding time is actually not comparable in terms of prey catch rate to that of feeding on pelagic prey schools. Furthermore, these cormorants constantly look for algae to bring to the nest during the breeding period, increasing time spent on the bottom that is not used for feeding purposes.

Seabirds sometimes feed their chicks with different prey items than the adults eat for themselves (Davoren and Burger 1999). In the case of our study, caution has to be taken when comparing SIA values for adults and chicks, because they could be showing not only temporal differences in the diet due to sampling dates (incubation vs chick-rearing) but also differences between adult and chick diet in the case where the chick would have been fed differently from what the adults eat for themselves. The same bias applies with pellet analysis of incubation vs chick-rearing stages: the incubation stage pellets reflect the adult's diet, and the pellets from the chick-rearing stages probably reflect a mix of adult and chick's diet. Nevertheless, although we have no direct evidence showing that adults and chicks of the Red-legged Cormorant share the same diet, we can assume that this is the case. The low diversity of prey items found in the diet, along with the sedentary and opportunistic behaviour of this cormorant, lead us to think that adults and

chicks probably eat similarly, and even more when pelagic prey are abundant. In order to compare the two techniques we considered that pellets from the incubation period and SIA adult samples both reflect the incubation period diet, and the pellets from the chick-rearing period and SIA chick's samples both reflect the chick-rearing period.

The two dietary assessment techniques used in this study showed similar overall results, with Patagonian sprats and Patagonian squid as the two main prey. The two techniques showed differences in the proportions of these two prey, with SIAR mixing models predicting overall lower proportions of squid and higher proportions of sprats than the conventional technique. Pellet analysis might have overestimated the squid proportions, due to the slow erosion rate of the beaks (Barrett *et al.* 2007). Both techniques showed an increase of sprats in the chick-rearing period compared with incubation, although the difference was less marked with SIAR mixing models. SIAR mixing models might have failed to detect clear differences between the incubation and chick-rearing stages due to the short period (average 19.7 days) between the blood sampling of adults (corresponding to the late incubation period) and young chicks (2–5 weeks old), with a concomitant partial overlap of the integration period of blood samples (1–5 weeks: Cherel *et al.* 2005) of both groups, and therefore blurring the differences in diet between the two periods. Even so, the general pattern of our results, showing more squid during incubation and more sprats during the chick-rearing stage, is in accordance with the increased availability of migrating sprats (first-choice prey) close to the coast during late spring and early summer (see below).

Both techniques showed important interannual variability in their prey proportions, although the way they varied was not always correlated from one technique to the other. Interannual variability in prey availability is common in marine ecosystems and in the case of Patagonian squid and sprats it may be related to variability in the productivity of the Southern Patagonian Shelf Ecosystem, as none of these prey stocks are being targeted by industrial fisheries in this region.

Our results comparing the two colonies with SIA allowed a better comprehension of resource use at the level of the entire ria, which seems to be dominated by interannual variation rather than spatial variation (location of colonies). Despite the similarities of diet obtained for both colonies, we found that the diet from Isla del Rey, situated 15 km inside the estuary, differed slightly from that of Isla Elena, situated at its entrance, insofar as it incorporated more demersal–pelagic silversides and benthic notothenids, and fewer pelagic sprats and squid. Our SIA results for Isla del Rey are therefore in agreement with the diet obtained from pellet analysis at the deeper location of Isla del Rey by Millones *et al.* (2005). The spatial differences in the use of trophic resources are in agreement with the prey availability: pelagic species like sprats are not residents of the ria and periodically migrate inside it; these events are probably more frequent near the outflow, allowing the migrating fish to penetrate deep inside the inlet, only to a lesser degree. Furthermore, the different Red-legged Cormorant colonies, along with other important seabird and marine mammal populations, are probably contributing to the depletion of the schools of sprats as they move further inside the estuary. Therefore this prey must be less accessible to the inner colonies, considering that Red-legged

Cormorants are feeding close to their colonies (Frere *et al.* 2002; Gandini *et al.* 2005).

The Patagonian sprat is a high-quality prey, with higher energy content by comparison with any other available seabird prey from the Southern Patagonian Shelf Ecosystem (Ciancio *et al.* 2007). Sprats congregate and spawn in the south of this ecosystem, and when larvae develop, they drift north and west (Ciancio *et al.* 2015). Therefore, sprats are present in high number in our study area only during late spring and summer, and, within this period, they are more abundant during the chick-rearing stage of cormorants than during incubation. This explains the shift of diet between the breeding and the non-breeding season (Millones *et al.* 2005) and possibly the increased proportions of sprat during the chick-rearing period, as observed in our study with pellets. Sprats seem to be the first-choice prey, but when their availability is reduced, as in 2009 and 2012, the cormorant will feed upon lower-energy-content prey (squid, silversides, and notothenids) and on a broader prey spectrum. Therefore we can conclude that this sedentary central-place forager might depend on the migration timing and availability of energetically rich prey (sprat) close to its breeding grounds for optimal foraging.

We consider that the framework used, which includes combining different methods, together with an appropriate study design, provided a more accurate overview than using each method separately. Nevertheless, an optimal use of SIA mixing models has to take into account the need for prior information about the prey-to-consumer discrimination factor, and for best results a thorough sampling of the possible prey, preferably from the same study site and period as the consumers, has to be planned and undertaken. Indeed, our results show the importance of sampling alongside prey and consumers each year of the study period due to the possible interannual variability of SIA values. One of the main prey of our study, the sprat, and also our consumer, showed strong variability of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values between the three sampled years, at the same location (Fig. 3).

To our knowledge, no study has been undertaken on the use of trophic resources on the Pacific coast, where a large proportion of the total world population of Red-legged Cormorants is found. Considering that small forage fishes are an important diet component for this species in the Atlantic coast during the breeding season, and that numerous seabird species are feeding on small forage fish in the Humboldt Current, we can expect that the Red-legged Cormorant might feed on sprats and other small forage fish along the Pacific coast too. A decline in numbers of small pelagic fish has negatively affected the population trends of many seabirds worldwide, including in the Humboldt Current area. These temporary or permanent declines can be the result of overfishing or oceanic changes related to low-productivity years, such as the ENSO event. ENSO events are known to negatively affect ocean productivity mainly on the Pacific coast – and to a lesser degree on the Atlantic coast too (Duffy 1990). Considering the results of our study, we expect that possible changes in the availability of the Patagonian sprat in the Southern Patagonian Shelf Ecosystem, and, by extension, changes in the availability of other small and low trophic forage fishes throughout the distribution range of the Red-legged Cormorant, could be important factors affecting the breeding population of this central-place forager seabird.

Finally, our study results suggest that the combination of conventional technique with SIA provides a solid framework for this seabird diet assessment. Our results have important conservation implications for this locally endangered species as they contribute a detailed description of its dietary composition during several breeding seasons, enhancing the low prey diversity, the variability of the main prey proportions along breeding stages and an important interannual variation. Furthermore, this study provides evidence for the importance of pelagic prey in the diet of this under-studied cormorant during its breeding season. These results therefore contribute new and unambiguous information and a better understanding of the Red-legged Cormorant's use of trophic resources.

Acknowledgments

This research was funded by the Universidad Nacional de la Patagonia Austral and the Wildlife Conservation Society. We thank Fundación Temaikén for providing field and laboratory assistants. Special thanks to Lucas Garbin, Camila MacLaughlin and Evangelina Lazra for help in the field and the laboratory. All samples were collected under permission of the relevant authority from Santa Cruz Province. We are also grateful to Martin Eays for reviewing the English text and to Javier Ciancio for helpful comments on an earlier version of this manuscript.

References

- Barrett, R. T., Camphuysen, K., Anker-Nilssen, T., Chardine, J. W., Furness, R. W., Garthe, S., Iiislop, O., Leopold, M. F., Montevocchi, W. A., and Veit, R. R. (2007). Diet studies of seabirds: a review and recommendations. *ICES Journal of Marine Science* **64**, 1675–1691. doi:10.1093/icesjms/fsm152
- BirdLife International (2012). *Phalacrocorax gaimardi*. The IUCN Red List of Threatened Species 2012: e.T22696898A38025856. Available at: <http://dx.doi.org/10.2305>
- Bond, A. L., and Diamond, A. W. (2011). Recent Bayesian stable-isotope mixing models are highly sensitive to variation in discrimination factors. *Ecological Applications* **21**, 1017–1023. doi:10.1890/09-2409.1
- Bond, A. L., and Jones, I. L. (2009). A practical introduction to stable-isotope analysis for seabird biologists: approaches, cautions and caveats. *Marine Ornithology* **37**, 183–188.
- Boschi, E. E., Fischbach, C. E., and Iorio, M. I. (1992). Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decapodos marinos de Argentina. *Frete Marítimo* **10**, 7–94.
- Bovcon, N. D., Cochia, P. D., and Goszlonyi, A. E. (2007). Guía para el reconocimiento de los peces capturados por buques pesqueros monitoreados con observadores a bordo. Publicación especial de la Secretaría de Pesca de la Provincia del Chubut, Rawson, Argentina.
- Bugoni, L., McGill, R. A., and Furness, R. W. (2008). Effects of preservation methods on stable isotope signatures in bird tissues. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* **22**, 2457–2462. doi:10.1002/rcm.3633
- Casaux, R. J., Favero, M., Barrera-Oro, E. R., and Silva, P. (1995). Feeding trial on an Imperial Cormorant *Phalacrocorax atriceps*: preliminary results on fish intake and otolith digestion. *Marine Ornithology* **23**, 101–106.
- Cherel, Y., Hobson, K. A., and Hassani, S. (2005). Isotopic discrimination between food and blood and feathers of captive penguins: implications for dietary studies in the wild. *Physiological and Biochemical Zoology* **78**, 106–115. doi:10.1086/425202
- Ciancio, J. E., Pascual, M. A., and Beauchamp, D. A. (2007). Energy density of Patagonian aquatic organisms and empirical predictions based on water content. *Transactions of the American Fisheries Society* **136**, 1415–1422. doi:10.1577/T06-173.1
- Ciancio, J., Botto, F., and Frere, E. (2015). Combining a geographic information system, known dietary, foraging and habitat preferences, and stable isotope analysis to infer the diet of Magellanic Penguins in their austral distribution. *Emu* **115**, 237–246. doi:10.1071/MU14032
- Clarke, K. R., and Warwick, R. M. (2001). 'Changes in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation.' 2nd edn. (Primer-E Ltd.: Plymouth, UK.)
- Cousseau, M. B., and Gru, D. L. (1982). Estudio de edad y crecimiento de la sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*) de las costas de la provincia de Santa Cruz e Islas Malvinas. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* **3**, 51–58.
- Craig, E. C., Dorr, B. S., Hanson-Dorr, K. C., Sparks, J. P., and Curtis, P. D. (2015). Isotopic discrimination in the Double-crested Cormorant (*Phalacrocorax auritus*). *PLoS ONE* **10**, e0140946. doi:10.1371/journal.pone.0140946
- Davoren, G. K., and Burger, A. E. (1999). Differences in prey selection and behaviour during self-feeding and chick provisioning in rhinoceros auklets. *Animal Behaviour* **58**, 853–863. doi:10.1006/amb.1999.1209
- Derby, C. E., and Lovvorn, J. R. (1997). Comparison of pellets versus collected birds for sampling diets of double-crested cormorants. *The Condor* **99**, 549–553. doi:10.2307/1369966
- Duffy, D. C. (1990). Seabirds and the 1982–1984 El Niño–southern oscillation. *Elsevier oceanography series* **52**, 395–415. doi:10.1016/S0422-9894(08)70043-6
- Frere, E., Quintana, F., and Gandini, P. (2002). Diving behavior of the Red-legged Cormorant in southeastern Patagonia, Argentina. *The Condor* **104**, 440–444. doi:10.1650/0010-5422(2002)104[0440:DBOTRL]2.0.CO;2
- Frere, E., Quintana, F., and Gandini, P. (2005). Cormoranes de la costa patagónica: estado poblacional, ecología y conservación. *El hornero* **20**, 35–52.
- Furness, R. W., and Camphuysen, K. C. (1997). Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES Journal of Marine Science* **54**, 726–737. doi:10.1006/jmsc.1997.0243
- Gandini, P., Frere, E., and Quintana, F. (2005). Feeding performance and foraging area of the Red-legged Cormorant. *Waterbirds* **28**, 41–45. doi:10.1675/1524-4695(2005)028[0041:FPAFAO]2.0.CO;2
- Goszlonyi, A. E., and Kuba, L. (1996). Atlas de huesos craneales y de la cintura escapular de peces costeros patagónicos. Informe Técnico del plan de manejo integrado de la zona costera patagónica n°4, Fundación Patagonia Natural, Puerto Madryn, Argentina.
- Hansen, J. E. (1999). Estimación de parámetros poblacionales del efectivo de sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*) de la costa continental Argentina. Informe Técnico 27, INIDEP, Mar del Plata, Argentina.
- Hobson, K. A., Gloutney, M. L., and Gibbs, H. L. (1997). Preservation of blood and tissue samples for stable-carbon and stable-nitrogen isotopic analysis. *Canadian Journal of Zoology* **75**, 1720–1723. doi:10.1139/z97-799
- Inger, R., and Bearhop, S. (2008). Applications of stable isotope analyses to avian ecology. *The Ibis* **150**, 447–461. doi:10.1111/j.1474-919X.2008.00839.x
- Logan, J. M., Jardine, T. D., Miller, T. J., Bum, S. E., Cunjak, R. A., and Lutcavage, M. E. (2008). Lipid corrections in carbon and nitrogen stable isotope analyses: comparison of chemical extraction and modelling methods. *Journal of Animal Ecology* **77**, 838–846. doi:10.1111/j.1365-2656.2008.01394.x
- López-Lanús, B., Grilli, P., Coconier, E., Di Giacomo, A., and Banclis, R. (2008). Categorización de las aves de la Argentina según su estado de conservación. Informe de Aves Argentinas/AOP y Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable. Buenos Aires, Argentina.
- Menni, R. C., Ringuelet, R. A., and Arambaru, R. H. (1984). Peces marinos de la Argentina y Uruguay. Editorial Hemisferio Sur S.A. Buenos Aires, Argentina.

- Millones, A., and Frere, E. (2012). Environmental factors affecting the distribution of the Red-Legged Cormorant in Argentina: a regional scale approach. *Waterbirds* **35**, 230–238. doi:10.1675/063.035.0205
- Millones, A., Frere, E., and Gandini, P. (2005). Dieta del cormorán gris (*Phalacrocorax gaimardi*) en la Ría Deseado, Santa Cruz, Argentina. *Ornitología Neotropical* **16**, 519–527.
- Millones, A., Gandini, P., and Frere, E. (2015). Long-term population trends of the Red-legged Cormorant *Phalacrocorax gaimardi* on the Argentine coast. *Bird Conservation International* **25**, 234–241. doi:10.1017/S0959270914000094
- Nasca, P. B., Gandini, P. A., and Frere, E. (2004). Caracterización de las asociaciones de alimentación multispecíficas de aves marinas en la Ría Deseado, Santa Cruz, Argentina *El hornero* **19**, 29–36.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P. R., O'Hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Stevens, H. H., and Wagner, H. (2016). *Vegan: community ecology package*. R package version 2.3–4. Available at: <https://CRAN.R-project.org/package=vegan>.
- Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S., and Jackson, A. L. (2010). Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PLoS One* **5**(3), e9672. doi:10.1371/journal.pone.0009672
- Phillips, D. L., and Gregg, J. W. (2001). Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* **127**, 171–179. doi:10.1007/s004420000578
- Pineda, S. E., Aubone, A., and Brunetti, N. E. (1996). Identificación y morfometría comparada de las mandíbulas de *Loligo gahi* y *Loligo sampanlensis* (Cephalopoda, Loliginidae) del atlántico sudoccidental. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* **10**, 85–99.
- Post, D., Layman, C., Arrington, D., Takimoto, G., Quattrochi, J., and Montaña, C. (2007). Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia* **152**, 179–189. doi:10.1007/s00442-006-0630-x
- R Core Team (2014). 'R: A Language and Environment for Statistical Computing.' (R Foundation for Statistical Computing: Vienna, Austria.) Available at: <http://www.R-project.org>.
- Schreiber, R. W., and Clapp, R. B. (1987). Pelecaniform feeding ecology. In 'Seabirds: Feeding Ecology and Role in Marine Ecosystems'. (Ed. J. P. Croxall.) pp. 173–188. (Cambridge University Press.)
- Sears, J., Hatch, S. A., and O'Brien, D. M. (2009). Disentangling effects of growth and nutritional status on seabird stable isotope ratios. *Oecologia* **159**, 41–48. doi:10.1007/s00442-008-1199-3
- Smith, J. A., Mazumder, D., Suthers, I. M., and Taylor, M. D. (2013). To fit or not to fit: evaluating stable isotope mixing models using simulated mixing polygons. *Methods in Ecology and Evolution* **4**, 612–618. doi:10.1111/2041-210X.12048
- Suryan, R. M., Irons, D. B., Brown, E. D., Jodice, P. G., and Roby, D. D. (2006). Site-specific effects on productivity of an upper trophic-level marine predator: bottom-up, top-down, and mismatch effects on reproduction in a colonial seabird. *Progress in Oceanography* **68**, 303–328. doi:10.1016/j.pocean.2006.02.006
- Therrien, J. F., Fitzgerald, G., Gauthier, G., and Bêty, J. (2011). Diet-tissue discrimination factors of carbon and nitrogen stable isotopes in blood of Snowy Owl (*Bubo scandiacus*). *Canadian Journal of Zoology* **89**, 343–347. doi:10.1139/z11-008
- Tramer, E. J. (1969). Bird species diversity: components of Shannon's formula. *Ecology* **97**, 927–929. doi:10.2307/1933715
- Turner, T. F., Collyer, M. L., and Krabbenhoft, T. J. (2010). A general hypothesis-testing framework for stable isotope ratios in ecological studies. *Ecology* **91**, 2227–2233. doi:10.1890/09-1454.1
- Volpedo, A. V., and Echeverría, D. D. (2000). 'Catálogo y Claves de Otolitos para la Identificación de Peces del Mar Argentino.' Vol. 1. (Editorial Dunken.)
- Votier, S. C., Bearhop, S., Witt, M. J., Inger, R., Thompson, D., and Newton, J. (2010). Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. *Journal of Applied Ecology* **47**, 487–497. doi:10.1111/j.1365-2664.2010.01790.x
- Zavalaga, C. B., Frere, E., and Gandini, P. (2002). Status of the Red-Legged Cormorant in Perú: what factors affect distribution and numbers? *Waterbirds* **25**, 8–15. doi:10.1675/1524-4695(2002)025[0008:SOFRCL]2.0.CO;2

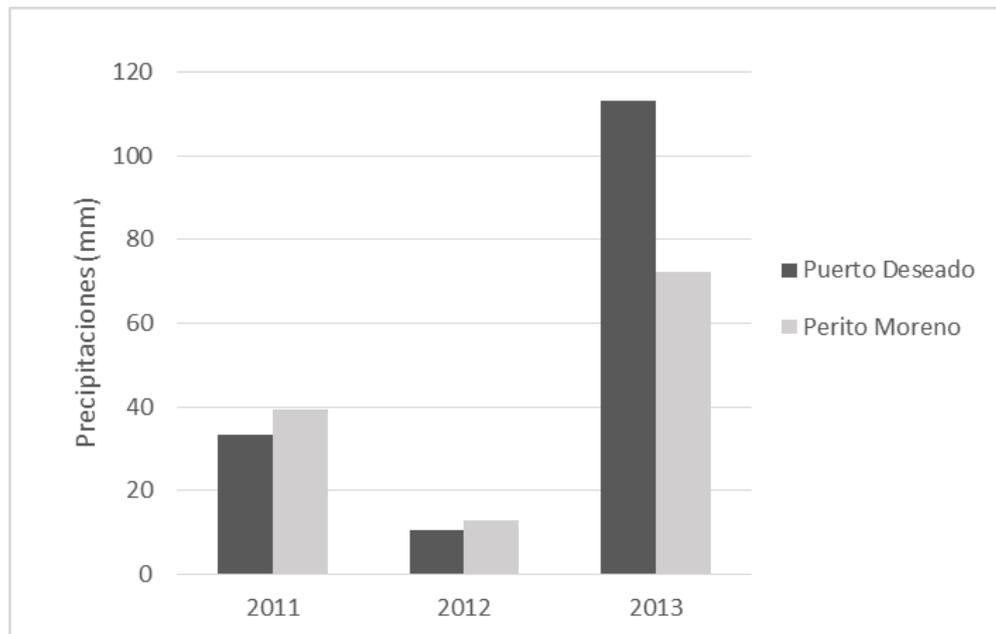
ANEXOS

Anexo 1: Principales aves marino-costeras haciendo uso de la Ría Deseado y su cercanía.

	Pingüino de Magallanes	Gaviota cocinera	Gaviotín sudamericano	Cormorán gris	Biguá	Cormorán cuello negro	Cormorán imperial
N parejas reproductivas							
<i>Ría Deseado</i>	25.000	4.591	1.500	287	300	94	0
<i>Norte PIMIP</i>	10.300	250	500	146	0	197	6.613
Bandadas mixtas	✓	✓	✓	✓	✓		✓
Dieta principal:							
<i>Peces pelágicos</i>	✓	✓	✓	✓	✓		✓
<i>Calamar / calamarete</i>	✓	✓		✓		✓	✓
<i>Peces bentónicos</i>				✓	✓	✓	✓
<i>Invertebrados bentónicos</i>		✓				✓	✓
<i>Descarte pesquero</i>		✓					
Principales áreas de alimentación (primavera - verano)	Mar (Norte P. Deseado / Golfo S. Jorge)	Ría, mar, intermareal y basural pesquero	Ría, mar	Ría	Ría	Ría	Mar (Norte PIMIP), Ría

Anexo 1. Principales aves marino-costeras haciendo uso de la Ría Deseado y su cercanía. Para cada especie se consignan sus números poblacionales (números de parejas reproductivas) para la Ría Deseado y el Norte del Parque Interjurisdiccional Marino Isla Pingüino (área Bahía Oso Marino e islas adyacentes), su participación de bandadas múltiespecíficas, los principales grupos - presa de su dieta y sus principales áreas de alimentación. Referencias: Frere et al. 1996, Gandini y Frere 1998, Nasca et al. 2004; Millones et al. 2005, Sala et al. 2012; Millones et al. 2015; Morgenthaler et al. 2016; Frere, Gandini, Millones y Morgenthaler, datos no publicados.

Anexo 2: Precipitaciones primaverales para el área de la Ría Deseado y zona de influencia (Río Deseado).



Anexo 2. Precipitaciones totales acumuladas (mm) de agosto a noviembre para cada año de estudio en las localidades de Puerto Deseado y de Perito Moreno. Datos provenientes de www.meteomanz.com.

Anexo 3: Peso corporal (kg) de las cuatro especies de cormoranes de la costa patagónica.

Especie de Cormorán	Peso corporal (kg)	n	Lugar y provincia	Fuente
CG	1.38 ± 0.05	6	Ría Deseado, SC	Frere et al. 2008
	1.52 ± 0.13	13	Ría Deseado, SC	Este estudio
CCN	1.47	11	Punta Loma, CHT	Quintana et al. 1999
	1.88 ± 0.3	7	Varias colonias, CHT	Punta y Saravia 1993
B	1.65 ± 0.02	8	Caleta Malaspina, CHT	Quintana et al. 2004
CI	2.27 ± 0.29	53	Punta Lobería, CHT	Malacalza et al. 1988
CI machos	2.32 ± 0.17	93	Punta León, CHT	Svagej y Quintana 2007
CI hembras	1.97 ± 0.12	95	Punta León, CHT	Svagej y Quintana 2007

Anexo 3. Peso corporal (kg) de las cuatro especies de cormoranes de la costa patagónica. Se presentan los valores en kg, seguidos de los desvíos estándares cuando se conocen. Las abreviaciones corresponden a las siguientes especies, CG: cormorán gris, CCN: cormorán de cuello negro, B: biguá, CI: cormorán imperial; y provincias, CHT: Chubut, SC: Santa Cruz

Anexo 4: Medidas de pico (largo y ancho en) de las cuatro especies de cormoranes de la costa patagónica.

Especie de Cormorán	Largo pico (mm)	Ancho pico (mm)	n	Lugar y provincia	Fuente
CG	53.8 ± 3.2	9.5 ± 5.0	16	Ría Deseado, SC	Este estudio
CCN	51.0 ± 1.4		7	Varias colonias, CHT	Punta y Saravia 1993
CCN machos	52.3 ± 2.1	9.2 ± 0.6	42	Varias. CHT-SC	Quintana et al. 2003
CCN hembras	49.9 ± 2.0	8.9 ± 0.8	42	Varias. CHT-SC	Quintana et al. 2003
B	49.9 ± 2.4	11.6 ± 1.3	3	Ría Deseado, SC	Este estudio
CI	55.4 ± 3.7	10.8 ± 0.7	19	Pto Deseado, SC	Este estudio
	54.2 ± 3.4	12.7 ± 1.3	84	Punta Lobería, CHT	Malacalza et al. 1988
CI machos	58.7 ± 2.2	12.7 ± 0.7	93	Punta León, CHT	Svagej y Quintana 2007
CI hembras	55.3 ± 2.3	11.1 ± 0.5	95	Punta León, CHT	Svagej y Quintana 2007

Anexo 4. Medidas de pico de las cuatro especies de cormoranes de la costa patagónica. Se presentan los valores del largo del pico (culmen) y ancho del pico (medido en la parte más fina) con desvíos estándares. Las abreviaciones corresponden a las siguientes especies, CG: cormorán gris, CCN: cormorán de cuello negro, B: biguá, CI: cormorán imperial, y provincias, CHT: Chubut, SC: Santa Cruz.