

ASINCRONÍA DE PUESTA Y REPOSICIÓN DE LA NIDADA EN EL CORMORÁN CUELLO NEGRO (*PHALACROCORAX MAGELLANICUS*): ¿EVIDENCIAS DE LAS CARACTERÍSTICAS DE SU FUENTE DE ALIMENTO?

ALEXANDRA SAPOZNIKOW^{1,3} Y FLAVIO QUINTANA^{1,2}

¹ Centro Nacional Patagónico (CONICET). Blvd. Brown 2825, U9120ACF Puerto Madryn, Chubut, Argentina.

² Wildlife Conservation Society. 2300 Southern Boulevard, 10460 Bronx, Nueva York, EEUU.

³ Dirección actual: Paso 348, 9120 Puerto Madryn, Chubut, Argentina. alexamadryn@yahoo.com.ar

RESUMEN.— Durante las temporadas reproductivas 2001 y 2002 se estudió la biología reproductiva del Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*) en Punta Loma, Chubut, Argentina. Los cormoranes presentaron un periodo de puesta prolongado (3–4 meses) con una alta asincronía de puesta y un bajo éxito de volantones (cercano al 50%). En la primera temporada, el número de pichones independizados por nido fue independiente de la fecha de puesta, mientras que en la segunda se observó una disminución del número de pichones independizados cuando las puestas se realizaron hacia el final del período reproductivo. Un alto porcentaje de parejas repuso su nidada en ambos años (16–22%). El número de pichones independizados por nido en la segunda puesta fue similar al de la primera puesta en ambas temporadas. La extensa duración y asincronía del período de puesta, el alto porcentaje de reposición de nidada (con un éxito de volantones similar al de las parejas con una sola puesta) y la baja o nula relación entre el éxito reproductivo y la fecha de puesta, apoyan la idea de la existencia y utilización de fuentes de alimento relativamente estables y predecibles por parte del Cormorán Cuello Negro.

PALABRAS CLAVE: Argentina, asincronía, biología reproductiva, Cormorán Cuello Negro, *Phalacrocorax magellanicus*, reposición.

ABSTRACT. ASYNCHRONOUS LAYING AND RENESTING IN THE ROCK SHAG (*PHALACROCORAX MAGELLANICUS*): AN EVIDENCE OF THE CHARACTERISTICS OF THEIR FOOD SOURCES?— We studied the breeding biology of the Rock Shag (*Phalacrocorax magellanicus*) at Punta Loma colony, Chubut, Argentina, during 2001 and 2002 breeding seasons. The egg laying period was long (3–4 months) and asynchronous, while fledging success was low (50%). During the first breeding season, the number of fledglings per nest was not related to laying date, while during the second breeding season there was a reduction in the fledging success of the pairs that laid their eggs late in the season. A high percentage of couples renested after loosing the first clutch (16–22%). In both seasons, the number of chicks fledged in replacement clutches was similar to that in first clutches. The extended and asynchronous egg-laying period, combined with a high rate of renesting (with a fledging success similar to that of single-laying couples), and the low relationship observed between breeding success and laying date, supports the idea of a highly stable and predictable food source for the Rock Shag.

KEY WORDS: Argentina, asynchrony, breeding biology, *Phalacrocorax magellanicus*, renesting, Rock Shag.

Recibido 3 noviembre 2008, aceptado 28 agosto 2009

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

otro tipo de ventaja (e.g., social; Emlen y Demong 1975), en aquellas situaciones en que el alimento está disponible de manera permanente podrían esperarse temporadas reproductivas más laxas, en las que la puesta de huevos se realice durante un periodo más prolongado y disminuya la superposición temporal de nidos en el mismo estadio reproductivo (Gochfeld 1980).

En zonas templadas y polares, donde hay una estacionalidad marcada, es común que las aves que inician la reproducción hacia el final de la temporada tengan puestas de menor tamaño o menor éxito de eclosión o reproductivo que aquellas que se reproducen tempranamente (Perrins 1970, Nilsson 1994, Svensson 1997, Moreno 1998). En varios estudios se han encontrado evidencias de este hecho en especies de los cuatro órdenes de aves marinas (Boersma y Ryder 1983, Ollason y Dunnet 1988, Wanless y Harris 1988, Moreno et al. 1997). Hay distintas hipótesis que intentan explicar este patrón (ver revisión en Moreno 1998). Una de ellas propone que existen cambios en la disponibilidad de alimento durante la época reproductiva, por lo que las parejas que se reproducen hacia el final de la temporada (luego del momento de máxima abundancia de presas) tienen un menor éxito reproductivo (Perrins 1970, Martin 1987). De acuerdo a esto, es de esperar que en ambientes con fuentes de alimento más estables y predecibles, el período reproductivo sea más prolongado y que no existan diferencias marcadas en el éxito reproductivo en relación a la fecha de puesta (Gochfeld 1980).

La reposición de la nidada es otro evento que podría estar asociado a las características de las fuentes de alimento, siendo más o menos exitosa de acuerdo a la estabilidad espacio-temporal de éstas (Milonoff 1989, Arnold 1993). En las aves marinas, la reposición suele ser interpretada como una respuesta a eventos impredecibles que causan la pérdida de la nidada, tales como grandes temporales e inundaciones (Parsons 1975, White et al. 1976, Storey 1987, Brown y Morris 1996) o predación extrema (Nisbet y Welton 1984, Massey y Fancher 1989). Sin embargo, la disponibilidad de alimento puede ser un factor que influye sobre la decisión efectiva de reponer la nidada (Pierotti y Bellrose 1986). En el grupo de los cormoranes, la reposición de la nidada podría no constituir un hecho aislado, ya que la puesta no representa un costo energético alto debido al pequeño tamaño de los huevos en relación a la masa de los adultos (Johnsgard 1993). Sin embargo, unos pocos casos de reposición de nidada han sido registrados: en el Cormorán Orejudo (*Phalacrocorax auritus*) (Van Tets 1965), en el Cormorán Sargento (*Phalacrocorax penicillatus*) (Boekelheide y Ainley 1989) y en el Cormorán Moñudo (*Phalacrocorax aristotelis*) (Grau 1996).

Si bien el Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*) es una especie ampliamente distribuida (desde los 42°S en la costa atlántica de Argentina hasta los 37°S en la costa del Pacífico en Chile; Johnsgard 1993), solo se conocen unos pocos estudios sobre su biología reproductiva en algunas colonias de la provincia de Chubut, en Argentina. Mientras que algunos trabajos describen particularmente las características de los sitios de nidificación (Punta et al. 2003c), otros detallan algunos aspectos de su ciclo reproductivo tales como el período de puesta, el tamaño de nidada, las dimensiones de los huevos y la supervivencia de los pichones (Punta y Saravia 1993, Malacalza 1995, Punta et al. 2003b). Este trabajo constituye un aporte al conocimiento de la biología y el comportamiento reproductivo del Cormorán Cuello Negro, ya que brinda información recopilada en forma sistemática durante dos temporadas consecutivas en una de las colonias más numerosas de la especie en la costa patagónica (Yorio et al. 1998, Frere et al. 2005). Además de proporcionar información sobre aspectos básicos de su biología reproductiva, se determinó con precisión la extensión de los períodos de puesta y eclosión, se analizó la variación interanual de algunos de los parámetros reproductivos, se determinó la existencia de casos de reposición de nidada y se analizaron posibles cambios en el éxito reproductivo del Cormorán Cuello Negro en relación a la fecha de puesta y la reposición de la nidada.

MÉTODOS

Durante 2001 y 2002 se estudiaron distintos aspectos de la biología reproductiva del Cormorán Cuello Negro en Punta Loma, Chubut, Argentina (42°49'S, 64°53'O). En ambos años se realizó un seguimiento sistemático de una serie de nidos entre septiembre y marzo, de manera de conocer el tamaño de nidada, la pérdida de huevos y pichones, el éxito reproductivo y la fenología de puesta y eclosión. En ambos períodos se estimó el tamaño de colonia a través del conteo directo de los nidos. Debido a que esta especie permanece en su nido aún luego de la temporada reproductiva (Sapoznikow y Quintana 2008), se consideró como nido a todo aquel que, durante el momento del conteo, se encontraba ocupado por una pareja, presentaba signos de uso (con presencia de guano o algas frescas) o contenía huevos. Se identificaron,

usando fotografías y esquemas de disposición espacial, 97 y 84 nidos (en 2001 y 2002, respectivamente) para su seguimiento a lo largo de la temporada. Las visitas a los nidos se realizaron cada dos días desde la puesta del primer huevo (principios de octubre) hasta el nacimiento de los pichones y cada 4–7 días en la etapa de crecimiento de pichones hasta el abandono del nido (fines de marzo). Durante cada visita se registró el número de huevos y pichones en cada nido. Con esta información se analizó el patrón temporal de puesta y eclosión, y se calcularon algunos de sus parámetros reproductivos.

El tiempo de incubación, el porcentaje de pérdida de huevos (número de huevos no eclosionados en relación al total de huevos puestos) y el éxito de eclosión (número de huevos eclosionados por nido) fueron calculados solamente en base a las primeras puestas de los nidos estudiados. En cambio, para calcular el porcentaje de pérdida de pichones (número de pichones que no llegaron a la edad de volantón en relación al total de pichones nacidos) y el éxito de volantones (número de pichones que llegaron a volantón por nido) se consideró la segunda puesta (y no la primera) para los casos que presentaron reposición de la nidada, ya que es el resultado de la segunda puesta el que realmente contribuye al número de pichones que aporta el nido (ver Libenson 1997). Se consideró que un pichón había abandonado el nido por sus medios cuando no se lo encontraba en el nido a una edad mayor a los 50 días. Dada la ubicación de los nidos sobre el acantilado, la única manera de abandonar el nido es volando hacia el mar. Como a los 50 días de edad los pichones ya han perdido su plumón y adquieren su plumaje completo, solamente aquellos que alcanzan esta edad están en condiciones de ser volantones (Libenson 1997, Sapoznikow, obs. pers.).

Se evaluó la relación entre la proporción de volantones (en relación a la cantidad de huevos puestos en cada nido) y la fecha de comienzo de puesta. Esta relación se estudió mediante la aplicación de un Modelo Lineal Generalizado (McCullagh y Nelder 1989) utilizando el programa R (Institute for Statistics and Mathematics 2009). Debido a la naturaleza de los datos se consideró una estructura del error binomial y una función de enlace logística. Este análisis se realizó por separado para cada año y se evaluó la significación de la fecha de puesta del primer huevo en cada nido como variable explicativa con un análisis de *deviance*, tomando como valor

crítico el de la distribución Chi-cuadrado ($\alpha = 0.05$) ya que los valores de *deviance* exhiben un comportamiento asintótico según esta distribución. En este análisis solo se consideró la primera puesta de cada nido y no se tuvieron en cuenta los casos de reposición, ya que éstos no son independientes.

Debido a la dificultad para acceder a algunos nidos no fue posible obtener la misma información en todos ellos. Por lo tanto, el número de nidos utilizados para determinar los diferentes parámetros es distinto. Aunque no todos los adultos fueron anillados en este estudio, el seguimiento de individuos y parejas anilladas durante el periodo de estudio indican que el Cormorán Cuello Negro en Punta Loma presenta una alta fidelidad a la pareja y al nido, y que permanece en el mismo nido incluso durante la temporada no reproductiva (Sapoznikow y Quintana 2008). Por este motivo, se consideró improbable que durante la realización de este trabajo se hayan producido cambios en los integrantes de la pareja o que parejas no exitosas abandonaran su nido y éste fuera ocupado por otras.

RESULTADOS

Parámetros reproductivos

El tamaño de la colonia de Punta Loma fue de 283 y 252 nidos en las temporadas 2001 y 2002, respectivamente. Sin embargo, no todas las parejas observadas en los nidos se reprodujeron. La proporción de nidos activos (i.e., de parejas que realmente se reprodujeron) fue similar entre temporadas ($\chi^2_{1,0.05} = 1.51, P = 0.22$): 83 de las 97 parejas (86%) pusieron huevos en 2001, mientras que en 2002 lo hicieron 66 de 84 parejas (78%) (Tabla 1).

En ambas temporadas la puesta se realizó de manera asincrónica, extendiéndose hasta casi cuatro meses. Sin embargo, el patrón de puesta fue diferente entre temporadas (Prueba de Kolmogorov-Smirnov, $P < 0.001$): en 2001 se inició el 3 de octubre y se extendió por 76 días, hasta el 17 de diciembre, y en 2002 las parejas comenzaron la puesta casi dos semanas más tarde (16 de octubre) y ésta se extendió un 30% más de tiempo (114 días, hasta el 7 de febrero de 2003). Estas diferencias se reflejaron en la mediana de la fecha de puesta de cada temporada: mientras que en 2001 el 50% de los primeros huevos fue puesto antes del 3 de noviembre, en 2002 la mediana de la fecha de puesta fue el 3

Tabla 1. Parámetros reproductivos del Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*) en Punta Loma, Chubut, Argentina, durante las temporadas reproductivas 2001 y 2002. Los valores se presentan como promedio \pm DE, con el tamaño de muestra entre paréntesis (excepto para los parámetros expresados en porcentaje).

	2001	2002
Tamaño de nidada	2.6 \pm 0.8 (69)	2.1 \pm 0.9 (43)
Parejas que iniciaron puesta (%)	86	78
Pérdida de huevos (%)	50	69
Éxito de eclosión	1.3 \pm 0.9 (77)	0.7 \pm 0.9 (45)
Pérdida de pichones (%)	50	59
Éxito de volantones	0.5 \pm 0.6 (69)	0.4 \pm 0.6 (45)

de diciembre (Fig. 1). El tamaño promedio de nidada fue superior a los dos huevos por nido en ambas temporadas (Tabla 1), aunque significativamente mayor en 2001 (Prueba de Mann-Whitney; $Z = 2.35$, $P = 0.02$). En ambas temporadas la moda fue de tres huevos por nido.

El periodo promedio (\pm DE) de incubación fue de 31 ± 3.2 días ($n = 40$ nidos) y 32 ± 3.4 días ($n = 22$ nidos) en 2001 y 2002, respectivamente, y no se encontraron diferencias significativas entre años (Prueba de Mann-Whitney; $Z = 1.53$, $P = 0.13$). Para la estimación de dicho período solo se consideraron aquellos nidos para los que se conocía la fecha de puesta y eclosión con una diferencia menor a dos días.

En ambas temporadas el porcentaje de pérdida de huevos fue igual o superior al 50% del total de huevos puestos, y fue significativamente diferente entre las dos temporadas ($\chi^2_{1,0.05} = 6.10$, $P = 0.01$; Tabla 1). En la mayor parte de los casos

los huevos desaparecieron de los nidos, por lo que las causas de pérdida no pudieron ser establecidas.

El éxito de eclosión fue mayor en 2001 que en 2002 (Prueba de Mann-Whitney; $Z = 2.87$, $P = 0.003$; Tabla 1). Al igual que la puesta, en ambas temporadas la eclosión fue asincrónica y se extendió por más de dos meses (67 y 72 días en 2001 y 2002, respectivamente; Fig. 2). El patrón de eclosión fue diferente entre temporadas (Prueba de Kolmogorov-Smirnov, $P < 0.001$): en 2001 los primeros pichones comenzaron a nacer hacia la primera semana de noviembre, mientras que en 2002 lo hicieron hacia la primera semana de diciembre. De esta manera, la mediana de la fecha de eclosión del primer huevo estuvo desfasada por casi un mes entre ambas temporadas (4 y 31 de diciembre para 2001 y 2002, respectivamente; Fig. 2). En ambas temporadas el periodo de eclosión en la colonia estuvo superpuesto con el de incubación.

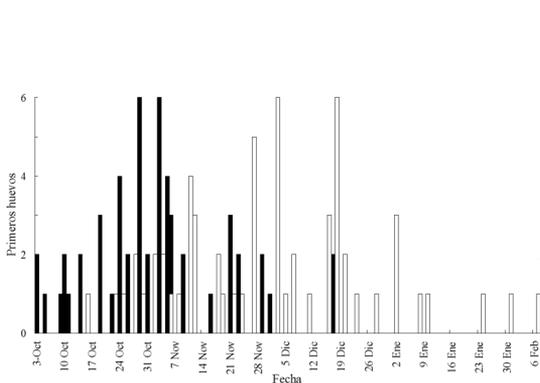


Figura 1. Número de primeros huevos puestos por día por el Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*) a lo largo de las temporadas reproductivas 2001 (barras negras) y 2002 (barras blancas) en Punta Loma, Chubut, Argentina.

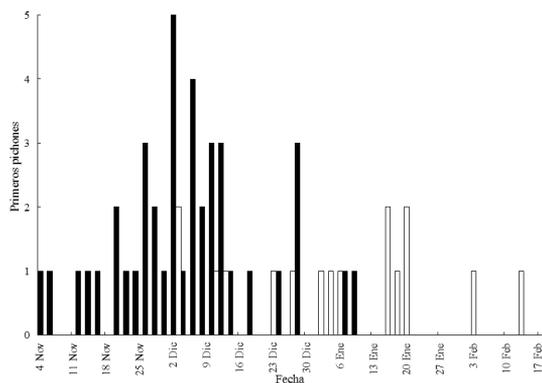


Figura 2. Número de primeros pichones nacidos por día de Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*) a lo largo de las temporadas reproductivas 2001 (barras negras) y 2002 (barras blancas) en Punta Loma, Chubut, Argentina.

Tabla 2. Parámetros reproductivos en nidadas únicas y en segundas puestas del Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*) en Punta Loma, Chubut, Argentina, durante las temporadas reproductivas 2001 y 2002. Los valores se presentan como promedio \pm DE, con el tamaño de muestra entre paréntesis (excepto para los parámetros expresados en porcentaje).

	2001		2002	
	Puesta única	Segunda puesta	Puesta única	Segunda puesta
Tamaño de nidada	2.1 \pm 0.5 (60)	2.5 \pm 0.8 (13)	1.9 \pm 0.9 (29)	1.6 \pm 0.6 (11)
Pérdida de huevos (%)	44	80	67	66
Éxito de eclosión	1.4 \pm 0.9 (58)	0.5 \pm 0.7 (10)	0.7 \pm 0.4 (37)	0.5 \pm 0.4 (11)
Pérdida de pichones (%)	40	53	44	83
Éxito de volantones	0.6 \pm 0.7 (57)	0.3 \pm 0.7 (12)	0.4 \pm 0.6 (37)	0.1 \pm 0.4 (8)

El porcentaje de pérdida de pichones fue independiente de la temporada ($\chi^2_{1,0.05} = 1.27$, $P = 0.26$; Tabla 1). En 2001 el 50% de los pichones nacidos llegó a la edad de volantón (36 de 72), mientras que en 2002 el 41% de los pichones nacidos alcanzó esa edad (16 de 39) (Tabla 1). Al igual que los huevos, los pichones desaparecieron del nido, por lo que las causas de muerte no pudieron ser establecidas. El éxito de volantones fue menor en 2002 (Prueba de Mann-Whitney; $Z = 2.24$, $P = 0.03$; Tabla 1). Una vez que abandonaron el nido, los pichones se agruparon en los alrededores de la colonia, en donde, en algunos casos, continuaron siendo alimentados por los adultos, aún varios meses después de haber abandonado el nido.

La proporción de volantones en relación a la cantidad de huevos puestos en cada nido no estuvo relacionada con la fecha de puesta en 2001 (*deviance*: 46.34, *gl* = 43, $n = 45$ nidos, $P = 0.5$). Sin embargo, durante 2002 la fecha de puesta tuvo un efecto sobre la proporción de volantones, disminuyendo ésta con el avance de la temporada (*deviance*: 26.98, *gl* = 27, $n = 29$ nidos, $P = 0.003$).

REPOSICIÓN DE NIDADA

Durante la temporada reproductiva 2001, 13 de las 83 parejas que se reprodujeron (15.7%) repusieron su nidada luego de haber perdido la totalidad de los huevos puestos en primera instancia (8 parejas) o la totalidad de los pichones de la primera nidada (5 parejas). Todas lo hicieron luego de la mediana de la fecha de puesta y cuatro de ellas hasta nueve días después de finalizada la puesta de todos los nidos de la colonia. En la temporada 2002, 11 de las 66 parejas (16.7%) repusieron su nidada. Una lo hizo

luego de perder sus pichones, mientras que el resto comenzó la segunda puesta después de haber perdido su nidada en la etapa de incubación. Durante esta temporada, todas las parejas repusieron dentro del periodo de puesta de la colonia (siete en forma temprana y cuatro luego de la mediana de la fecha de puesta). La proporción de parejas que repusieron su nidada fue similar entre temporadas ($\chi^2_{1,0.05} = 0.03$, $P = 0.86$). Considerando ambas temporadas, el tiempo promedio observado (\pm DE) entre la pérdida del último huevo de la primera nidada y la puesta del primer huevo de la segunda nidada fue de 31.16 ± 12.35 días (rango: 17–62 días, $n = 12$ nidos) y el tiempo entre la pérdida del último pichón de la primera nidada y el primer huevo de la segunda fue de 28.25 ± 5.26 días (rango: 21–35 días, $n = 4$ nidos).

En ambas temporadas, más del 25% de las parejas que fallaron en su primer intento de reproducción repuso su nidada (26% y 28% para la temporada 2001 y 2002, respectivamente). Considerando el total de parejas que perdieron su nidada en la etapa de incubación (19 parejas en 2001 y 26 en 2002), el porcentaje de parejas que repuso fue similar en las dos temporadas (42% y 38% para 2001 y 2002, respectivamente; $\chi^2_{1,0.05} = 0.06$, $P > 0.8$). Del total de parejas que perdieron su nidada en la etapa de cría de pichones (31 parejas en 2001 y 13 en 2002), el porcentaje de parejas que repuso también fue similar entre años (16% y 8% para 2001 y 2002, respectivamente; $\chi^2_{1,0.05} = 0.07$, $P = 0.79$).

El tamaño de nidada de la segunda puesta fue similar al observado en los nidos con una sola puesta en ambas temporadas (Prueba de Mann-Whitney; $Z = -1.33$, $P = 0.18$ para 2001; $Z = -0.78$, $P = 0.4$ para 2002; Tabla 2).

En 2001 la pérdida de huevos en la segunda puesta fue superior a la observada en los nidos con una sola puesta ($\chi^2_{1,0.05} = 4.63, P = 0.013$), mientras que en 2002 fue similar ($\chi^2_{1,0.05} = 0.01, P = 0.92$) (Tabla 2). En la temporada 2001 el éxito de eclosión fue menor en la segunda puesta (Prueba de Mann-Whitney, $Z = -3.44, P < 0.05$). En 2002, en cambio, el éxito de eclosión fue similar en ambas puestas (Prueba de Mann-Whitney, $Z = -0.28, P = 0.77$) (Tabla 2).

La pérdida de pichones de las parejas que reutilizaron una sola puesta fue similar a la observada en la segunda puesta de las parejas que repusieron solamente durante la temporada 2001 (Tabla 2). La significación estadística de estos resultados no pudo ser puesta a prueba por no cumplirse los supuestos necesarios debido al bajo número de pichones sobrevivientes en las segundas puestas. El número de volantones por nido de las parejas que iniciaron una segunda puesta luego de perder su nidada fue estadísticamente similar al observado en las que realizaron una sola puesta en la temporada 2001 (Prueba de Mann-Whitney, $Z = 1.28, P = 0.19$; Tabla 2). Durante 2002, el número de volantones por nido fue levemente menor para las parejas que repusieron su nidada, aunque no se encontraron diferencias significativas, probablemente debido a la diferencia en el tamaño de ambas muestras (Prueba de Mann-Whitney, $Z = 1.32, P = 0.18$; Tabla 2).

DISCUSIÓN

El Cormorán Cuello Negro en Punta Loma presenta una marcada asincronía de puesta y un alto porcentaje de reposición de la nidada. Si bien la asincronía de puesta es una característica de los cormoranes, para el resto de las especies que se reproducen en la Patagonia argentina se han reportado periodos de puesta menos prolongados que los encontrados en este estudio para el Cormorán Cuello Negro (ver Frere et al. 2005). Cerca del 90% de las parejas reproductivas del Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) de la Isla Galiano, golfo San Jorge, Chubut, inició su puesta a lo largo de casi cuatro semanas (Punta et al. 2003b), mientras que en Isla Deseada, Santa Cruz, y en Punta León, Chubut, lo hicieron en no más de seis semanas (Arrighi y Navarro 1998, Svagelj y Quintana, datos no publicados). El Cormorán Gris (*Phalacrocorax gaimardi*) en Puerto Deseado, Santa Cruz, prolonga la puesta por cinco semanas

(Frere y Gandini 2001) y el Biguá (*Phalacrocorax olivaceus*) lo hace por seis semanas en el golfo San Jorge (Quintana et al. 2002). En Punta Loma, el Cormorán Cuello Negro presentó el mayor grado de asincronía reportado entre las especies patagónicas (11–16 semanas). A diferencia del Cormorán Cuello Negro, que presenta una dieta casi exclusivamente compuesta por especies bentónicas y dominada por peces como *Patagonotothen* sp., *Riberoclinus eigenmanni* y *Helcogrammoides cunninghami* y poliquetos de la familia Eunicidae (Punta et al. 1993, 2003a, Malacalza et al. 1997, Sapoznikow 2006, Sapoznikow et al. 2009) durante la época reproductiva, el resto de los cormoranes patagónicos incorpora a su dieta tanto recursos bentónicos como pelágicos, siendo estos últimos más efímeros y, por lo tanto, temporalmente más inestables (Frere et al. 2005). Los dos grupos de mayor importancia en la dieta del Cormorán Cuello Negro, tanto en la temporada reproductiva como en la no reproductiva, están constituidos por especies de hábitos netamente bentónicos, lo que presupone menor movilidad o un acentuado sedentarismo. Dichas características apoyan la idea de que es una fuente de alimento relativamente estable y predecible, al menos espacialmente. En cuanto a los peces, aunque no existe información sobre su abundancia estacional o sus ciclos reproductivos en la zona, se sabe que, en líneas generales, la mayoría de los notothenidos son especies sedentarias y que viven varios años, por lo cual están presentes en una misma área durante toda su vida (Hureau 1970). Además, distintos estudios han señalado que, en general, los ensambles de peces del intermareal son altamente persistentes en el tiempo (Grossman 1982, Beckley 1985, Collette 1986). Por su parte, los poliquetos como *Eunice* sp. son especies con ciclos de vida multianuales, por lo que también constituirían una presa siempre presente en la zona. Los hábitos de estas presas las hacen poco accesibles para las aves, ya que mayormente viven ocultas entre algas, enterradas o en cuevas (Sapoznikow 2006, Sapoznikow et al. 2009). Además, poseen un bajo contenido energético en comparación a recursos pelágicos más abundantes como la anchoíta, especie muy importante en la dieta de muchas aves marinas (González Miri 1995). Una baja superposición temporal durante la temporada reproductiva representaría un escenario ventajoso para el Cormorán Cuello Negro si la fuente de alimento es, al menos, temporalmente estable y predecible.

ble, lo que parece caracterizar a las presas consumidas por esta especie en Punta Loma (Sapoznikow 2006, Sapoznikow et al. 2009). Sin embargo, otros factores, que escapan a los objetivos de este estudio, podrían estar afectando el patrón de puesta.

En el estudio de Libenson (1997) en Comodoro Rivadavia, al igual que en este trabajo, se reportaron casos de reposición de la nidada en el Cormorán Cuello Negro. En cambio, no existen trabajos que reporten la existencia de reposición en ninguna de las otras especies de cormoranes patagónicos, las cuales se alimentan principalmente de presas pelágicas, más inestables en espacio y tiempo (Frere et al. 2005). Estudios experimentales sobre reposición en ácidos han mostrado la importancia de la estabilidad y predictibilidad de la fuente de alimento para la capacidad de reponer la nidada de estas aves marinas (Hipfner 2001, Hipfner et al. 2004). Este podría ser el caso del Cormorán Cuello Negro.

Las dos temporadas reproductivas estudiadas presentaron diferencias en algunos de los parámetros reproductivos del Cormorán Cuello Negro. En 2002 la puesta comenzó más tarde, fue más prolongada y, consecuentemente, el periodo de eclosión fue más tardío que en 2001. Por su parte, la supervivencia de huevos y el éxito de eclosión fueron menores durante 2002. Debido a que no existen estudios sostenidos que permitan conocer el rango de estos parámetros para la especie, no es posible analizar si las variaciones observadas son normales o si durante alguno de los dos años existieron características ambientales particulares que generaron los cambios observados.

Se han encontrado evidencias del efecto que tienen los cambios en la disponibilidad de presas (que pueden o no responder en forma directa a cambios climáticos) sobre la reproducción de distintas especies de aves marinas. Harris (1979), Boekelheide y Ainley (1989) y Aebischer y Wanless (1992) estudiaron dichos efectos en poblaciones del Cormorán Sargento, el Cormorán Moñudo y el Cormorán de las Galápagos (*Phalacrocorax harrisi*), encontrando que en años de baja disponibilidad de presas los cormoranes comenzaban la puesta tardíamente y el éxito reproductivo era menor que en años con alimento más abundante. Lamentablemente, durante los dos años de este estudio no se contó con información sobre disponibilidad y abundancia de las presas del Cormorán Cuello Negro en los alrededores de la colonia. Sin embargo,

resultados de estudios sobre la ecología trófica del Cormorán Cuello Negro en Punta Loma, obtenidos durante las mismas temporadas reproductivas a través de técnicas de radiotelemetría, indicaron un mayor esfuerzo de alimentación por parte de los adultos reproductivos durante la temporada 2002 (Sapoznikow 2006). Dicho esfuerzo se manifestó en la realización de viajes diarios de alimentación considerablemente más prolongados, lo que para otras especies de aves marinas buceadoras y para pinnípedos ha sido descrito como un indicador de baja disponibilidad de presas (Costa et al. 1989, Feldkamp et al. 1989, Monaghan et al. 1994, Wanless et al. 1998). Dado que el comportamiento de alimentación y buceo constituye un buen indicador de cambios en el ambiente marino (Monaghan 1996), es probable que algún tipo de condición desfavorable en el ambiente haya causado el retraso y el menor éxito de eclosión y supervivencia de huevos durante la temporada reproductiva 2002 en la colonia de Punta Loma.

A pesar de la marcada asincronía observada en la puesta, durante la temporada 2001 el éxito de volantones de las parejas no estuvo relacionado con la fecha de puesta, sugiriendo una cierta estabilidad de las condiciones ambientales y la fuente de alimento durante el periodo reproductivo. Sin embargo, durante la temporada 2002 se observó una disminución significativa del número de pichones independizados hacia el final del período reproductivo. Como se sugirió anteriormente, durante el año 2002 algún tipo de condición ambiental desfavorable, relacionada tanto con la abundancia o disponibilidad de presas como con otros factores (e.g., parásitos o enfermedades), pudo haber afectado excepcionalmente a la reproducción del Cormorán Cuello Negro en Punta Loma causando este patrón.

En ambas temporadas, el éxito de volantones de las parejas que repusieron su nidada fue similar al de las parejas que tuvieron una sola puesta. Incluso otros parámetros reproductivos, tales como el tamaño de nidada o la pérdida de pichones, fueron también similares. Estos resultados podrían ser indicadores de la estabilidad de la fuente de alimento en un año determinado en los alrededores de Punta Loma. La importancia de la estabilidad y predictibilidad de la fuente de alimento para la capacidad de reponer y criar con éxito la nidada fue estudiada en otras aves marinas buceadoras (Hipfner 2001, Hipfner et

al. 2004). Por ejemplo, el éxito reproductivo de la segunda puesta del Mergulo Sombrío (*Ptychoramphus aleuticus*) que se reproduce en Isla Triángulo (Columbia Británica, EEUU) fue similar al de la primera puesta solo en aquellos años en los cuales la disponibilidad de alimento resultó estable durante toda la temporada (Hipfner et al. 2004). Es posible que la situación en Punta Loma sea similar y que en los años en que el alimento es estable no se observe una reducción del éxito reproductivo a lo largo de la temporada, mientras que en años malos, como 2002, las segundas puestas no sean exitosas. Sin embargo, además de las características de las fuentes de alimento, la vulnerabilidad de los nidos parece ser otro factor de importancia. Especies que nidifican en sitios más vulnerables (donde sus huevos están expuestos a caídas o predación) invertirían más en una segunda puesta que especies que nidifican en sitios más seguros (Hipfner et al. 2001). Incluso podría haber beneficios indirectos si la reposición actúa como una señal de la calidad de la hembra hacia su pareja, ya que las hembras que reponen tendrían una mayor probabilidad de permanecer en el mismo nido y con la misma pareja en futuras temporadas reproductivas (Hipfner et al. 1999). Experiencias realizadas en colonias del Ártico destacan también la importancia de la combinación entre la calidad parental y la fecha de puesta como determinantes del éxito reproductivo de las primeras y segundas puestas (Hipfner 1997). La evaluación de estos factores estuvo fuera de los alcances de este trabajo.

En síntesis, los resultados de este estudio indican que el Cormorán Cuello Negro en Punta Loma presenta una marcada asincronía en la puesta, un alto porcentaje de reposición de nidada, un éxito de volantones similar entre las parejas que reponen y las que no y una independencia entre el éxito reproductivo de las parejas y la fecha de puesta (al menos en algunas temporadas). Aunque existen distintas explicaciones para este patrón, no relacionadas con las características de la fuente de alimento, estas observaciones, sumadas al hecho de que el Cormorán Cuello Negro permanece todo el año en la colonia (Sapoznikow y Quintana 2005), presenta una alta fidelidad al sitio de nidificación (Sapoznikow y Quintana 2008), se alimenta básicamente de las mismas especies (Sapoznikow et al. 2009), utiliza las mismas áreas de alimentación e invierte el mismo esfuerzo de alimentación durante la época reproductiva y

no reproductiva (Sapoznikow 2006), constituyen una evidencia de la existencia y utilización de fuentes de alimento relativamente estables, aunque de baja disponibilidad, accesibilidad o contenido energético. Éste podría ser uno de los factores determinantes del patrón de distribución y abundancia de la especie, caracterizado por la existencia de numerosas colonias de tamaño reducido y una población total aproximada de solo 7000 parejas (Yorio et al. 1998, Frere et al. 2005) a lo largo de toda la costa patagónica de Argentina.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Wildlife Conservation Society, al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por haber financiado este proyecto. A Sapoznikow recibió una beca doctoral del CONICET para realizar este estudio. Estamos en deuda con E. Berrier, F. Márquez, Y. Idaszkin, R. Palacio, V. Osorio, S. Copello, S. Doldán, P. Blua, A. Gatto, M. Torres, S. Finochiaro, V. Peretti, P. Demarchi, N. Lisnizer, M. De Amo, M. A. Díaz, J. Rua, R. Vera y Ecocentro Puerto Madryn por su invaluable ayuda durante el trabajo de campo. Agradecemos especialmente la hospitalidad de los guardafaunas de la Reserva Provincial Punta Loma. El Organismo Provincial de Turismo y la Dirección Provincial de Fauna Silvestre de Chubut otorgaron los permisos necesarios para trabajar en la Reserva Provincial Punta Loma y el Centro Nacional Patagónico brindó el apoyo institucional para la realización de esta investigación. El Dr. Esteban Frere realizó aportes significativos a la versión preliminar de este manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- AEBISCHER NJ Y WANLESS S (1992) Relationship between colony size, adult non breeding and environmental conditions for Shags *Phalacrocorax aristotelis* on the Isle of May, Scotland. *Bird Study* 39:43–52
- ARNOLD TW (1993) Factors affecting re-nesting in American coots. *Condor* 95:273–281
- ARRIGHI AC Y NAVARRO JL (1998) Ecología reproductiva del Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en Isla Deseada (Santa Cruz, Argentina). *Hornero* 15:64–67
- BECKLEY LE (1985) Tide-pools fishes: recolonization after experimental elimination. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 85:287–295
- BOEKELHEIDE RJ Y AINLEY DG (1989) Age, resource availability and breeding effort in Brandt's Cormorant. *Auk* 106:389–401

- BOERSMA PD Y RYDER JP (1983) Reproductive performance and body condition of earlier and later nesting Ring-billed gulls. *Journal of Field Ornithology* 54:374–380
- BROWN KM Y MORRIS RD (1996) From tragedy to triumph: renesting in Ring-billed gulls. *Auk* 113:23–21
- COLLETTE BB (1986) Resilience of the fish assemblage in New England tide pools. *Fishery Bulletin* 84:200–204
- COSTA D, CROXALL JO Y DUCK CD (1989) Foraging energetics of Antarctic fur seals in relation to changes in prey availability. *Ecology* 70:596–606
- EMLEN S Y DEMONG N (1975) Adaptive significance of synchronized breeding in a colonial bird: a new hypothesis. *Science* 188:1029–1031
- FELDKAMP SD, DELONG RL Y ANTONELIS GA (1989) Diving patterns of California sea lions, *Zalophus californianus*. *Canadian Journal of Zoology* 67:872–883
- FRERE E Y GANDINI PA (2001) Aspects of the breeding biology of the Red-Legged Cormorant *Phalacrocorax gaimardi* on the Atlantic coast of South America. *Marine Ornithology* 29:67–70
- FRERE E, QUINTANA F Y GANDINI P (2005) Cormoranes de la costa patagónica: estado poblacional, ecología y conservación. *Hornero* 20:35–52
- GOCHFELD M (1980) Mechanisms and adaptive value of reproductive synchrony in colonial seabirds. Pp. 207–270 en: BURGUER J, OLLA BL Y WINN HE (eds) *Behavior of marine animals. Volume 4. Marine birds*. Plenum Press, Nueva York
- GONZÁLEZ MIRI LJ (1995) *Calidad de la dieta del Cormorán Real (Phalacrocorax albiventer) durante el ciclo reproductivo en la colonia de Punta León*. Tesis de Licenciatura, Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn
- GRAU CR (1996) Nutritional needs for egg formation in the shag *Phalacrocorax aristotelis*. *Ibis* 138:756–764
- GROSSMAN GD (1982) Dynamics and organization of a rocky intertidal fish assemblage: the persistence and resilience of taxocene structure. *American Naturalist* 119:611–637
- HARRIS MP (1979) Population dynamics of the Flightless cormorant, *Nannopterum harrisi*. *Ibis* 121:135–146
- HIPFNER JM (1997) The effects of parental quality and timing of breeding on the growth of nestling Thick-billed Murres. *Condor* 99:353–360
- HIPFNER JM (2001) Fitness-related consequences of relaying in an Arctic seabird: survival of offspring to recruitment age. *Auk* 118:1076–1080
- HIPFNER JM, CHARLETON K Y DAVIES WE (2004) Rates and consequences of relaying in Cassin's auklets *Ptychoramphus aleuticus* and Rhinoceros auklets *Cerorhinca monocerata* breeding in a seasonal environment. *Journal of Avian Biology* 35:224–236
- HIPFNER JM, GASTON AJ, MARTIN DL Y JONES IL (1999) Seasonal declines in replacement egg-layings in a long-lived Arctic seabird: costs of late breeding or variation in female quality? *Journal of Animal Ecology* 68:988–998
- HIPFNER JM, GASTON AJ Y STOREY AE (2001) Nest-site safety predicts the relative investment made in first and replacement eggs by two long-lived seabirds. *Oecologia* 129:234–242
- HUREAU JC (1970) Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bulletin de l'Institut Océanographique* 68:1–244
- INSTITUTE FOR STATISTICS AND MATHEMATICS (2009) *The R Project for statistical computing*. Institute for Statistics and Mathematics, WU Wirtschaftsuniversität Wien, Viena (URL: <http://www.r-project.org>)
- JOHNSGARD PA (1993) *Cormorants, darters and pelicans of the world*. Smithsonian Institution Press, Washington DC
- LACK D (1967) Interrelationships in breeding adaptations as shown by marine birds. Pp 3–42 en: SNOW DW (ed) *Proceedings of the XIV International Ornithological Congress*. Blackwell Scientific Publications, Oxford
- LIBENSON L (1997) Aspectos de la biología reproductiva de *Phalacrocorax magellanicus* y *P. albiventer* en el puerto de Comodoro Rivadavia (Chubut: Argentina). *Neotrópica* 43:73–77
- MALACALZA VE (1995) Aportes al conocimiento de la biología reproductiva de *Phalacrocorax magellanicus* (Aves: Phalacrocoracidae). *Neotrópica* 41:27–30
- MALACALZA VE, BERTELLOTTI NM Y PORETTI TI (1997) Variación estacional de la dieta de *Phalacrocorax magellanicus* en Punta Loma (Chubut, Argentina). *Neotrópica* 43:35–37
- MARTIN TE (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18:453–487
- MASSEY BW Y FANCHER JM (1989) Renesting by California Least Terns. *Journal of Field Ornithology* 60:350–357
- MCCULLAGH P Y NELDER JA (1989) *Generalized linear models*. Chapman and Hall, Londres
- MILONOFF M (1989) Can nest predation limit clutch size in precocial birds? *Oikos* 55:424–427
- MONAGHAN P (1996) Relevance of the behavior of the seabirds to the conservation of marine environments. *Oikos* 77:227–237
- MONAGHAN P, WALTON P, WANLESS S, UTTLEY JD Y BURNS MD (1994) Effects of prey abundance on the foraging behaviour, diving efficiency and time allocation of the breeding guillemots *Uria aalga*. *Ibis* 136:214–222
- MORENO J (1998) The determination of seasonal declines in breeding success in seabirds. *Etología* 6:17–31
- MORENO J, BARBOSA A, POTTI J Y MERINO S (1997) The effects of hatching date and parental quality on chick growth and creching age in the Chinstrap Penguin (*Pygoscelis antarctica*): a field experiment. *Auk* 114:47–54
- NILSSON JA (1994) Energetic bottle-necks during breeding and the reproductive cost of being too early. *Journal of Animal Ecology* 63:200–208

- NISBET ICT Y WELTON MJ (1984) Seasonal variation in breeding success of Common Tern: consequences of predation. *Condor* 86:53–60
- OLLASON JC Y DUNNET GM (1988) Variation in breeding success in fulmars. Pp. 263–278 en: CLUTTON-BROCK TH (ed) *Reproductive success*. Chicago University Press, Chicago
- PARSONS J (1975) Seasonal variation in the breeding success of the Herring Gull: an experimental approach to pre-fledging success. *Journal of Animal Ecology* 44:553–573
- PERRINS CM (1970) The timing of birds' breeding seasons. *Ibis* 112:242–255
- PIEROTTI R Y BELLROSE CA (1986) Proximate and ultimate causation of egg size and the "third-chick disadvantage" in the Western Gull. *Auk* 103:401–407
- PUNTA G Y SARAVIA J (1993) Distribución, abundancia y aspectos de la biología reproductiva del Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*) en la provincia del Chubut, Argentina. *Hornero* 13:295–298
- PUNTA GE, SARAVIA JRC Y YORIO PM (1993) The diet and foraging behavior of two Patagonian cormorants. *Marine Ornithology* 21:27–36
- PUNTA G, YORIO P Y 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 Bulletin* 115:307–315
- PUNTA G, YORIO P, HERRERA G Y SARAVIA J (2003b) Biología reproductiva de los cormoranes Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) y Cuello Negro (*P. magellanicus*) en el golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *Hornero* 18:103–111
- PUNTA G, YORIO P, SARAVIA J Y GARCÍA BORBOROGLU P (2003c) Breeding habitat requirements of the Imperial Cormorant and Rock Shag in central Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 26:176–183
- QUINTANA, E, YORIO P Y GARCÍA BORBOROGLU P (2002) Aspects of the breeding biology of the Neotropic Cormorant *Phalacrocorax olivaceus* at Golfo San Jorge, Argentina. *Marine Ornithology* 30:25–29
- SAPOZNIKOW A (2006) *Ecología reproductiva y trófica del Cormorán Cuello Negro (Phalacrocorax magellanicus) en relación a las características de su fuente de alimento*. Tesis Doctoral, Universidad de Buenos Aires, Buenos Aires
- SAPOZNIKOW A Y QUINTANA F (2005) Patrón de presencia en la colonia del Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*): ¿una evidencia del uso de fuentes de alimento predecibles y de baja estacionalidad? *Ornitología Neotropical* 17:95–103
- SAPOZNIKOW A Y QUINTANA F (2008) Colony and nest site fidelity of the Rock Shag (*Phalacrocorax magellanicus*). *Journal of Ornithology* 149:639–642
- SAPOZNIKOW A, QUINTANA F Y KUBA L (2009) Low seasonal variability in the diet of Rock Shags at a Patagonian colony of Argentina. *Emu* 109:1–5
- SCHREIBER EA (2002) Climate and weather effects on seabirds. Pp. 179–215 en: SCHREIBER EA Y BURGER J (eds) *Biology of marine birds*. CRC Press, Boca Ratón
- STOREY AE (1987) Adaptations for marsh nesting in Common and Forster's Terns. *Canadian Journal of Zoology* 65:1417–1420
- SVENSSON E (1997) Natural selection on avian breeding time: casuality, fecundity-dependent and fecundity-independent selection. *Evolution* 51:1276–1283
- VAN TETS GF (1965) A comparative study of some social communication patterns in the Pelecaniformes. *Ornithological Monographs* 2:1–88
- WANLESS S, GREMILLET D Y HARRIS MP (1998) Foraging activity and performance of Shags *Phalacrocorax aristotelis* in relation to environmental characteristics. *Journal of Avian Biology* 29:49–54
- WANLESS S Y HARRIS MP (1988) The importance of relative laying date on breeding success of the Guillemot *Uria aalga*. *Ornis Scandinavica* 19:205–211
- WHITE SC, ROBERTSON WB Y RICKLEFS RE (1976) The effect of hurricane Agnes on growth and survival of tern chicks in Florida. *Bird-Banding* 47:54–71
- YORIO P, FRERE E, GANDINI P Y HARRIS G (1998) *Atlas de la distribución reproductiva de aves marinas en el litoral patagónico argentino*. Fundación Patagonia Natural y Wildlife Conservation Society, Buenos Aires