

VARIACIÓN INTER E INTRAESPECÍFICA DEL CICLO RESPIRATORIO DURANTE LAS INMERSIONES EN TRES ESPECIES DE CORMORANES PATAGÓNICOS

M. VALERIA RETANA^{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 Blvd., Bronx, Nueva York, NY 10460, EEUU.

³ retana@cenpat.edu.ar

RESUMEN.— En tres sitios de nidificación ubicados en la costa patagónica de Argentina (Punta Loma, Caleta Malaspina y Puerto Deseado) se estudió en forma comparada la variación inter e intraespecífica de la relación entre la duración de los buceos y los intervalos de recuperación en superficie de tres especies de cormoranes: el Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*), el Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*) y el Cormorán Gris (*Phalacrocorax gaimardi*). El Cormorán Imperial presentó la mayor capacidad de buceo, tanto en términos de valor promedio como máximo de duración de buceo. Las duraciones de buceo promedio observadas en el Cormorán Cuello Negro y en el Cormorán Gris fueron similares entre sí y un 55% y 74% inferiores a los del Cormorán Imperial, respectivamente. Los intervalos de recuperación en superficie difirieron entre especies y presentaron un patrón similar al observado en la duración del buceo. Si bien el intervalo de recuperación en superficie aumentó linealmente en relación a la duración del buceo en las tres especies, se observó una marcada variación intraespecífica al analizar las distintas colonias de Cormorán Cuello Negro. En el Cormorán Imperial el intervalo de recuperación en superficie aumentó en función de la duración del buceo a una tasa entre cinco y ocho veces mayor a la registrada en las otras dos especies. La existencia de diferencias inter e intraespecíficas en la relación entre ambas variables resultó dependiente de la localidad estudiada, respondiendo posiblemente a las características ecológicas y ambientales de las áreas marinas adyacentes a las colonias donde los cormoranes se alimentan.

PALABRAS CLAVE: buceo, ciclo respiratorio, cormoranes, Patagonia.

ABSTRACT. INTER- AND INTRASPECIFIC VARIATION OF THE BREATHING CYCLE DURING DIVING IN THREE SPECIES OF PATAGONIAN CORMORANTS.— In three nesting sites of the Patagonian coast of Argentina (Punta Loma, Caleta Malaspina and Puerto Deseado) we performed a comparative study of inter- and intraspecific variation of the relationship between dive duration and intervals at surface in three species of Patagonian cormorants: the Imperial Shag (*Phalacrocorax atriceps*), the Rock Shag (*Phalacrocorax magellanicus*) and the Red-Legged Shag (*Phalacrocorax gaimardi*). The Imperial Shag presented the highest diving capacity in terms of mean and maximum dive duration. The mean dive duration of the Rock Shag and the Red-Legged Shag were similar, and were 55% and 74% lower than that of Imperial Shag, respectively. Intervals at surface differed among species and showed a pattern similar to the observed for dive duration. Although intervals at surface increased linearly with dive duration in the three species, we observed a marked intraspecific variation when analyzing different colonies for the Rock Shag. The Imperial Shag increased intervals at surface in relation to dive duration to a rate between five and eight times higher than the other two species. Inter and intraspecific differences in the relationship between these variables were dependent on the studied locality, likely in response to the ecological and environmental characteristics of the marine areas exploited by the birds to feed.

KEY WORDS: breathing cycle, cormorants, dive, Patagonia.

Recibido 11 junio 2009, aceptado 28 diciembre 2009

Los cormoranes son aves buceadoras que se propulsan bajo el agua con sus patas (Ashmole 1971), alimentándose de peces e invertebrados en aguas costeras de poca profundidad

(Johnsgard 1993). En general, los patrones de buceo de los cormoranes y de otras aves marinas están determinados por una amplia variedad de factores ambientales, entre los

cuales se encuentran la batimetría del área, la visibilidad, la temperatura del agua y la topografía del fondo. Estos factores condicionan la distribución, abundancia y tipo de presas disponibles, lo que a su vez determina el comportamiento de buceo de las aves (Wilson y Wilson 1988, Wilson et al. 1992, Monaghan et al. 1994, Wanless et al. 1995, 1998, Grémillet et al. 1996, Grémillet y Wilson 1999).

Las capacidades fisiológicas propias de cada especie e individuo juegan también un papel importante en la determinación del comportamiento de buceo. Esta limitación fisiológica está relacionada con la capacidad de almacenar oxígeno en tejidos y pulmones y con la tasa a la cual el oxígeno es consumido (Kooyman 1989). De esta forma, es de esperar que, entre especies emparentadas, aquellas con mayor tamaño corporal tengan una mayor capacidad de almacenamiento de oxígeno y, por lo tanto, que puedan permanecer más tiempo sumergidas que especies de menor tamaño (Butler y Jones 1982, Kooyman 1989). El tiempo que las aves pueden pasar debajo del agua alimentándose está determinado por el tiempo que pueden permanecer en apnea, lo que depende de la cantidad de oxígeno disponible en la sangre y los tejidos,

dependiente a su vez del tiempo transcurrido en superficie reponiendo las reservas de oxígeno (Kooyman y Gentry 1986). En consecuencia, para todos los buceadores aeróbicos se espera que la duración del buceo esté positivamente relacionada con el tiempo que pasan en superficie almacenando oxígeno (Dewar 1924, Cooper 1986).

Aunque tanto el comportamiento de buceo como la relación entre la duración de las inmersiones y los intervalos en superficie han sido estudiados en varias especies de cormoranes (e.g., Stonehouse 1967, Lalas 1983, Croxall et al. 1991, Wanless y Harris 1991, Hustler 1992, Kato et al. 1992), la mayoría de los trabajos describen ambos aspectos para una única especie y en una colonia particular, mientras que en muy pocos se estudian las variaciones intraespecíficas de esos parámetros y las diferencias entre especies (e.g., Cooper 1986, Wilson y Wilson 1988). En este trabajo se analiza la variación inter e intraespecífica de la relación entre la duración de los buceos y los intervalos de recuperación en superficie de tres especies simpátricas de cormoranes patagónicos: el Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*), el Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*) y el Cormorán Gris (*Phalacrocorax gaimardi*).

MÉTODOS

El análisis general del comportamiento de buceo y de la relación entre la duración de las inmersiones y los tiempos de recuperación en superficie se efectuó en base a 18117 buceos realizados por 46 individuos adultos de las tres especies de cormorán durante 343 viajes de alimentación (Tabla 1). Para el Cormorán Cuello Negro y el Cormorán Gris la información fue obtenida mediante técnicas de radiotelemetría (Quintana 1999, 2001, Frere et al. 2002, 2008, Quintana et al. 2002, Sapoznikow y Quintana 2003), en tanto que para el Cormorán Imperial se obtuvo utilizando registradores electrónicos de duración y profundidad de buceo (Wilson y Quintana 2004, Quintana et al. 2007).

Los datos fueron obtenidos durante las temporadas reproductivas (noviembre-diciembre) de 1996–1999 y 2001, en tres localidades de la costa patagónica: Punta Loma (42°49'S, 64°53'O) y Caleta Malaspina (45°10'S, 66°30'O), ambas en la provincia de Chubut, y Puerto

Tabla 1. Datos de buceos de Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*), Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) y Cormorán Gris (*Phalacrocorax gaimardi*) en Punta Loma y Caleta Malaspina (provincia de Chubut), y Puerto Deseado (provincia de Santa Cruz) analizados en este trabajo.

	Año	Número de buceos	Número de individuos
Cormorán Cuello Negro			
Punta Loma ^a	1996	4808	6
Punta Loma ^a	1997	6227	4
Caleta Malaspina ^b	1998	1409	8
Puerto Deseado ^c	1999	1308	8
Cormorán Imperial			
Caleta Malaspina ^d	2001	2231	14
Cormorán Gris			
Puerto Deseado ^e	1999	2134	6

^a Quintana (1999, 2001), Quintana et al. (2002).

^b Quintana et al. (2002), Sapoznikow y Quintana (2003).

^c Frere et al. (2008).

^d Wilson y Quintana (2004), Quintana et al. (2007).

^e Frere et al. (2002)

Tabla 2. Valores promedio (\pm DE) de la duración del buceo (entre paréntesis, duración máxima registrada), de la duración de los intervalos de recuperación en superficie y de la eficiencia de buceo del Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*), del Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) y del Cormorán Gris (*Phalacrocorax gaimardi*) en Punta Loma y Caleta Malaspina (provincia de Chubut), y Puerto Deseado (provincia de Santa Cruz).

	Año	Buceo (s)	Intervalo en superficie (s)	Eficiencia de buceo
Cormorán Cuello Negro				
Punta Loma	1996	46.3 \pm 6.7 (175)	16.4 \pm 4.5	2.9 \pm 0.7
Punta Loma	1997	48.7 \pm 7.2 (137)	14.6 \pm 3.1	3.4 \pm 0.7
Caleta Malaspina	1998	46.1 \pm 16.0 (94)	23.9 \pm 12.6	2.4 \pm 1.1
Puerto Deseado	1999	39.3 \pm 7.9 (75)	13.4 \pm 3.9	3.0 \pm 0.4
Total		46.9 \pm 12.8 (175)	14.3 \pm 9.5	2.9 \pm 0.8
Cormorán Imperial				
Caleta Malaspina	2001	103.9 \pm 24.4 (280)	186.9 \pm 72.7	0.6 \pm 0.2
Cormorán Gris				
Puerto Deseado	1999	26.9 \pm 2.3 (77)	9.4 \pm 0.8	2.9 \pm 0.3

Deseado (47°45'S, 65°56'O), en la provincia de Santa Cruz (Tabla 1). Estas tres localidades del litoral patagónico de Argentina se encuentran separadas entre sí por aproximadamente 300 km.

Para el cálculo de los estadísticos descriptivos de las variables estudiadas se determinó la existencia de diferencias significativas entre individuos por medio de la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, usando un nivel de significancia de 0.05 (Conover 1999). Cuando no se encontraron diferencias entre individuos de una misma especie y localidad, los datos fueron agrupados, mientras que cuando las diferencias fueron significativas se calculó un promedio de los valores promedio para cada variable. Cuando fue necesario, las diferencias observadas fueron analizadas utilizando contrastes no paramétricos. La eficiencia de buceo fue estimada como el cociente entre el promedio de la duración de los buceos y el promedio de los tiempos de recuperación en superficie (Dewar 1924) de cada uno de los turnos de buceo realizados durante los viajes de alimentación. Se considera como un turno de buceo a una secuencia continua de buceos e intervalos de recuperación en superficie realizados por el individuo desde que entra al mar hasta que retorna a la colonia (Casaux 2004). En el caso particular del Cormorán Cuello Negro y del Cormorán Gris, el patrón general de buceo consiste en una serie ininte-

rrumpida de inmersiones prolongadas intercaladas con breves intervalos de recuperación en superficie, por lo que cada viaje de alimentación está constituido por una única secuencia o turno de buceo. Para las tres especies se descartaron del análisis los intervalos prolongados en superficie (i.e., aquellos en los que las aves podrían estar realizando otras actividades no necesariamente relacionadas con el ciclo respiratorio), según la metodología descrita en Quintana (1999), Frere et al. (2002) y Quintana et al. (2002), entre otros.

Para cada especie y en cada localidad se calculó el promedio (\pm DE) del intervalo de recuperación en superficie correspondiente a intervalos de buceo de cinco segundos. A partir de estos datos se realizaron Análisis de Regresión y Análisis de Correlación para determinar la relación existente y el grado de asociación entre ambas variables. Las pendientes de las rectas obtenidas se compararon con un Análisis de Paralelismo, utilizando el estadístico *F*. La comparación de los coeficientes de correlación se efectuó con el estadístico *Z* cuando eran solo dos coeficientes y con el estadístico χ^2 cuando eran más de dos (Paul 1988, Zar 1996). Cuando se observaron diferencias significativas entre pendientes o entre coeficientes de correlación se realizaron pruebas de comparación de a pares con contrastes de Tukey (Zar 1996). En todos los casos se consideró como límite de confianza el 5%.

RESULTADOS

La duración del buceo, el intervalo de recuperación en superficie y la eficiencia de buceo del Cormorán Cuello Negro fueron similares en las tres colonias ($H_{3,26} = 4.53$, $H_{3,26} = 5.80$ y $H_{3,26} = 4.40$ para cada variable, respectivamente, $P > 0.05$; Tabla 2).

La duración del buceo fue diferente en las tres especies ($H_{2,46} = 35.57$, $P < 0.0001$), presentando el Cormorán Imperial los valores

promedio y máximo más altos (Tabla 2). El Cormorán Cuello Negro y el Cormorán Gris permanecieron, en promedio, 55% y 74% menos tiempo sumergidos que el Cormorán Imperial ($P < 0.0001$). A su vez, los valores observados para el Cormorán Cuello Negro fueron similares a los del Cormorán Gris ($P > 0.05$).

Los intervalos de recuperación en superficie también difirieron entre especies ($H_{2,46} = 33.80$, $P < 0.0001$), observándose un patrón similar

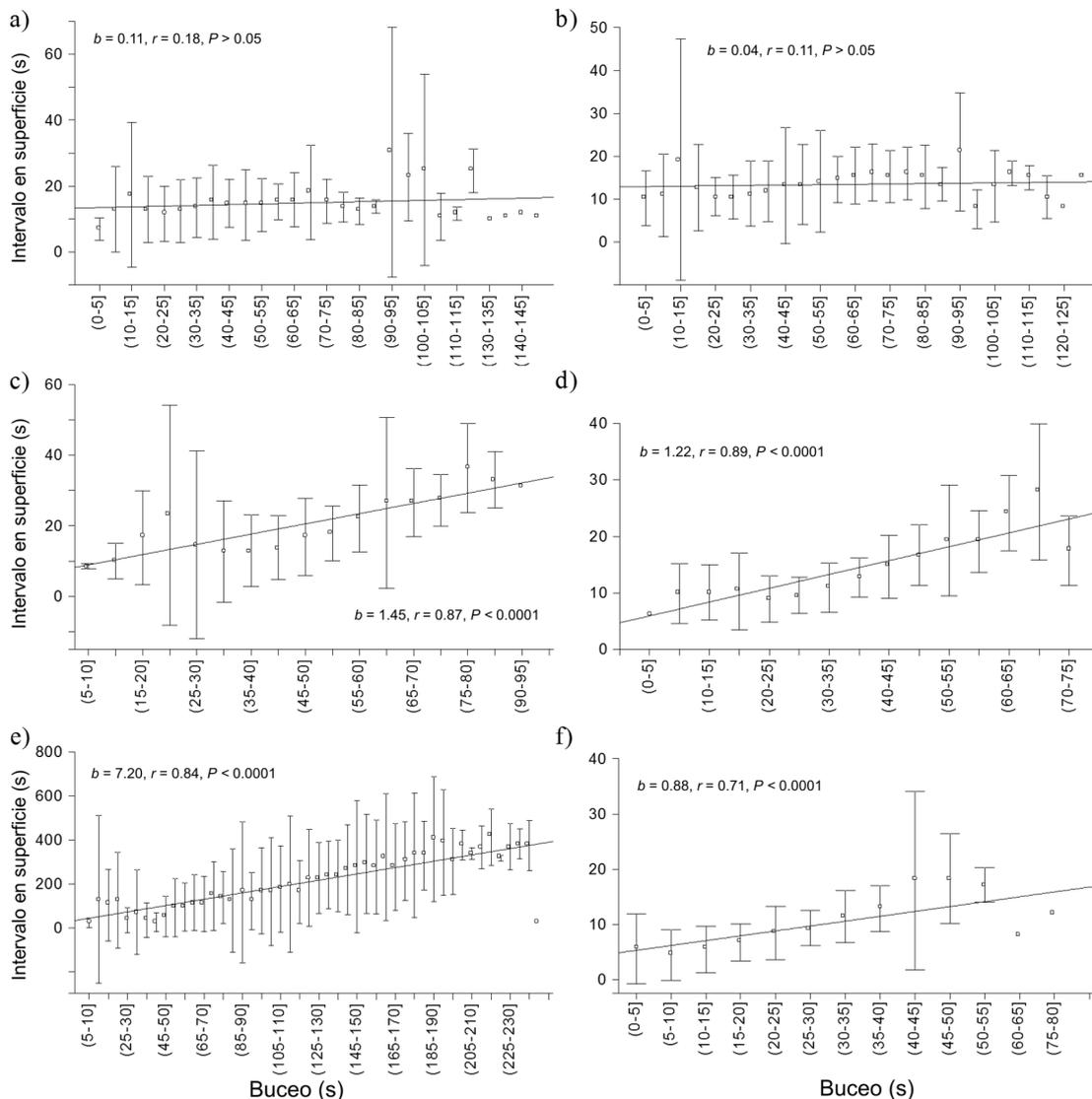


Figura 1. Relación entre la duración del buceo y la duración de los intervalos de recuperación en superficie (a) del Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*) en Punta Loma, Chubut, en 1996, (b) del Cormorán Cuello Negro en Punta Loma en 1997, (c) del Cormorán Cuello Negro en Caleta Malaspina, Chubut, (d) del Cormorán Cuello Negro en Puerto Deseado, Santa Cruz, (e) del Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en Caleta Malaspina, y (f) del Cormorán Gris (*Phalacrocorax gaimardi*) en Puerto Deseado. Se presentan los valores promedio \pm DE y la pendiente (b), coeficiente de correlación (r) y valor P estimados.

al de la duración de los buceos (Tabla 2). El valor observado en el Cormorán Imperial fue 92% y 95% mayor que los del Cormorán Cuello Negro y el Cormorán Gris, respectivamente ($P < 0.0001$). El tiempo de recuperación en superficie del Cormorán Cuello Negro fue similar al del Cormorán Gris ($P > 0.05$).

La eficiencia de buceo difirió entre especies ($H_{2,46} = 25.21, P < 0.0001$; Tabla 2). Los valores registrados en el Cormorán Cuello Negro y el Cormorán Gris fueron similares ($P > 0.05$) y marcadamente superiores a los del Cormorán Imperial ($P < 0.0001$).

Excepto en el caso del Cormorán Cuello Negro en Punta Loma durante las dos temporadas estudiadas, en las tres especies la duración de los intervalos de recuperación en superficie se incrementó linealmente con la duración de los buceos (Fig. 1). Las tasas de incremento observadas (i.e., las pendientes) en la colonia de Punta Loma fueron extremadamente bajas ($P > 0.05$) y ambas variables no estuvieron correlacionadas ($P > 0.05$). En el resto de los casos las pendientes fueron significativas ($P < 0.0001$) y la correlación entre las variables también resultó significativa ($P < 0.0001$).

Aunque tanto en Caleta Malaspina como en Puerto Deseado la duración de los intervalos de recuperación en superficie se incrementó linealmente con la duración de los buceos, las tasas a las que dichos incrementos se produjeron difirieron entre colonias, siendo significativamente mayores en Caleta Malaspina que en Puerto Deseado ($F_{1,28} = 5.65, P = 0.024$; Fig. 1). Los incrementos fueron significativamente mayores en el Cormorán Imperial que en el Cormorán Cuello Negro y el Cormorán Gris ($F_{3,85} = 201.19, P = 0.0017$), mientras que las tasas de incremento observadas en estas dos especies en Puerto Deseado fueron similares ($F_{1,24} = 0.66, P > 0.05$).

DISCUSIÓN

De las tres especies estudiadas, el Cormorán Imperial fue la que realizó inmersiones más prolongadas. En los buceadores bentónicos la duración del buceo está estrechamente relacionada con la profundidad (Wilson y Wilson 1988). De hecho, las profundidades máximas de buceo reportadas para el Cormorán Imperial (Wilson y Quintana 2004, Quintana et al. 2007) fueron 40–115% mayores que las registradas en el Cormorán Cuello Negro (Quin-

tana 1999, Quintana et al. 2002), en el Cormorán Gris (Frere et al. 2002) e incluso en el Biguá (*Phalacrocorax olivaceus*) (Quintana et al. 2004). Además, datos de buceo obtenidos con registradores de máxima profundidad mostraron que el promedio de las profundidades máximas alcanzadas por el Cormorán Imperial es significativamente mayor que el registrado en el Cormorán Cuello Negro en el mismo sitio de nidificación (Punta et al. 2003). Los intervalos promedio de recuperación en superficie mostraron el mismo patrón que las duraciones del buceo, siendo 8 y 21 veces mayores en el Cormorán Imperial que en el Cormorán Cuello Negro y el Cormorán Gris, respectivamente. Estas dos especies presentaron duraciones de buceo mayores que los intervalos de recuperación en superficie (unas tres veces mayores), tal como fuera observado en otros cormoranes (e.g., *Phalacrocorax melanoleucus*, *Phalacrocorax carbo* y *Phalacrocorax varius*; ver revisiones en Cooper 1986, Lea et al. 1996). Por el contrario, el Cormorán Imperial mostró intervalos en superficie casi dos veces mayores que las duraciones de buceo. Este mismo patrón fue reportado en otras localidades para ésta y otras especies tales como *Phalacrocorax aristotelis*, *Phalacrocorax melanoleucus* y *Phalacrocorax capillatus* (Croxall et al. 1991, Kato et al. 1992, Wanless et al. 1993, Watanuki et al. 1996). El Cormorán Imperial mostró una tasa de incremento del intervalo en superficie en función de la duración de los buceos cinco y ocho veces mayor que la del Cormorán Cuello Negro y el Cormorán Gris, respectivamente. Esta parece ser una respuesta al esfuerzo realizado al bucear a mayores profundidades. Así, al aumentar considerablemente la profundidad de buceo y, por consiguiente, la duración de las inmersiones, los tiempos de recuperación en superficie deben ser más prolongados para poder recuperar las reservas de oxígeno. Wanless et al. (1993) indicaron que los buceos prolongados en aguas profundas requieren mayores períodos en superficie recuperando oxígeno que los buceos en aguas someras y, además, sugirieron que el costo energético de los buceos a mayores profundidades es mayor que el de los buceos en aguas poco profundas. Croxall et al. (1991) observaron que el Cormorán de Georgia (*Phalacrocorax georgianus*) realiza tanto buceos someros como profundos, y encontraron que en buceos realizados a menos de 21 m de profundidad no existe relación entre las variables de buceo, mientras

que en buceos a mayores profundidades la relación es significativa.

Dentro de un mismo grupo, se espera que las especies con tamaños corporales mayores presenten una mayor capacidad de almacenamiento de oxígeno y, por lo tanto, puedan permanecer mayor tiempo sumergidas (Butler y Jones 1982, Kooyman 1989). Cooper (1986), en una revisión de los patrones de buceo de 19 especies de cormoranes, encontró que la eficiencia, la duración y la profundidad de buceo están altamente relacionadas con la masa corporal. Los resultados obtenidos en este trabajo apoyan esta idea general, dado que la más grande de las tres especies estudiadas, el Cormorán Imperial (aproximadamente 2.5 kg; Svagelj y Quintana 2007), presentó mayor capacidad de buceo que las otras dos especies, de menor peso y tamaño (1.3–1.4 kg; Quintana et al. 2003).

Aunque en las tres especies el intervalo en superficie aumentó linealmente con la duración del buceo, dicho patrón no fue observado en todas las localidades en que se estudió al Cormorán Cuello Negro. Las pendientes de las rectas correspondientes a la relación entre la duración del buceo y el intervalo en superficie correspondientes al Cormorán Cuello Negro en Punta Loma resultaron al menos 11 veces inferiores a las observadas para esta especie en las otras dos localidades de estudio. Por su parte, la existencia de diferencias interespecíficas en la relación entre estas dos variables resultó dependiente de la localidad estudiada o, más precisamente, de las características ecológicas y ambientales de las áreas marinas adyacentes a las colonias donde las aves se alimentan. En la colonia de Puerto Deseado, las tasas de incremento y las correlaciones entre ambas variables fueron similares para el Cormorán Cuello Negro y el Cormorán Gris. Esta misma similitud se encontró en la colonia de Caleta Malaspina, entre el Cormorán Cuello Negro y el Cormorán Imperial.

Como se mencionó anteriormente, los patrones de buceo de las aves se encuentran influenciados por diversos factores ambientales (ver ejemplos en Dewar 1924, Wilson y Wilson 1988, Ydenberg y Forbes 1988, Croxall et al. 1991, Monaghan et al. 1994). La identificación precisa del factor (o los factores) responsable de estas diferencias y similitudes no es posible con los resultados obtenidos en este trabajo. Sin embargo, la profundidad de

las áreas de alimentación en las distintas colonias podría ser uno de los factores clave. Wilson y Wilson (1988) encontraron que el comportamiento de buceo de los cormoranes es altamente dependiente del ambiente y mencionan a la profundidad como uno de los factores responsables de las duraciones de los buceos y del tiempo de permanencia en el fondo. Estudios previos indican que las profundidades de las áreas de alimentación del Cormorán Cuello Negro en Caleta Malaspina son significativamente superiores a las que utiliza la misma especie en Punta Loma (Quintana et al. 2002). Por ello, la tasa de incremento de los intervalos en superficie resultaría mayor cuando los cormoranes bucean más profundo. Resultados recientes (Frere et al. 2008) muestran que el Cormorán Cuello Negro en las colonias de Caleta Malaspina y Puerto Deseado se alimentan en aguas de profundidades similares (o levemente más profundas en Puerto Deseado). Sin embargo, los altos coeficientes de correlación reportados para el Cormorán Cuello Negro en Puerto Deseado podrían ser consecuencia de cambios del patrón de alimentación de la especie al reproducirse en simpatria con una especie de similares requerimientos ecológicos como es el Cormorán Gris (ver Frere et al. 2005). De hecho, Frere et al. (2008) encontraron que el Cormorán Cuello Negro en Caleta Malaspina, en donde no se reproduce en simpatria con el Cormorán Gris, presenta un rango de alimentación más acotado y realiza viajes de alimentación más cortos que cuando se reproduce en simpatria con el Cormorán Gris en Puerto Deseado.

Aunque para algunas especies de aves marinas buceadoras (particularmente pingüinos) se observó que algunos parámetros del buceo dependen del ambiente en el que las aves se alimentan, en la mayoría de los estudios la relación específica entre la duración del buceo y el intervalo de recuperación en superficie ha sido analizada en forma general y considerada como una característica especie-específica. Este trabajo muestra que la existencia de variaciones intraespecíficas debe ser considerada, e incluso que las variaciones interespecíficas pueden verse atenuadas en función de las características de las áreas marinas en donde las aves se alimentan. Además, planteos alternativos a la relación lineal entre la duración de los buceos y de los intervalos de recuperación en superficie no han sido suficientemente

explorados. Wanless et al. (1993) encontraron en el Cormorán Europeo (*Phalacrocorax aristotelis*) una relación exponencial entre el tiempo de recuperación en superficie y la duración del buceo. Más recientemente, Wilson y Quintana (2004) encontraron que los ajustes no lineales eran mejores indicadores de la relación entre estas variables para el Cormorán Imperial en una determinada colonia. Finalmente, los resultados obtenidos en este trabajo muestran una marcada variabilidad en la relación de estas dos variables, tanto inter como intraespecífica. Dicha variabilidad restringe las generalizaciones previamente propuestas para las especies de cormoranes e indica que deberían ser considerados otros niveles de análisis más complejos de esta relación.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- ASHMOLE NP (1971) Seabird ecology and the marine environment. Pp. 223–286 en: FARNER DS Y KING JR (eds) *Avian biology. Volume 1*. Academic Press, Nueva York
- BUTLER PJ Y JONES DR (1982) The comparative physiology of diving in vertebrates. *Advances in Comparative Physiology and Biochemistry* 8:179–364
- CASAUX R (2004) Diving patterns in the Antarctic Shag. *Waterbirds* 27:382–387
- CONOVER WJ (1999) *Practical nonparametric statistics*. John Wiley y Sons, Nueva York
- COOPER J (1986) Diving patterns of cormorants Phalacocoracidae. *Ibis* 128:562–570
- CROXALL JP, NAITO Y, KATO A, ROTHERY P Y BRIGGS DR (1991) Diving patterns and performance in the antarctic blue-eyed shag *Phalacrocorax atriceps*. *Journal of Zoology* 225:177–199
- DEWAR JM (1924) *The bird as a diver*. Witherby, Londres
- FRERE E, QUINTANA F Y GANDINI P (2002) Diving behavior of the Red-legged cormorant in southeastern Patagonia, Argentina. *Condor* 104:440–444
- FRERE E, QUINTANA F Y GANDINI P (2005) Cormoranes de la costa patagónica: estado poblacional, ecología y conservación. *Hornero* 20:35–52
- FRERE E, QUINTANA F, GANDINI P Y WILSON R (2008) Foraging behavior and habitat partitioning of two sympatric cormorants in Patagonia, Argentina. *Ibis* 150:558–564
- GRÉMILLET D, ARGENTIN G, SCHULTE B Y CULIK BM (1996) Flexible foraging techniques in breeding cormorants *Phalacrocorax carbo* and *Phalacrocorax aristotelis*: benthic or pelagic feeding? *Ibis* 140:113–119
- GRÉMILLET D Y WILSON R (1999) A life in the fast lane: energetics and foraging strategies of the great cormorant. *Behavioral Ecology* 10:516–524
- HUSTLER K (1992) Buoyancy and its constraints on the underwater foraging behaviour of Reed Cormorants *Phalacrocorax africanus* and Darters *Anhinga melanogaster*. *Ibis* 134:229–236
- JOHNSGARD PA (1993) *Cormorants, darters and pelicans of the world*. Smithsonian Institution Press, Washington DC
- KATO A, CROXALL JP, WATANUKI Y Y NAITO Y (1992) Diving patterns and performance in male and female blue-eyed cormorants *Phalacrocorax atriceps* in South Georgia. *Marine Ornithology* 19:117–129
- KOOYMAN GL (1989) *Diverse divers: physiology and behavior*. Springer-Verlag, Berlín
- KOOYMAN GL Y GENTRY RL (1986) Diving behavior of South African fur seals. Pp. 142–152 en: GENTRY RL Y KOOYMAN GL (eds) *Fur seals: maternal strategies on land and at sea*. Princeton University Press, Princeton
- LALAS C (1983) *Comparative feeding ecology of New Zealand marine shags (Phalacrocoracidae)*. Tesis doctoral, University of Otago, Dunedin
- LEA SEG, DALEY C, BODDINGTON P Y MORISON V (1996) Diving patterns in shags and cormorants (*Phalacrocorax*): tests of an optimal breeding model. *Ibis* 138:391–398
- MONAGHAN P, WALTON P, WANLESS S, UTTLEY JD Y BURNS MD (1994) Effects of prey abundance on the foraging behavior, diving efficiency and time allocation of breeding Guillemots (*Uria aalga*). *Ibis* 136:214–222
- PAUL SR (1988) Estimation of and testing significance for a common correlation. *Communications in Statistics – Theory and Methods* 17:39–53
- PUNTA G, YORIO P Y HERRERA G (2003) Temporal patterns in the diet and food partitioning in Imperial cormorants (*Phalacrocorax atriceps*) and Rock shags (*P. magellanicus*) breeding at Bahía Bustamante, Argentina. *Wilson Bulletin* 115:308–316
- QUINTANA F (1999) Diving behavior of Rock shags at a Patagonian colony of Argentina. *Waterbirds* 22:466–471
- QUINTANA F (2001) Foraging behaviour and feeding locations of Rock shags *Phalacrocorax magellanicus* from a colony in Patagonia, Argentina. *Ibis* 143:547–553
- QUINTANA F, MORELLI F Y BENEDETTI Y (2002) Buceo eficiente en aguas poco profundas: comportamiento de buceo y patrón de alimentación del Cormorán Cuello Negro, *Phalacrocorax magellanicus*, en dos colonias de la costa patagónica. *Ecología Austral* 12:19–28
- QUINTANA F, UHART M, SOMOZA G, CASSARÁ C, GANDINI P Y FRERE E (2003) Sex determination of adult rock shags by molecular sexing and morphometric parameters. *Journal of Field Ornithology* 74:370–375
- QUINTANA F, WILSON R Y YORIO P (2007) Dive depth and plumage air in wettable birds: the extraordinary case of the imperial cormorant. *Marine Ecology Progress Series* 334:299–310

- QUINTANA F, YORIO P, LISNIZER N, GATTO A Y SORIA G (2004) Diving behavior and foraging areas of the neotropic cormorant at a marine colony in Patagonia, Argentina. *Wilson Bulletin* 116:83–88
- SAPOZNIKOW A Y QUINTANA F (2003) Foraging behavior and feeding locations of Imperial cormorants and Rock shags breeding sympatrically in Patagonia, Argentina. *Waterbirds* 26:184–191
- STONEHOUSE B (1967) Feeding behaviour and diving rhythms of some New Zealand shags, Phalacrocoracidae. *Ibis* 109:600–605
- SVAGELJ SW Y QUINTANA F (2007) Sexual size dimorphism and determination by morphometric measurements in breeding Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*). *Waterbirds* 30:97–102
- WANLESS S, CORFILED T, HARRIS MP, BUCKLAND ST Y MORRIS JA (1993) Diving behavior of the shag (*Phalacrocorax aristotelis*) in relation to water depth and prey size. *Journal of Zoology* 216:73–81
- WANLESS S, GRÉMILLET 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 (1991) Diving patterns of full-grown and juvenile Rock shags. *Condor* 93:44–48
- WANLESS S, HARRIS MP Y MORRIS JA (1995) Factors affecting daily activity budgets of South Georgian shags during chick rearing at Bird Island, South Georgia. *Condor* 97:550–558
- WATANUKI Y, KATO A Y NAITO Y (1996) Diving performance of males and females Japanese Cormorants. *Canadian Journal of Zoology* 74:1098–1109
- WILSON RP, HUSTLER K, RYAN PG, BURGER A Y NÖLDEKE EC (1992) Diving birds in cold water: do Archimedes and Boyle determine energetic costs? *American Naturalist* 140:179–200
- WILSON RP Y QUINTANA F (2004) Surface pauses in relation to dive duration in Imperial cormorants; how much time for a breather? *Journal of Experimental Biology* 207:1789–1796
- WILSON RP Y WILSON MPT (1988) Foraging behaviour in four sympatric cormorants. *Journal of Animal Ecology* 57:943–955
- YDENBERG RC Y FORBES LS (1988) Diving and foraging in the Western Grebe. *Ornis Scandinavica* 19:129–133
- ZAR JH (1996) *Biostatistical analysis*. Tercera edición. Prentice-Hall, Upper Saddle River