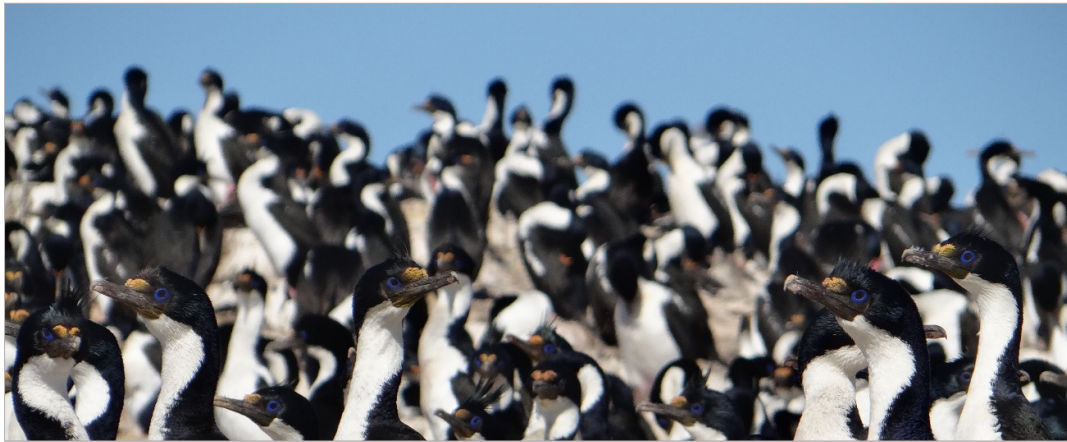




Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche

Variabilidad en el nicho trófico del Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*) en las costas de la provincia de Chubut



Lic. Cynthia Ibarra

Director: **Dr. Pablo Yorio**

Centro Para el Estudios de Sistemas Marinos, CONICET
Tesis presentada para optar por el título de Doctora en Biología

2023

*A Maride y Mauricio,
por transmitirme la admiración por la Naturaleza*

Índice de contenido

Agradecimientos	5
Resumen.....	8
Summary	11
Capítulo I: Introducción General	14
1.1 Especie de estudio.....	16
Distribución reproductiva en las costas de la Patagonia Argentina.....	17
Ciclo reproductivo	18
Ecología alimentaria	18
Interacciones con actividades humanas	20
1.2 Áreas de estudio.....	20
1.3 Objetivo General	24
Objetivos Específicos.....	24
1.4 Estructura de la tesis	24
Capítulo II: Patrones de segregación sexual en el uso de recursos tróficos del Cormorán Imperial durante el periodo reproductivo	26
2.1 Introducción	27
2.2 Métodos	29
2.2.1 Diseño de muestreo	29
2.2.2 Manipulación y sexado de individuos	29
2.2.3 Análisis convencional de la dieta	31
2.2.4 Análisis de nicho isotópico	36
2.3 Resultados	40
2.3.1 Composición de la dieta en hembras y machos.....	40
2.3.2 Nicho isotópico en hembras y machos	54
2.4 Discusión	58
2.5 Anexo.....	64
Capítulo III: Variación temporal en el nicho trófico del Cormorán Imperial durante el periodo reproductivo en la colonia de Punta León.....	66
3.1 Introducción	67
3.2 Metodología	69
3.2.1 Análisis convencional de la dieta	69
3.2.2 Análisis del nicho isotópico	72

3.3 Resultados	73
3.3.1 Cambios en la composición de la dieta entre las etapas del ciclo reproductivo	73
3.3.2 Cambios en el nicho isotópico entre los periodos del ciclo reproductivo	84
3.4 Discusión	90
Capítulo IV: Diferencias entre hembras y machos de Cormorán Imperial en múltiples dimensiones del nicho trófico	94
3.1 Introducción	95
4.2 Métodos	96
4.2.1 Patrones temporales de alimentación	98
4.2.2 Áreas de alimentación.....	98
4.2.3 Patrones de buceo	100
4.2.4 Análisis de nicho isotópico	101
4.3 Resultados	102
4.3.1 Patrones temporales de alimentación	102
4.3.2 Áreas de alimentación.....	104
4.3.3 Patrones de buceo	106
4.3.2 Nicho isotópico.....	109
4.4 Discusión	111
4.5 Anexo.....	116
Capítulo V: Conclusiones generales	119
Literatura citada	124
Trabajo de respaldo	145

Agradecimientos

Quiero agradecerle a todas aquellas personas, instituciones y organismos que colaboraron para que la presente Tesis Doctoral fuera posible:

Especialmente a mi director, Pablo Yorio, por haberme guiado, formado y compartido sus conocimientos y reflexiones a lo largo de todos estos años. Por haberme dado la oportunidad de construir mi profesión con las aves marinas y formar parte de su grupo de trabajo desde mis días como estudiante. Siempre he recibido su apoyo y confianza, y sobre todo, agradezco que esta gran persona haya apostado por mí y me haya acompañado en la realización de mi doctorado.

Agradezco a los jurados de la tesis, Dr. Gustavo Fernández, Dra. Melina Barrionuevo y Dra. Gabriela Scioscia por su tiempo y dedicación para corregir el manuscrito final.

A mi mamá y mi papá, Maride y Mauricio y a mis hermanas Rebe y Bren, por brindarme su apoyo y amor incondicionales día a día. Han sido fundamentales para mí durante todo este proceso y les agradezco profundamente por todo lo que han hecho por mí.

A mi compañero de la vida, Pablo Spagnolatti, quien ha sido un apoyo incondicional en todo momento para poder concretar este doctorado. Ha sido mi sostén en los momentos difíciles y me ha alentado para seguir adelante y cumplir con mis metas.

A Silvana, mi segunda mamá, y a Karen y Kevin, mis hermanos del corazón, que siempre estuvieron dándome su apoyo incondicional. A Virgi, Vale y Viki, por ser una fuente inagotable de amor y alegría.

A Nicolás Suárez, por ayudarme a conseguir muestras que fueron una parte fundamental de esta tesis. Por su enorme ayuda en el campo, por compartir su experiencia y conocimientos conmigo. Por siempre preocuparse por mí en lo profesional y en lo personal y ayudarme desinteresadamente cada vez que lo necesité.

A Cristian Marinao, por enseñarme todo lo necesario para poder capturar y manipular cormoranes, por su enorme colaboración en las campañas, por la paciencia y el acompañamiento a lo largo de todos estos años, las infinitas ayudas en estadística, laboratorio, identificación de muestras y mucho más.

Patricia Dell’Arciprete, por todo el tiempo dedicado y la enorme ayuda con los análisis y la paciencia ante todas mis consultas.

A Tati Kasinsky, por toda la ayuda en el campo y laboratorio, viajes compartidos, consejos y ayudarme siempre en todo.

A Xime Navoa, por su generosa amistad y las incontables veces que me ayudó en el campo, laboratorio, estadística, identificación de muestras y mucho más.

Nati Rosciano, por su ayuda con todas las consultas sobre isótopos, análisis estadísticos y siempre tener buena predisposición y tiempo para ayudarme cada vez que la necesité.

A Javier Ciancio, Alejandro Gatto, David Galván, Damián Vales y Nora Lisnizer por compartir sus conocimientos conmigo y contestar infinitas dudas siempre con buena predisposición.

A Juan Cortés, por la ayuda en el campo y por congelarse las manos juntando muestras en intermareales en pleno invierno.

A Jesi Paz, por su gran ayuda y paciencia con los análisis en R.

A Agustina Gómez-Laich y Walter Svagelj por la ayuda que me dieron en las primeras campañas en Punta León y por compartir sus conocimientos sobre los cormoranes conmigo.

A Norberto de Garín, que me prestó la lupa durante la pandemia, y a Javi y Patri, que me prestaron su oficina por muchos meses para poder analizar cómodamente los contenidos estomacales.

A mis amigos y compañeros del Cenpat, Sil, Santi, Kily y Nico, por estar siempre y ayudarme cada vez que los necesité.

A Cristian Silva, Nico Sueyro, Miriam Pollicelli, Juan Carileo, Marianela Beltrán, mis primos Karen, Kevin y Fabián por su colaboración en el campo.

A Camila Reinoso y Ariadna Spago, por la ayuda en el laboratorio con los trabajos de regresiones de peces.

A Chola y Miguel, por siempre recibirnos y estar atentos a que regresáramos de la colonia sin problemas durante las campañas de Punta León.

A los Guardaparques del PIMCPA, por la ayuda en el campo, su buena predisposición y por darnos alojamiento durante las campañas en Islas Blancas.

A Néstor García, Manu Funes, Agustina Ferrando y Annick Morgenthaler por la ayuda en la identificación de muestras.

A Mauricio Faleschini, por prestar su ayuda tantas veces con los reactivos en el laboratorio.

Alejo Irigoyen, Pablo Cochia y Nelson Bovcon, por compartir sus conocimientos sobre los peces de las costas patagónicas.

A Marianela Beltrán, Samanta Dodino, Sabrina Harris y Luciana Gallo por compartir sus conocimientos y experiencias de campo en la extracción y manipulación de plasma.

A mis compañeros de oficina, Santi, Ailín, Juan Cruz, Lucas, Marina, Juan C., Cata y Flor, con quienes compartimos el día a día, muchos scripts de R, momentos de catarsis y muchos buenos momentos.

A mis amigas, Sil, Juli, Lali, Barbi, Mari y Juli S. por todo el apoyo emocional que me dieron durante todo el doctorado y poder contar con ellas en todo momento.

Al Servicio de Hidrografía Naval por la donación de la carta náutica de Bahía Camarones.

Al SECEDOC por la gestión por la gestión de la carta náutica digital.

Al Centro para el Estudios de Sistemas Marinos (CENPAT-CONICET) por el apoyo institucional.

A Wildlife Conservation Society y Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por el apoyo financiero.

A la Secretaría de Turismo y Áreas Protegidas de la Provincia de Chubut y la Dirección de Fauna y Flora Silvestre de la provincia de Chubut por la autorización de muestreo y de investigación.

A la Universidad Nacional del Comahue - Centro Regional Universitario Bariloche, por permitirme llevar a cabo mi carrera de doctorado, y un especial agradecimiento al personal del Departamento de Postgrado por haber estado siempre disponible frente a las necesidades e inquietudes.

A todos ellos, MUCHAS GRACIAS!

Resumen

El nicho trófico, una de las dimensiones del espacio total del nicho de una especie, es un atributo formado a lo largo de su historia evolutiva y determinado por diversos factores. En las aves marinas, el alimento es un factor determinante de sus historias de vida y la composición de la dieta, en particular, tiene importantes implicancias en el éxito reproductivo. Las variaciones en la dieta pueden ser resultado de diversos factores, como los cambios en los requerimientos energéticos y nutricionales a medida que avanza la temporada reproductiva o las variaciones temporales en la disponibilidad de los recursos alimenticios. El uso de los recursos por parte de una misma especie también puede diferir entre localidades. De la misma forma que las diferentes presiones selectivas modelan la dieta u otros parámetros del comportamiento de una población, también lo hacen sobre las estrategias de alimentación de cada sexo. Entre las aves marinas, muchas especies de cormoranes pueden exhibir una gran flexibilidad en sus estrategias de alimentación, lo que les permite utilizar tanto recursos pelágicos como bentónicos. El Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*) es un ave marina que reside en Argentina y Chile, desde los 37°S en el litoral Pacífico hasta los 42°S en el litoral Atlántico, incluidas las Islas Malvinas. Es una especie de hábitos costeros que suele ser descripta como oportunista y de hábitos bentónicos, aunque en ocasiones puede aprovechar recursos demersales y epipelágicos. Estudios previos mostraron que el Cormorán Imperial es una especie principalmente piscívora que complementa su dieta con invertebrados marinos tales como crustáceos, poliquetos y cefalópodos, y que la composición de su dieta difiere entre diferentes etapas del ciclo reproductivo. A pesar de que dichos estudios brindaron valiosa información sobre sus requerimientos de alimento, la mayoría de los mismos fueron efectuados a través de métodos que no permitieron evaluar adecuadamente la contribución relativa de las principales presas. Por otro lado, la especie presenta dimorfismo sexual en el tamaño corporal, siendo los machos más grandes y pesados que las hembras, y exhibe diferencias sexuales en los patrones de profundidades de buceo y uso de áreas de alimentación. Esto sugiere que la composición de la dieta podría presentar diferencias entre ambos sexos, algo que no fue contemplado en estudios previos sobre su dieta realizados en la Patagonia argentina. El objetivo general de la tesis fue evaluar la variabilidad en la ecología trófica del Cormorán Imperial durante la temporada de cría en dos de las principales colonias de las costas de la provincia de Chubut, Punta León (43° 04'S, 64°29'O) e Islas Blancas (44°46'S, 65°38'O).

En ambas colonias, se evaluó la composición de la dieta y el nicho isotópico de hembras y machos durante la etapa de incubación y crianza de pichones en la temporada reproductiva 2019,

mediante el análisis de un total de 117 muestras de contenido estomacal y 80 de sangre completa, respectivamente. Hembras y machos difirieron significativamente en la composición general de su dieta. Las hembras consumieron mayoritariamente presas bentónicas en todos los casos, mientras que los machos consumieron presas demersales, epipelágicas o bentónicas dependiendo de la etapa reproductiva y colonia. Los machos presentaron una menor diversidad de especies y consumieron presas más grandes que las hembras en todas las etapas del ciclo. El nicho isotópico de hembras y machos difirió en posición y/o amplitud, dependiendo de la etapa, presentando variaciones en los ejes de nitrógeno y carbono en concordancia con los resultados basados en el análisis convencional de la dieta. Estos resultados muestran que las hembras y los machos exhibieron una partición de los recursos tróficos, aunque los patrones de segregación variaron según las etapas del ciclo reproductivo y la localidad de reproducción.

En Punta León, se evaluaron también los cambios en la composición de la dieta de hembras y machos entre las etapas de incubación, cuidado de pichones chicos (< 15 días) y crianza de pichones grandes (\geq 28 días) durante la temporada reproductiva 2019. Además, se evaluaron las diferencias en el nicho isotópico entre los periodos de incubación y crianza de pichones de hembras y machos en tres temporadas reproductivas consecutivas, del 2017 al 2019. Se analizaron un total de 57 contenidos estomacales para la temporada 2019 y un total de 112 muestras de sangre completa para las temporadas 2017 (n = 34), 2018 (n = 41) y 2019 (n = 37). La composición de la dieta en términos de importancia en peso varió a medida que avanzó la temporada reproductiva. Ambos sexos mostraron cierto nivel de flexibilidad en el uso de recursos bentónicos, demersales y epipelágicos, incluso a nivel individual, mostrando los machos mayor flexibilidad en las estrategias de alimentación. El tamaño de las presas consumidas aumentó a medida que avanzó la temporada, con un incremento más marcado también en los machos. En las tres temporadas, la amplitud del nicho isotópico de las hembras fue similar entre los periodos de incubación y pichones, mientras que la de los machos fue mayor en el periodo de incubación. La posición del nicho, en cambio, sólo difirió entre sexos en el 2019. Los resultados señalan que tanto la composición de la dieta como el nicho isotópico de hembras y machos varían temporalmente, y la magnitud de los cambios entre los periodos puede diferir entre temporadas reproductivas.

Finalmente, en la colonia de Islas Blancas se evaluaron los patrones de segregación sexual en la ecología trófica del Cormorán Imperial durante la etapa de incubación en 2019, mediante el análisis simultáneo de los patrones horarios de alimentación, las áreas de alimentación, las profundidades de buceo y el nicho isotópico. Se instrumentaron 5 hembras y 5 machos con geoposicionadores satelitales (GPS; registros de posición) y registradores de tiempo y profundidad

(TDR; registros de profundidad), y al momento de la recaptura se tomó una muestra de sangre a cada individuo para evaluar el nicho isotópico a través del plasma. Hembras y machos presentaron segregación en los horarios de alimentación, las hembras se alimentaron principalmente por la mañana mientras que los machos por la tarde. Ambos sexos se alimentaron dentro de la bahía donde se ubica la colonia, pero las hembras se alimentaron en áreas someras hacia el norte y sur de la colonia y los machos en áreas al sur de la colonia en aguas más profundas. A pesar de que los individuos utilizaron un sector costero reducido, se encontró una clara segregación espacial entre ambos sexos. Hembras y machos bucearon en rangos de profundidades similares, pero las hembras realizaron un mayor número de buceos y los machos bucearon en general a mayores profundidades máximas. No se detectaron diferencias significativas entre sexos en las métricas del nicho isotópico basado en el análisis de plasma. El Cormorán Imperial presentó segregación sexual en las dimensiones espaciales y temporales del nicho trófico, consistente con los resultados arriba presentados sobre la composición de la dieta en la misma etapa del ciclo reproductivo.

Los resultados hallados ponen en evidencia la variabilidad en la ecología trófica del Cormorán Imperial, así como la flexibilidad en el uso de los recursos en el gradiente bentónico-pelágico. El presente trabajo aporta nuevos conocimientos sobre varios parámetros del nicho de hembras y machos en diferentes etapas del ciclo reproductivo y colonias, evidenciando la necesidad de evaluar la composición de la dieta de la especie teniendo en cuenta al sexo de los individuos. Los patrones observados muestran el papel diferencial de los sexos en las tramas tróficas marinas y podrían exponer a hembras y machos a presiones ambientales y antropogénicas diferentes según la etapa del ciclo reproductivo en que se encuentren.

Summary

The trophic niche, one of the dimensions of a species' total niche space, is an attribute shaped throughout its evolutionary history and determined by several factors. In seabirds, food is a determinant factor of their life histories and diet composition, in particular, has important implications for their breeding success. Variations in diet can result from several factors, such as changes in energy and nutritional requirements as the breeding season progresses or temporal variations in the availability of food resources. Resource use by the same species may also differ among localities. Just as different selective pressures shape the diet or other behavioral parameters of a population, they also shape the feeding strategies of each sex. Among seabirds, many cormorant species can exhibit great flexibility in their foraging strategies, allowing them to utilize both pelagic and benthic resources. The Imperial Cormorant (*Leucocarbo atriceps*) is a seabird distributed in Argentina and Chile, from 37°S on the Pacific coast to 42°S on the Atlantic coast, including the Malvinas Islands. It has coastal habits and is usually described as opportunistic and benthic, although sometimes it can take advantage of demersal and epipelagic resources. Previous studies have shown that the Imperial Cormorant is a mainly piscivorous species that complements its diet with marine invertebrates such as crustaceans, polychaetes and cephalopods, and that diet composition differs among stages of the breeding cycle. Although these studies provided valuable information on their food requirements, most of them were carried out using methods that did not allow an adequate evaluation of the relative contribution of main prey. On the other hand, the species shows sexual dimorphism in body size, with males being larger and heavier than females, and exhibits sexual differences in diving patterns and use of feeding areas. This suggests that diet composition could present differences between both sexes, something that was not contemplated in previous diet studies carried out in Argentine Patagonia. The general goal of the thesis was to evaluate the variability in the trophic ecology of the Imperial Cormorant during the breeding season in two of the main colonies located on the coasts of the province of Chubut, Punta León (43° 04'S, 64°29'W) and Islas Blancas (44°46'S, 65°38'W).

In both colonies, diet composition and isotopic niche of females and males during the incubation and chick rearing stages in the 2019 breeding season were assessed by analyzing a total of 117 stomach contents and 80 whole blood samples, respectively. Females and males differed significantly in their overall diet composition. Females consumed mostly benthic prey in all cases, while males consumed demersal, epipelagic or benthic prey depending on reproductive stage and colony. Males showed lower species diversity and consumed larger prey than females at all

stages of the cycle. The isotopic niche of females and males differed in position and/or amplitude, depending on the breeding stage, presenting variations along the nitrogen and carbon axes in agreement with results based on conventional diet analysis. These results show that females and males exhibited a partitioning of trophic resources, although segregation patterns varied according to the stages of the breeding cycle and breeding locality.

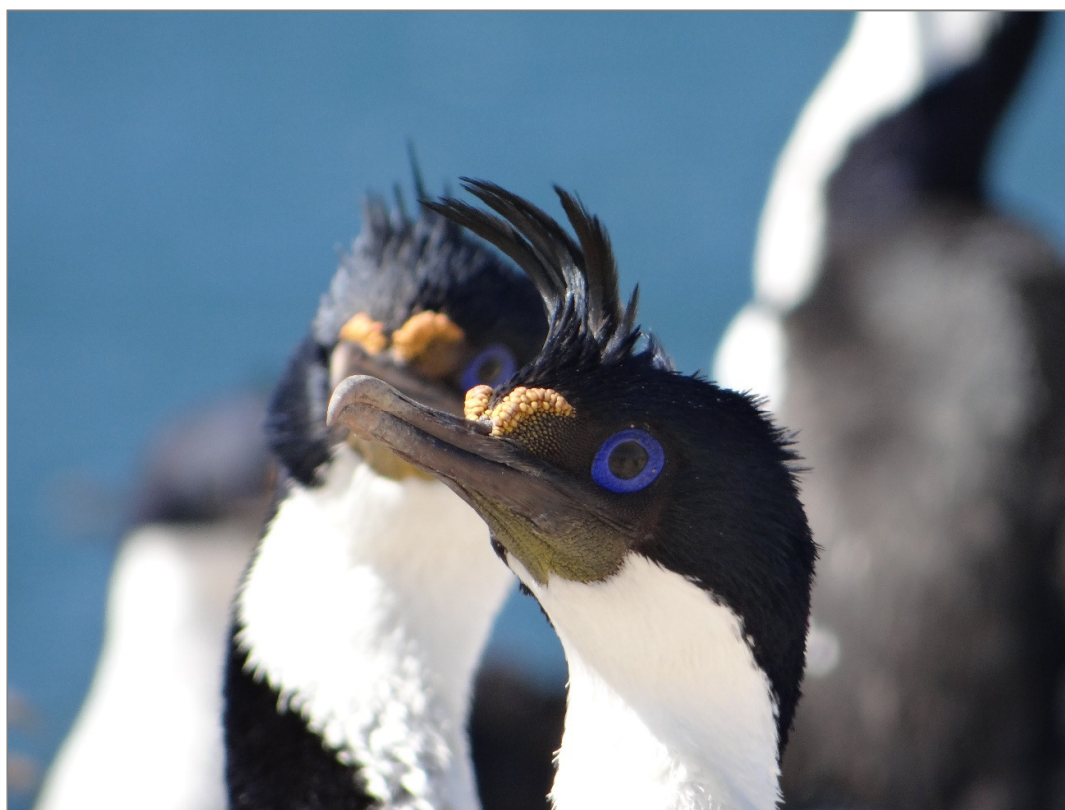
At Punta Leon, changes in female and male diet composition between incubation, young chick (< 15 days) and large chick (≥ 28 days) stages during the 2019 breeding season were also evaluated. In addition, differences in female and male isotopic niches between the incubation and chick rearing periods in three consecutive breeding seasons, from 2017 to 2019, were evaluated. A total of 57 stomach contents were analyzed for the 2019 season and a total of 112 whole blood samples were analyzed for the 2017 ($n = 34$), 2018 ($n = 41$) and 2019 ($n = 37$) seasons. Diet composition in terms of importance by mass changed as the breeding season progressed. Both sexes showed some level of flexibility in the use of benthic, demersal and epipelagic resources, even at the individual level, showing males a greater flexibility in foraging strategies. The size of prey consumed increased as the season progressed, with a more pronounced increase also in males. In all three seasons, the isotopic niche width of females was similar between the incubation and chick rearing periods, while that of males was greater in the incubation period. Niche position, on the other hand, only differed between sexes in 2019. The results indicate that both diet composition and isotopic niche of females and males vary temporally, and the magnitude of changes between periods may differ between breeding seasons.

Finally, at the Islas Blancas colony, patterns of sexual segregation in the trophic ecology of the Imperial Cormorant during the incubation stage in 2019 were evaluated by the simultaneous analysis of temporal feeding patterns, feeding areas, diving depths and isotopic niche. Five females and five males were instrumented with GPS loggers (position records) and time-depth recorders (depth records), and at the time of recapture a blood sample was taken from each individual to assess the isotopic niche based on plasma. Females and males segregated in their temporal feeding patterns, with females feeding mainly in the morning and males in the afternoon. Both sexes fed within the bay where the colony is located, but females fed in shallow areas to the north and south of the colony and males in areas south of the colony in deeper water. Despite the fact that individuals used a small coastal sector, a clear spatial segregation was found between both sexes. Females and males dived in similar depth ranges, but females made a greater number of dives and males generally dived to greater maximum depths. No significant differences were detected between sexes in isotopic niche metrics based on plasma

analysis. The Imperial Cormorant presented sexual segregation in the spatial and temporal dimensions of the trophic niche, consistent with the results presented above on diet composition at the same stage of the breeding cycle.

The results show the variability in the trophic ecology of the Imperial Cormorant, as well as the flexibility in the use of resources in the benthic-pelagic gradient. The present study provides new knowledge on several niche parameters of females and males in different stages of the breeding cycle and colonies, evidencing the need to evaluate the diet composition of the species taking into account the sex of the individuals. The observed patterns show the differential role of the sexes in marine food webs, and may expose females and males to different environmental and anthropogenic pressures depending on the stage of the breeding cycle.

Capítulo I: Introducción General



El nicho trófico, una de las dimensiones del espacio total del nicho de una especie, es un atributo formado a lo largo de su historia evolutiva y determinado por factores bióticos y abióticos (Soberon y Peterson 2005). El mismo estará influido tanto por las condiciones ambientales y los recursos alimenticios como por las interacciones entre los predadores y sus presas. Naturalmente, el nicho trófico presentará variaciones según el contexto, estará influenciado por un conjunto de componentes ambientales, extrínsecos a los individuos, y componentes fisiológicos, morfológicos o comportamentales intrínsecos de los individuos (Barger y Kitaysky 2012, Zimmer *et al.* 2011, Patrick y Weimerskirch 2014, Calado *et al.* 2018). En el caso de las aves marinas, este conjunto de efectos se refleja sobre los comportamientos alimentarios de los individuos y, en última instancia, su productividad y la demografía de las poblaciones (Santora *et al.* 2014).

Las aves marinas son un grupo taxonómicamente diverso de especies que dependen o frecuentan el ambiente marino en algún momento de su vida (Croxall 1987, Schreiber y Burger 2002). Sus rasgos de historia de vida incluyen madurez tardía y larga esperanza de vida, baja fecundidad y productividad (Furness y Monaghan 1987, Schreiber y Burger 2002). El alimento es el principal determinante en la historia de vida de las aves marinas (Lack 1968, Croxall 1987). Esto es más evidente durante la reproducción, cuando las aves se comportan como predadoras de lugar central (Orians y Pearson 1979, Schreiber y Burger 2002). La composición de la dieta, en particular, tiene importantes implicancias para el éxito reproductivo (Annett y Pierotti 1999, Sorensen *et al.* 2009, van Donk *et al.* 2016). Cabe señalar que la composición de la dieta suele diferir de acuerdo a las escalas temporales y espaciales consideradas. Por ejemplo, los cambios en la dieta durante la temporada reproductiva pueden ser resultado de cambios en los requerimientos energéticos propios y de las crías y/o las restricciones impuestas por factores reproductivos en las diferentes etapas (Suryan *et al.* 2002, Thayer y Sydeman 2007, Scioscia *et al.* 2014, Burke *et al.* 2015). También pueden producirse en respuesta a variaciones temporales en la abundancia de los recursos (Karnovsky *et al.* 2008, Burke y Montevecchi 2009, Navarro *et al.* 2009, Scioscia 2011). Por otro lado, el uso de los recursos por parte de una misma especie puede variar entre localidades (Wanless y Harris 1993, Velando y Freire 1999, Clausen *et al.* 2005, Lescroël *et al.* 2004), posiblemente como consecuencia de una oferta diferencial de presas en cada sector. Adicionalmente, las diferencias sexuales en el tamaño corporal o en los roles de cuidado parental y requerimientos nutricionales de cada sexo pueden también llevar a un aprovechamiento diferencial de presas (Bolnick *et al.* 2003, Bearhop *et al.* 2006, Navarro *et al.* 2010, Pelletier *et al.* 2014). De la misma forma que las diferentes presiones selectivas modelan la dieta u otros parámetros del comportamiento de una población (Tremblay y Cherel 2003, Ratcliffe y Trathan 2011), también lo hacen sobre las estrategias de alimentación de cada sexo (Catry *et al.* 2005).

Conocer las fuentes de variación en la composición de la dieta es clave para interpretar adecuadamente aspectos de la historia de vida de los individuos y la ecología de las poblaciones de interés. Por otro lado, la dieta es un nexo entre las aves marinas y su entorno, y resulta fundamental un detallado entendimiento de la misma para la conservación de estos depredadores (Karnovsky *et al.* 2012). Las poblaciones pueden responder de distinta manera a las perturbaciones antropogénicas. Aquellas poblaciones compuestas por individuos generalistas y flexibles que pueden responder de distinta forma a los disturbios amortiguarán mejor los cambios en el ambiente (Phillips *et al.* 2009, Masello *et al.* 2013, Carneiro *et al.* 2017, Wiley *et al.* 2019). Los estudios de ecología trófica brindan valiosa información no solo sobre los requerimientos de las especies evaluadas. Además, pueden contribuir a la comprensión sobre los requerimientos de los ecosistemas de los ecosistemas que habitan y a la evaluación de los posibles efectos del cambio climático y de actividades antrópicas sobre sus poblaciones (Einoder 2009, Moody *et al.* 2012, Bianchini *et al.* 2022, Ramos y Furness 2022).

La mayoría de las aves marinas habitan en entornos muy variables, donde su capacidad para ajustar su comportamiento resulta fundamental en su historia de vida (Tremblay y Cherel 2003). En consecuencia, sus adaptaciones alimentarias se caracterizan por una amplia diversidad de estrategias y tácticas (Morrison *et al.* 1990). Estas diferencias se hacen especialmente notorias en el caso de los cormoranes, quienes se alimentan en la costa con altos costos energéticos de vuelo y buceo (Grémillet *et al.* 2003, Enstipp *et al.* 2006, Watanabe *et al.* 2011), y cuyo plumaje menos impermeable y respiración aérea limitan el tiempo que pueden pasar buceando (Grémillet *et al.* 2005). Algunas especies de cormoranes pueden exhibir una gran flexibilidad en sus comportamientos de alimentación, lo que les permite utilizar tanto recursos pelágicos como bentónicos y demersales (Grémillet *et al.* 1998, Watanuki *et al.* 2004, Morgenthaler *et al.* 2016). Por lo tanto, la capacidad de cambiar entre diferentes tipos de presas les permite explotar una amplia gama de recursos y maximizar su ingesta de alimentos dentro de las limitaciones de su entorno y capacidades físicas.

1.1 Especie de estudio

El Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*) (Figura 1.1) se reproduce en Sudamérica en las costas del océano Atlántico desde los 43°S, incluidas las Islas Malvinas, hasta el Cabo de Hornos (56°S) y en las costas del océano Pacífico hacia el norte hasta los 37°S, incluidas las Islas Diego Ramírez (Yorio *et al.* 1998, Woods y Woods 1997, Cursach *et al.* 2010, Kusch y Marín 2013). Es una especie de hábitos mayormente marinos, aunque también se han reportado cuatro pequeños asentamientos reproductivos en ambientes dulceacuícolas patagónicos, los lagos

Nahuel Huapi, Vintter, Yehuín y Fagnano (Reynolds 1934, Navas 1970, Rasmussen *et al.* 1992, Chébez y Gómez 1998). El Cormorán Imperial presenta dimorfismo sexual, siendo los machos más pesados y de mayor tamaño que las hembras (17,8-18,0% en peso y, 12,8-13,2% en el alto de pico) (Svigelj y Quintana 2007). Los machos pesan aproximadamente $2,3 \pm 0,1$ kg mientras que las hembras pesan $1,9 \pm 0,1$ kg (Svigelj y Quintana 2007).



Figura 1.1 Cormorán Imperial.

Distribución reproductiva en las costas de la Patagonia Argentina

Una evaluación de la abundancia y distribución de la especie realizada a mediados de la década de 1990 en la Patagonia argentina -exceptuando Islas Malvinas- señaló que la especie contaba con aproximadamente 57 colonias y una población cercana a las 55000 parejas reproductivas (Yorio *et al.* 1998). Una revisión posterior a mediados de la década de los 2000 estimó

un valor similar (Frere *et al.* 2005). En la provincia de Chubut, la última estimación del tamaño de la población fue durante el 2016, arrojando un total 21500 parejas reproductivas en 25 colonias a lo largo de la costa (Yorio *et al.* 2020). Además, el número total de nidos se mantuvo estable en comparación con las evaluaciones previas (Yorio *et al.* 2020). Estos valores indican la relevancia que tiene la población de cormoranes de Chubut, la cual representa aproximadamente el 39% del total de la población de toda la Patagonia argentina (excluyendo las islas Malvinas) y destaca la importancia de la provincia para la conservación de la especie.

Ciclo reproductivo

Diferentes aspectos de la reproducción de la especie en la Argentina se han evaluado en algunas colonias, mostrando que existen importantes variaciones entre años y localidades tanto en el patrón temporal de reproducción como en diferentes parámetros reproductivos (Malacalza 1984, Malacalza y Navas 1996, Libenson 1997, Arrighi y Navarro 1998, Punta *et al.* 2003a). En el sector norte de Chubut, específicamente en Punta León, los individuos comienzan a ocupar los nidos en agosto e inician la puesta de los huevos en las primeras semanas de octubre, con el pico durante la tercera y cuarta semana de este mes (Yorio *et al.* 1994, Svalgelj y Quintana 2011). En las colonias del norte del golfo San Jorge, Chubut, la fecha de inicio de la puesta puede ocurrir hasta con un mes de diferencia entre años a partir de mediados de octubre (Punta *et al.* 2003a, C. Ibarra, obs. pers.). En Punta León, el tamaño de la nidada es de $2,7 \pm 0,6$ huevos (rango, 2,5–2,8) (Quintana *et al.* 2021). El tiempo medio de incubación es de aproximadamente 28 días (Malacalza 1984) y ambos sexos intervienen en la incubación (Malacalza 1988). El éxito reproductivo en Punta León es muy consistente entre años, con un promedio de $0,9 \pm 0,7$ pichones por nido (16 años de estudio, Quintana *et al.* 2021), mientras que en las colonias del Golfo San Jorge varió entre 0,97 y 1,13 pichones por nido (tres años de estudio, Punta *et al.* 2003a). Son alimentados diariamente por ambos padres hasta la fecha de independencia (Malacalza 1984).

Ecología alimentaria

Los cormoranes son aves marinas buceadoras que se propulsan debajo del agua mediante sus patas para capturar sus presas y se alimentan principalmente en ambientes costeros (Johnsgard 1993, Nelson 2005). La ecología alimentaria del Cormorán Imperial fue estudiada mayormente durante la temporada reproductiva en colonias de la Patagonia argentina e Islas Malvinas (ver abajo), existiendo además dos estudios en las poblaciones de agua dulce (Casaux *et al.* 2010, 2022). En cambio, poco se conoce sobre sus requerimientos alimentarios durante la temporada no reproductiva, existiendo un solo estudio en las costas de Chile (Tobar *et al.* 2019).

En la provincia de Chubut, los estudios enfocados en describir la dieta de la especie en ambientes marinos fueron realizados en diversas colonias ubicadas a lo largo de todo su litoral (Malacalza *et al.* 1994, Libenson 1996, Punta *et al.* 1993, 2003b, Gosztonyi y Kuba, 1998, Yorio *et al.* 2010a, Bulgarella *et al.* 2008, Ibarra *et al.* 2018). A estos estudios se suman trabajos realizados en las provincias de Santa Cruz (Ferrari *et al.* 2004, Morgenthaler *et al.* 2022) y Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur (Ravalli 2006, Michalik *et al.* 2010, 2013). A lo largo de unos 30 años de investigación estos estudios fueron revelando la amplia diversidad de la dieta de la especie en los distintos sectores costeros. Si bien las metodologías utilizadas para evaluar la dieta no fueron siempre las mismas y la información obtenida en algunas localidades ya tiene más de 30 años, estos trabajos conforman un marco de referencia para comprender regionalmente los requerimientos de dieta de la especie.

Durante la temporada reproductiva, el Cormorán Imperial por lo general realiza entre uno y raramente dos viajes de alimentación por día (Quintana *et al.* 2011, Capítulo IV). Diariamente, las parejas toman tunos para alimentarse en el mar, las hembras lo hacen por la mañana mientras que los machos por la tarde luego del retorno de su pareja al nido (Masello *et al.* 2010, Quillfeldt *et al.* 2011, Harris *et al.* 2013). El Cormorán Imperial suele ser descripto como una especie oportunista de hábitos mayormente bentónicos, pudiendo incorporar también a su dieta presas pelágicas y demersales (Punta *et al.* 1993, 2003, Malacalza *et al.* 1994, Ferrari *et al.* 2004, Ravalli 2006, Bulgarella *et al.* 2008, Yorio *et al.* 2010a, Harris *et al.* 2016a, Ibarra *et al.* 2018). Es principalmente piscívoro y suele complementar su dieta con invertebrados marinos tales como crustáceos, poliquetos y cefalópodos (Malacalza *et al.* 1994, Gosztonyi y Kuba 1998, Punta *et al.* 2003a, Ferrari *et al.* 2004, Ravalli 2006, Bulgarella *et al.* 2008, Yorio *et al.* 2010a, Ibarra *et al.* 2018, Morgenthaler *et al.* 2022). La dieta de la especie puede variar a lo largo de la temporada reproductiva, y los cambios se han reportado tanto en las Islas Malvinas (Thompson 1989, Michalik *et al.* 2010, 2013) como en las colonias de las costas de la Patagonia argentina (Malacalza *et al.* 1994, Yorio *et al.* 2010a, Ibarra *et al.* 2018). En cuanto a la composición de la dieta de hembras y machos, se han reportado diferencias entre sexos en el nicho isotópico en Islas Malvinas durante las primeras semanas de vida de los pichones (<30 días) (Quillfeldt *et al.* 2011, Michalik *et al.* 2013) pero los estudios realizados en la Patagonia argentina durante la crianza de pichones menores a 10 días de edad (Harris *et al.* 2016a) no detectaron diferencias entre los sexos en los valores isotópicos (Harris *et al.* 2016a,b). Sin embargo, hasta la fecha no se han evaluado las diferencias entre hembras y machos en la composición taxonómica de la dieta.

El comportamiento de alimentación en el mar del Cormorán Imperial fue analizado extensamente en la Provincia de Chubut (p.ej. Sapoznikow y Quintana 2003, Quintana *et al.* 2007, Harris *et al.* 2013, 2014a, Gómez-Laich *et al.* 2015, ver revisión en Quintana *et al.* 2021), al igual que en otras localidades de la región (Masello *et al.* 2010, Quillfeldt *et al.* 2011, Harris *et al.* 2016b). En general el Cormorán Imperial exhibe diferencias sexuales en sus patrones de actividad a lo largo del día y en sus patrones espaciales de alimentación, tanto en profundidades de buceo como en áreas de alimentación (Quintana *et al.* 2011, Gómez-Laich *et al.* 2012, Harris *et al.* 2013, Harris *et al.* 2016a). La especie puede utilizar tanto aguas costeras de poca profundidad (hembras) como aguas profundas y más alejadas de la costa (machos) dependiendo de la localidad (Wilson y Quintana 2004, Sapoznikow y Quintana 2003, Quillfeldt *et al.* 2011, Quintana *et al.* 2011).

Interacciones con actividades humanas

Aunque el Cormorán Imperial no se encuentra categorizado como una especie amenazada, existen algunas amenazas para sus poblaciones como resultado de actividades humanas a lo largo de la costa de la Patagonia argentina. La especie es la principal productora de guano de la Argentina (Punta 1996) y aunque actualmente la industria no está activa, existe todavía un interés en retomar su explotación comercial (Yorio *et al.* 2020). Por otro lado, en algunos lugares de la Patagonia argentina, las colonias de Cormorán Imperial son un atractivo para el turismo, y al igual que para otras especies de aves marinas, las actividades turísticas son compatibles con la conservación de sus poblaciones si son manejadas adecuadamente (Yorio *et al.* 2001, Rosciano *et al.* 2013). Sin embargo, la perturbación humana resultante de visitas no reguladas puede afectar negativamente a las aves y su reproducción (Yorio y Quintana 1996, Yorio *et al.* 2001). En la provincia de Chubut, la especie también puede superponerse espacialmente durante la alimentación con las operaciones de las pesquerías de arrastre costeras que tienen como principal especie objetivo a la Merluza (*Merluccius hubbsi*) y al Langostino (*Pleoticus muelleri*) (Yorio *et al.* 2010b). Esto resulta a menudo en la atracción de los cormoranes a las embarcaciones para aprovechar los descartes pesqueros, lo que incrementa las posibilidades de su captura incidental (González-Zevallos y Yorio 2006, González-Zevallos *et al.* 2011, Marinao y Yorio 2011).

1.2 Áreas de estudio

La presente tesis se basó en estudios realizados en dos colonias ubicadas en la costa de la provincia de Chubut. La primera se localiza dentro de la Reserva Natural Punta León (43°04'S, 64°2'O), a unos 25 km de la boca del Golfo Nuevo (Figura 1.2). El ambiente se caracteriza por

acantilados de 30 a 100 metros de altura y la colonia está asentada en un sector sin vegetación de una plataforma sedimentaria de unas 5 hectáreas ubicada entre los acantilados y el mar (Figura 1.3). La colonia se encuentra en el extremo norte de la distribución de la especie y actualmente está en crecimiento (Yorio *et al.* 2020). Evaluaciones realizadas en la década de 1980 estimaron entre 2000 y 3000 parejas reproductivas (Malacalza 1984, Punta 1989, Yorio *et al.* 1994), y en la actualidad cuenta con más de 5600 parejas (Yorio *et al.* 2020). Esto la convierte en la colonia más grande de la provincia de Chubut y una de las de mayor tamaño de la Patagonia argentina (Frere *et al.* 2005). La segunda colonia seleccionada se encuentra en la Bahía Camarones, en un complejo de tres islas ubicadas a 2,5 km de la costa, las islas Blancas (Figura 1.2). La colonia de Cormorán Imperial se encuentra en la Isla Blanca Mayor (45°05'S, 66°28'O). La colonia se encuentra en crecimiento y, con 2315 parejas reproductivas, es la tercera colonia en tamaño de la provincia de Chubut (Yorio *et al.* 2020) (Figura 1.4). Dichas islas no se encuentran incluidas en un área marina protegida.

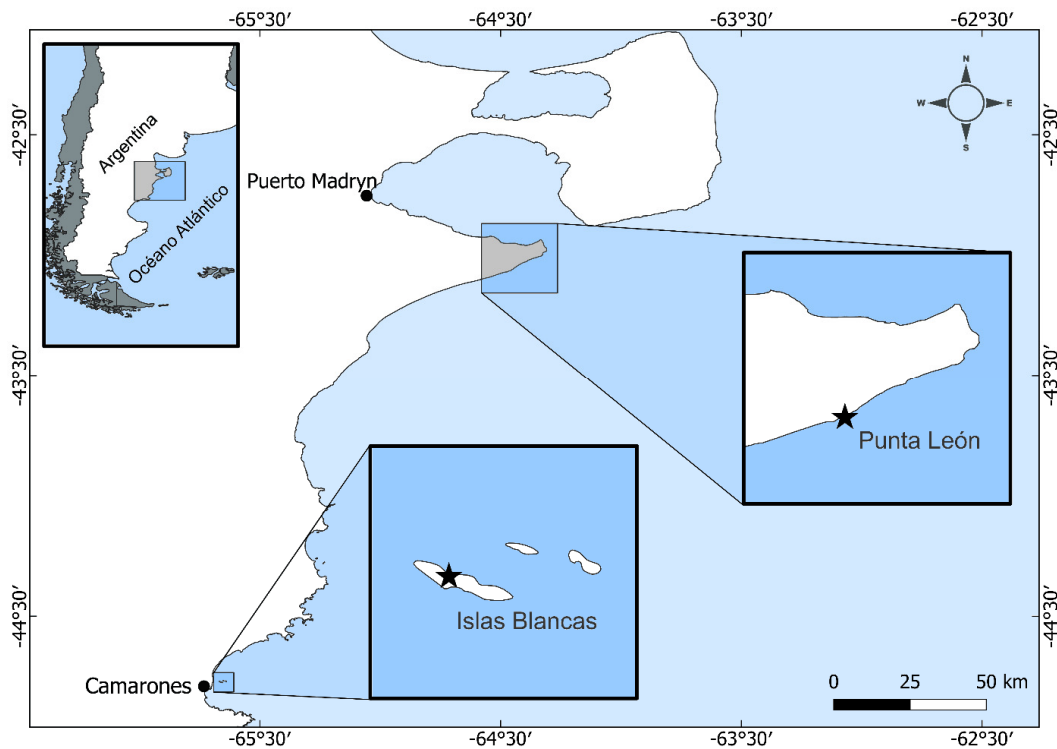


Figura 1.2 Área de estudio con la ubicación de las colonias de Cormorán Imperial (estrellas negras) en Punta León e Islas Blancas, Chubut.



Figura 1.3 Vista de la colonia de Cormorán Imperial en la Reserva Natural Punta León, Chubut.



Figura 1.4 Vista de la colonia de Cormorán Imperial de Isla Blanca Mayor, Chubut.

Un estudio previo en la colonia de Punta León evaluó la dieta del Cormorán Imperial en base a la colecta de egagrópilas y regurgitados espontáneos en las cercanías a los nidos, entre los meses de octubre de 1991 y febrero de 1992 (Malacalza *et al.* 1994), cuando la colonia contaba con unas 2650 parejas (Yorio y Harris 1997). Dicho estudio reportó que la dieta estuvo compuesta principalmente por peces bentónicos. Las especies dominantes y que tuvieron una presencia constante a lo largo del ciclo reproductivo fueron la Raneya (*Raneya brasiliensis*) y el Pez Piedra (*Triathalassothia argentina*). También mostró la existencia de variaciones en la dieta entre los meses evaluados. Particularmente en el mes de diciembre, correspondiente a la etapa de pichones en el nido, se registró un cambio en la dominancia de las presas, pasando de especies bentónicas a consumir Anchoíta (*Engraulis anchoita*), una presa epipelágica. Por casi tres décadas, hasta el inicio de los trabajos en esta tesis, no ha habido estudios que hayan reevaluado la composición de la dieta en esta población. En la colonia de islas Blancas, la dieta del Cormorán Imperial fue evaluada mediante la colecta de egagrópilas entre noviembre de 2002 y febrero de 2003 (Yorio *et al.* 2010a). El estudio detalla el espectro trófico de la especie en esta localidad, e indica una dieta principalmente piscívora, compuesta por una mayor diversidad de especies presa que en la colonia de Punta León (Malacalza *et al.* 1994, Yorio *et al.* 2010a). La especie dominante durante todas las etapas fue la Merluza, tanto en frecuencia de ocurrencia como en importancia en peso. Por otro lado, estudios de largo plazo en Punta León evaluaron diferentes aspectos del comportamiento de alimentación del Cormorán Imperial, permitiendo determinar la segregación entre hembras y machos de Cormorán Imperial tanto en las áreas de alimentación y las profundidades de buceo (Quintana *et al.* 2011, Gómez-Laich *et al.* 2012, Harris *et al.* 2016a) como en los patrones temporales de alimentación (Harris *et al.* 2013). Estos trabajos mostraron que en Punta León las aves se alimentaron hasta 60 km de la costa y a profundidades menores a los 50 metros, y que las hembras se alimentaron más temprano en el día y en aguas más cercanas a la costa buceando a menores profundidades que los machos. En cambio, en la colonia de Islas Blancas no existen antecedentes sobre estos aspectos de su ecología alimentaria.

Los estudios taxonómicos de dieta en ambas localidades proporcionaron valiosa información sobre los requerimientos del Cormorán Imperial, pero se basaron en el análisis de egagrópilas (Malacalza *et al.* 1994, Yorio *et al.* 2010a). Este método de análisis convencional de la dieta puede proporcionar resultados sesgados debido a la pérdida o erosión de las partes diagnósticas de las presas durante la digestión (Duffy y Laurenson 1983, Barrett *et al.* 2007). Sumado a ello, los estudios se basaron en la frecuencia de ocurrencia de las presas como una medida de los datos de la dieta, lo que puede enfatizar las presas que ocurren en pequeñas cantidades o que pueden persistir más tiempo en los estómagos y, además, sobrestimar las presas pequeñas que

pueden ser menos importantes en términos de biomasa (Duffy y Jackson 1986). En este contexto, resulta importante evaluar la dieta de estas poblaciones para obtener información actualizada y fortalecer el conocimiento sobre sus requerimientos alimentarios utilizando nuevos enfoques.

1.3 Objetivo General

Evaluar la variabilidad en la ecología trófica del Cormorán Imperial durante la temporada de cría en la costa de la provincia de Chubut.

Objetivos Específicos

- 1) Evaluar la existencia de segregación sexual en el nicho trófico del Cormorán Imperial durante el periodo reproductivo en dos colonias ubicadas en la provincia de Chubut.
- 2) Analizar las posibles diferencias en el nicho trófico del Cormorán Imperial a lo largo del ciclo reproductivo en Punta León.
- 3) Evaluar la existencia de segregación sexual del Cormorán Imperial en diferentes dimensiones del nicho trófico durante la etapa de incubación tardía en la colonia de Islas Blancas.

1.4 Estructura de la tesis

En los tres capítulos siguientes se desarrollan diferentes aspectos sobre la ecología trófica del Cormorán Imperial durante el periodo reproductivo. En el segundo capítulo se evalúa la existencia de diferencias sexuales en el uso de los recursos alimenticios en las etapas de incubación y crianza de pichones chicos y grandes en las localidades de Punta León e Islas Blancas mediante la aplicación de dos técnicas complementarias para el estudio del nicho trófico: el análisis de los contenidos estomacales para determinar la composición taxonómica de la dieta, incluyendo el tipo, talla y peso de las presas, y un análisis del nicho isotópico de los mismos individuos basado en los isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) de la sangre completa. En el tercer capítulo se evalúa la existencia de variaciones temporales del nicho trófico a lo largo del periodo reproductivo de hembras y machos en la colonia de Punta León. Para ello, en base a contenidos estomacales se analizaron para cada sexo los cambios entre las etapas de incubación, crianza de pichones chicos y grandes en la composición taxonómica de la dieta, talla, peso y hábitos de las presas, así como variaciones en el nicho isotópico entre los periodos de incubación y crianza de pichones en base a los isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) de la sangre completa. En el cuarto capítulo se evalúan los

patrones de segregación entre hembras y machos de Cormorán Imperial en diferentes dimensiones del nicho trófico durante la etapa de incubación tardía en la colonia de Islas Blancas. Para ello, se analizaron los patrones temporales de alimentación, las áreas de alimentación y las profundidades de buceo mediante la instrumentación de individuos con geoposicionadores satelitales (GPS) y registradores de temperatura y profundidad (TDR) y el nicho isotópico utilizando la composición de isótopos estables del plasma ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$). Por último, en el quinto capítulo se presentan una síntesis e integración de los resultados y las consideraciones finales.

Capítulo II: Patrones de segregación sexual en el uso de recursos tróficos del Cormorán Imperial durante el periodo reproductivo



2.1 Introducción

Como fuera mencionado en el Capítulo anterior, el uso de los recursos alimenticios de las diferentes especies puede ser afectado por factores extrínsecos a los individuos. De la misma forma, los factores ambientales pueden modelar diferencialmente el uso de los recursos alimenticios de hembras y machos (Massaro *et al.* 2020, Reyes-González *et al.* 2021). Los patrones resultantes podrían exponer a machos y hembras a distintas presiones ambientales y antropogénicas que a su vez podrían afectar diferencialmente la supervivencia de cada sexo (Catry *et al.* 2006, Oro *et al.* 2018, Gianuca *et al.* 2019), indicando la necesidad de evaluar la segregación sexual en la ecología trófica para entender el rol de las aves marinas en los ecosistemas marinos y su vulnerabilidad a las actividades humanas (Grosbois y Thompson 2005, Stauss *et al.* 2012).

Muchas especies de aves marinas muestran segregación sexual en uno o más aspectos de su ecología trófica (Wearmouth y Sims 2008). La segregación sexual se ha atribuido principalmente a diferencias sexuales en el tamaño corporal (Phillips *et al.* 2011), pero también puede resultar de distintos roles parentales y requerimientos nutricionales de hembras y machos (Lewis *et al.* 2002, Thaxter *et al.* 2009, Pinet *et al.* 2012). Más allá de las múltiples hipótesis que se han propuesto para explicar la segregación sexual, varios mecanismos han sido reportados en aves marinas pertenecientes a los principales grupos taxonómicos (ver revisiones en Catry *et al.* 2006, Wearmouth y Sims 2008). Por ejemplo entre los cormoranes, las hembras y los machos pueden diferir en el uso espacial, tanto en lo referente a las áreas de alimentación como a la profundidad de buceo (Kato *et al.* 2000, Wilson *et al.* 2008, Fijn *et al.* 2022), se pueden alimentar a distintas horas del día (Favero *et al.* 1998, Kato *et al.* 2000, Cook *et al.* 2007), y/o pueden consumir diferentes especies presa (Casaux *et al.* 2001, Ishikawa y Watanuki 2002) o tamaños de presa (Koffijberg y Van Eerden 1995, Kato *et al.* 1996, Favero *et al.* 1998). Algunos autores señalan que, entre las aves marinas buceadoras, la especialización de nicho por diferencias en su morfología, capacidad de buceo o en la selección del hábitat de alimentación pueden conducir a una segregación sexual en la dieta (Bearhop *et al.* 2006, Cleasby *et al.* 2015).

El Cormorán Imperial constituye un excelente caso de estudio para evaluar la segregación sexual en el uso de los recursos alimenticios. La especie presenta dimorfismo sexual en su tamaño, siendo los machos aproximadamente 18% más pesados que las hembras (Svigelj y Quintana 2007; ver Capítulo 1), y se ha argumentado que, en esta especie y en especies relacionadas, esto puede influir tanto sobre las capacidades de buceo de hembras y machos, como sobre el tipo de presas que cada sexo podría consumir (Favero *et al.* 1998, Cook *et al.* 2007, Quintana *et al.* 2011). Durante el ciclo reproductivo en Punta León y colonias de Islas Malvinas, las hembras

utilizan principalmente aguas costeras poco profundas mientras que los machos utilizan mayormente aguas abiertas y más profundas (Masello *et al.* 2010, Quintana *et al.* 2011, Quillfeldt *et al.* 2011, Gómez-Laich *et al.* 2012, Harris *et al.* 2016a). En las mismas colonias, el Cormorán Imperial también presenta una segregación temporal en la búsqueda de alimento, las hembras realizan sus viajes de alimentación por la mañana mientras que los machos lo hacen por la tarde (Masello *et al.* 2010, Quillfeldt *et al.* 2011, Harris *et al.* 2013). Estudios sobre el Cormorán Imperial en las Islas Malvinas también han reportado diferencias sexuales en el nivel trófico, con los machos ubicados en un nivel superior, y se ha sugerido que es resultado de su mayor tamaño corporal y de un uso de presas de mayor tamaño respecto a las hembras (Quillfeldt *et al.* 2011, Michalik *et al.* 2013). En el caso del Cormorán Imperial que reproduce en la costa de la Patagonia argentina, en cambio, no se han reportado diferencias significativas entre las señales isotópicas de hembras y machos (Harris *et al.* 2016a,b), aunque se ha señalado que los machos pueden presentar un rango de valores isotópicos más amplio que las hembras (Harris *et al.* 2016b). Los estudios presentados anteriormente proporcionan una clara evidencia de segregación sexual en los parámetros de alimentación de la especie, y se ha argumentado que las diferencias de sexo en el uso de las áreas de alimentación y las profundidades de buceo también podrían explicar las diferencias en la selección de presas (Quintana *et al.* 2011).

Aunque varios estudios han analizado la composición de la dieta del Cormorán Imperial en la Patagonia argentina, indicando la existencia de diferencias entre localidades y etapas del ciclo reproductivo (Malacalza *et al.* 1994, Punta *et al.* 2003a, Ferrari *et al.* 2004, Yorio *et al.* 2010a, Ibarra *et al.* 2018, Morgenthaler *et al.* 2022), aún no se han llevado a cabo evaluaciones que cuantifiquen la segregación en el uso de los recursos alimenticios entre hembras y machos. En este capítulo el objetivo es evaluar la existencia de diferencias sexuales en el uso de los recursos alimenticios por parte del Cormorán Imperial en las etapas de incubación y crianza de pichones en las dos áreas de estudio propuestas, Islas Blancas y Punta León. Para ello se evalúan (1) la composición de la dieta de adultos reproductores hembras y machos, incluyendo el análisis del tipo, la talla y el peso de las presas, a través del análisis de los contenidos estomacales, y (2) el nicho isotópico de hembras y machos utilizando la composición de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) de la sangre completa.

2.2 Métodos

2.2.1 Diseño de muestreo

Para evaluar las diferencias entre sexos en la composición de la dieta del Cormorán Imperial se tomaron muestras de regurgitados inducidos en las colonias de Punta León e Islas Blancas (ver Capítulo I), durante tres etapas del ciclo reproductivo del 2019. En base a la biología reproductiva de la especie y el desarrollo de los pichones (ver Capítulo I), las etapas se definieron como incubación, crianza de pichones chicos (menores a 15 días de edad aproximadamente) y crianza de pichones grandes (mayores a 28 días de edad aproximadamente). Se asignaron los nidos a las etapas de crianza de pichones chicos y grandes en base al desarrollo del plumaje y postura de los mismos en el nido, correspondiendo la primera etapa a pichones con piel desnuda o plumón incipiente y postura echada en el nido y la segunda a pichones con plumón completo y postura sentada en el nido (Malacalza y Navas 1996). En la colonia de Islas Blancas se obtuvo un total de 60 regurgitados inducidos de adultos reproductores, 10 de cada sexo, del 3 al 6 de diciembre (etapa de incubación), del 17 al 21 de diciembre (etapa de crianza de pichones chicos) y del 5 al 7 de enero (etapa de crianza de pichones grandes) (ver ciclo reproductivo en Capítulo I). En la colonia de Punta León, se obtuvieron muestras de 10 hembras y 5 machos el 26 de noviembre (etapa de incubación), de 11 hembras y 10 machos el 10 de diciembre (etapa de crianza de pichones chicos) y de 10 hembras y 11 machos el 23 de diciembre (etapa de crianza de pichones grandes).

2.2.2 Manipulación y sexado de individuos

Todos los individuos fueron capturados desde áreas periféricas de la colonia para minimizar el disturbio, utilizando una caña de dos metros con un gancho en el extremo (Figura 2.2.2.1). Fueron capturados solo aquellos adultos reproductores que habían arribado recientemente desde el mar (asumiendo que regresaban de un viaje de alimentación), y fueron seleccionados porque se los observó arribar al nido, porque su plumaje aún continuaba mojado y/o por el comportamiento desplegado hacia su pareja y/o pichones. Solo se capturaron adultos que estaban con su pareja en el nido, para asegurar que el nido no quedara desprotegido mientras se obtenía la muestra del individuo fuera de la colonia.

Los individuos fueron sexados a través de las vocalizaciones, las cuales difieren entre hembras y machos (Malacalza y Hall 1988). En la mayoría de los casos se tomaron además las medidas

morfométricas estándar de alto de pico, largo de ala y largo de tarso para aplicar funciones discriminantes (Svigelj y Quintana 2007). Cada individuo fue marcado en las plumas del pecho con una tiza para marcar ovinos color naranja o azul (ver Figura 2.2.2.2), para facilitar su identificación cuando regresaran al nido a retomar sus funciones de cuidado parental y no volver a muestrearlo en días subsiguientes. Todos los individuos fueron liberados cerca de la colonia y la mayoría tomó un baño en el mar antes de retornar a su nido.



Figura 2.2.2.1 Gancho para captura de cormoranes y obtención del regurgitado inducido.



Figura 2.2.2.2 Izquierda: proceso de extracción de sangre de cormoranes, posterior a la obtención del regurgitado inducido. Derecha: individuo luego de ser liberado, marcado con una tiza color azul para señalar ovinos.

2.2.3 Análisis convencional de la dieta

Dentro de las metodologías tradicionales, el análisis del contenido estomacal es una técnica que resulta adecuada para algunos grupos de aves marinas, ya que permite evaluar las presas con una buena resolución taxonómica, así como determinar en la mayoría de los casos el número, talla y peso de los ítems consumidos (Polito *et al.* 2015, Ibarra *et al.* 2018, Fernández *et al.* 2019, Marinao *et al.* 2018). Sin embargo, solo permite evaluar las presas capturadas en el último evento de alimentación y pueden ser muy variables (Barrett *et al.* 2007).

Las muestras de contenido estomacal fueron obtenidas a través del método de regurgitación inducida (Cooper 1985), el cual consiste en tomar al individuo e invertirlo con su cabeza apuntando hacia un recipiente recolector, realizando masajes suaves sobre su abdomen para inducirlo a regurgitar (Figura 2.2.2.1). Esta técnica es menos invasiva respecto a la propuesta por Wilson (1984) que utiliza el bombeo de agua al estómago, y un estudio previo mostró que en el Cormorán Imperial permite coleccionar el contenido estomacal completo (Yorio *et al.* 2017a). Los contenidos fueron conservados en alcohol al 70% para su posterior análisis.

Las muestras de dieta fueron analizadas de forma macroscópica el día siguiente a ser recolectadas, lo cual permitió identificar y registrar la talla y peso de las presas que estaban enteras antes

de que sufrieran cambios debido al paso del tiempo en el líquido conservante (ver procedimiento de medición abajo) (Figura 2.2.3.1). Posteriormente, cada contenido estomacal fue analizado bajo una lupa binocular (5–20 X) para identificar el resto de las presas al menor nivel taxonómico posible utilizando estructuras diagnósticas, tales como otolitos y huesos craneales de peces, picos de cefalópodos, caparazones y pinzas de crustáceos y mandíbulas de poliquetos (Figura 2.2.3.1). Los ítems fueron identificados utilizando una colección de referencia e información publicada (Boschi *et al.* 1992, Gosztanyi and Kuba 1996, Rozbaczylo *et al.* 2006, Bovcon *et al.* 2007). No fue posible en todos los casos discriminar las especies de *Nototenias Patagonotothen sima* y *P. cornucola*, por lo que las mismas fueron agrupadas como *Patagonotothen* spp. Esto también sucedió con las especies de lenguados, los cuales fueron agrupados bajo la familia *Paralichthyidae*. En el caso de los cefalópodos, se hallaron en su mayoría picos de pequeño tamaño, lo cual hace poco confiable la identificación de las especies y por lo tanto se agruparon bajo las categorías de Pulpos (familia Octopodidae) y Calamares.



Figura 2.2.3.1 Arriba: ejemplo del análisis macroscópico de los contenidos estomacales (de una hembra) para identificar especies, cuantificar número de ítems, y estimar talla y peso de las

presas. Abajo: posterior identificación de las presas en base a sus piezas diagnósticas mediante lupa binocular.

La talla de los ejemplares enteros fue registrada mediante un ictiómetro (± 1 mm) o un calibre digital ($\pm 0,01$ mm) (Figura 2.2.3.2) y el peso fue registrado con una balanza digital ($\pm 0,002$ g). Para algunas especies presa de las cuales solo se encontraron restos diagnósticos, la talla y peso fueron estimadas utilizando ecuaciones de regresión lineal que relacionan la medida de una estructura de la presa (por ejemplo, otolitos o huesos) con la talla y peso del mismo individuo. Con ese objetivo, se tomaron medidas de huesos craneales, de la cintura escapular y/o otolitos que no mostraban signos de erosión, los cuales fueron medidos con una lupa binocular (5–20 X), un calibre digital ($\pm 0,01$ mm) o mediante la medición en una foto de cada hueso con el programa de uso libre ImageJ (Schindelin *et al.* 2015) (Figura 2.2.3.3). La talla y peso de la Merluza fueron calculados aplicando las ecuaciones de regresión lineal presentadas en Koen-Alonso *et al.* (1998) y González-Zevallos *et al.* (2010). En el caso de la Anchoíta y la Raneya se utilizaron ecuaciones sin publicar (Fernández *et al.* y Ibarra *et al.*, respectivamente). La talla y peso de las Nototenias, fueron estimados utilizando ecuaciones calculadas para *P. sima* (Ibarra *et al.*, datos sin publicar) dado su parentesco y similitud con *P. cornucola*. El largo de caparazón de la Langostilla (*Munida gregaria*) fue estimado a partir del peso de los ítems completos aplicando la ecuación presentada en Tapella y Lovrich (2006). La talla y peso del Diablillo (*Helcogrammoides cunninghami*) fueron estimados con ecuaciones presentadas en Navoa (2018). Para las especies de las cuales se encontraron restos parciales y no se dispone de regresiones lineales para estimar el largo total y peso del individuo consumido, se compararon sus tamaños visualmente con los individuos enteros y se utilizaron las mediciones de los ítems más similares obtenidas en el laboratorio para extrapolar y obtener la talla y peso. Los valores se presentan como medias (\pm DE).



Figura 2.2.3.2 Ejemplos de algunas de las especies presa halladas completas en los contenidos estomacales, medidas mediante calibre digital (arriba a la izquierda) o con ictiómetro (arriba a la derecha y fotos centrales).

Para hembras y machos en cada etapa se calculó para cada tipo de presa: (a) la frecuencia de ocurrencia porcentual (%FO), definida como el porcentaje de muestras en las cuales estuvo presente un determinado ítem presa en relación al número total de muestras estudiadas, (b) la importancia numérica (%FN), calculada como el porcentaje de individuos de un ítem presa en relación al número total de individuos de todos los ítems presa del total de muestras estudiadas, y (c) la importancia en peso (%P), calculada como el porcentaje en peso que aporta un determinado ítem presa en relación al peso total de todas las presas (Duffy y Jackson 1986).

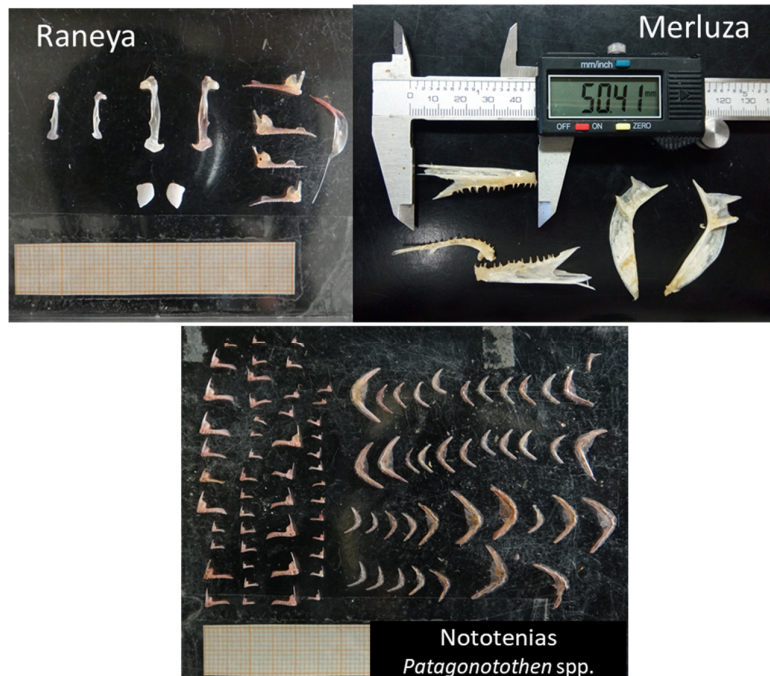


Figura 2.2.3.3 Imágenes tomadas para realizar la medición de cada hueso craneal o de la cintura escapular mediante el programa de uso libre ImageJ.

En cada colonia, la diferencia entre hembras y machos en la importancia en peso de las presas para cada etapa del ciclo reproductivo fue evaluada a través de un Análisis de Similitud (ANOSIM) de dos vías cruzadas con las variables predictivas sexo y etapa para obtener un análisis teniendo cuenta el posible efecto de la etapa. Luego dentro de cada etapa se realizaron pruebas de a pares para comparar la dieta de hembras y machos. Los datos del peso de las presas fueron transformados con la raíz cuadrada de modo que el análisis no esté dominado por valores de peso grandes de unas pocas especies (Clarke y Warwick 2001). Por otro lado, las posibles diferencias en el espectro de especies presa consumidas fueron evaluadas a través del ANOSIM de dos vías cruzadas con las variables predictivas sexo y etapa basado en la frecuencia de ocurrencia y posteriormente se realizaron pruebas de a pares entre sexos en cada etapa. En el ANOSIM, el estadístico R toma valores de cero o cercanos a cero cuando las similitudes entre grupos son altas, mientras que toma valores cercanos a -1 y 1 si existen diferencias entre los mismos. También se realizaron análisis de porcentaje de similitud (SIMPER) para determinar qué especies presa aportaron más a las diferencias halladas (Clarke 1993, Clarke y Warwick 2001). Los análisis ANOSIM y SIMPER se realizaron mediante el software PRIMER 6.1.6 (Clarke y Gorley 2006). Las

diferencias entre ambos sexos en el número de ítems presa y especies presa por contenido estomacal para cada etapa y colonia fueron evaluadas utilizando la prueba U de Mann–Whitney (Zar 1999). Se presentan la media, desviación estándar y rangos para cada variable.

2.2.4 Análisis de nicho isotópico

Un método complementario a los estudios de dieta convencionales es el análisis de isótopos estables de nitrógeno y carbono. Las proporciones de isótopos de nitrógeno (proporción de ^{15}N a ^{14}N , expresada como $\delta^{15}\text{N}$) exhiben un enriquecimiento gradual con las transferencias tróficas y son utilizadas para estimar la posición trófica de los organismos (Post 2002). Las proporciones de isótopos de carbono (proporción de ^{12}C a ^{13}C , expresada como $\delta^{13}\text{C}$) varían sustancialmente entre los productores primarios con diferentes vías fotosintéticas, pero cambian poco con las transferencias tróficas y, por lo tanto, $\delta^{13}\text{C}$ se puede utilizar para determinar las fuentes últimas de carbono en la dieta, lo que proporciona información sobre las estrategias y ubicaciones de los modos de alimentación (por ejemplo, en alta mar versus la costa, bénticos versus pelágicos) (DeNiro y Epstein 1981, Peterson y Fry 1987, Hobson y Welch 1992, Hobson *et al.* 1994, Newsome *et al.* 2007). Así, los valores de isótopos estables medidos en los tejidos de un consumidor están estrechamente relacionados con los de su dieta y proveen una representación total de todas las vías energéticas que tienen lugar en un organismo (Layman *et al.* 2007). El análisis de isótopos estables permite evaluar la alimentación del individuo a distintas escalas temporales según el tejido analizado (Phillips *et al.* 2014) y representan la dieta asimilada en lugar de la ingerida (Bearhop *et al.* 1999, Votier *et al.* 2003). Dentro de los tejidos metabólicamente activos, existen tejidos que integran información sobre la dieta en el corto plazo, días o semanas (p. ej., plasma unos pocos días, mientras que sangre completa y eritrocitos de 20–30 días) y tejidos que integran en el largo plazo, varios meses a años (p. ej., músculo y hueso). Entre las aves marinas, la vida media del ^{15}N en las células sanguíneas es de 10-15 días por lo que integran la información de la dieta de aproximadamente unos 20-30 días previos a la toma de la muestra (Bearhop *et al.* 2002, Barquete *et al.* 2013). A través de modelos de mezcla de isótopos estables, se puede cuantificar la contribución de las diversas fuentes de alimento asimiladas por el consumidor (Phillips *et al.* 2014). Para esto, se requiere entre otras cosas, del factor de discriminación trófica que indica la diferencia isotópica entre los tejidos de un consumidor y su dieta. Debido a que en la actualidad se carece del factor de discriminación trófica del Cormorán Impe-

rial, y la exploración de los factores de discriminación subrogantes no brindó resultados satisfactorios para interpretar los resultados, se decidió no evaluar la composición de la dieta en base a modelos de mezcla en esta tesis.

Al área conformada por los valores isotópicos del nitrógeno y carbono utilizados como coordenadas se la define como nicho isotópico y el mismo puede ser utilizado como una aproximación al nicho trófico (Newsome *et al.* 2007). Por lo tanto, el nicho isotópico integra datos espaciales y temporales, los cuales pueden ser difíciles de recopilar solo mediante el clásico estudio de contenidos estomacales. De este modo, es posible evaluar los cambios en la amplitud y la posición del nicho isotópico (Jackson *et al.* 2011) que puedan surgir en respuesta a las fluctuaciones en la disponibilidad de recursos o a la utilización diferencial de los mismos. Sin embargo, este enfoque tiene una capacidad limitada para determinar el tipo, talla o cantidad de presa consumida cuando los individuos se alimentan de presas de niveles tróficos similares, por lo que resulta más adecuado combinar una cuantificación cuidadosa de los contenidos estomacales con la técnica de análisis de isótopos estables (Barrett *et al.* 2007, Karnovsky *et al.* 2012).

Para evaluar el nicho isotópico de hembras y machos de Cormorán Imperial se tomaron muestras de sangre completa (Figura 2.2.2.2). Se colectaron un total de 43 muestras en la colonia de Islas Blancas y un total de 37 en la colonia de Punta León. La mayoría de las muestras colectadas corresponden a los mismos individuos capturados para el análisis de dieta convencional, pero se tomaron 5 individuos adicionales para incrementar el número de muestras. En la colonia de Islas Blancas se tomaron muestras de 10 hembras y 10 machos del 4 al 6 de diciembre (etapa tardía de incubación) y de 13 hembras y 10 machos del 4 al 6 de enero (etapa tardía de pichones, correspondiente a pichones de más de 28 días de edad), las cuales reflejaron la dieta de los cormoranes durante los periodos de incubación y crianza de pichones, respectivamente. En la colonia de Punta León se obtuvieron muestras de 10 hembras y 6 machos el 26 de noviembre y de 10 hembras y 11 machos el 23 de diciembre, las cuales también reflejaron la dieta de los cormoranes durante la incubación y periodo de crianza de pichones, respectivamente.

Las muestras de sangre completa de cada individuo (0,1–0,5 ml) fueron extraídas de la vena braquial del ala utilizando jeringas de 1 ml con agujas 27 G y se conservaron en un tubo con alcohol 70% (Hobson *et al.* 1997). No se aplicaron correcciones matemáticas para el efecto del etanol dado que la mayoría de los autores no han encontrado efectos significativos sobre la señal de carbono en distintas especies de aves (Hobson *et al.* 1997, Halley *et al.* 2008, Therrien *et al.* 2011).

A modo de referencia, se obtuvieron muestras del músculo de algunas de las presas que se hallaron en buen estado en los regurgitados inducidos en las colonias de Punta León e Islas Blancas, además de en la Isla Vernaci Este (45°11'S, 66°30'O ubicada en el norte del Golfo San Jorge, a unos 80 km al sur de Islas Blancas y 285 km al sur de Punta León; C. Ibarra, datos inéditos), y de ejemplares obtenidos del descarte de buques pesqueros costeros que operan en el sector al sur del puerto de Rawson, Chubut (Tabla 2.2.4.1). Las muestras se conservaron congeladas y luego fueron procesadas de igual forma que las muestras de sangre.

Tabla 2.2.4.1 Valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (\pm DE) de muestras de músculo de especies presa del Cormorán Imperial.

Presas	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	Fuente	Lugar	Fecha
Merluza (<i>Merluccius hubbsi</i>)	-17,45 \pm 0,18	18,18 \pm 0,52	descarte	Rawson	Ene 2020
Anchoíta (<i>Engraulis anchoita</i>)	-18,06 \pm 0,57	15,38 \pm 0,44	descarte	Rawson	Ene 2020
Langostino (<i>Pleoticus muelleri</i>)	-17,57 \pm 0,16	15,12 \pm 0,37	descarte	Rawson	Ene 2020
Langostino (<i>Pleoticus muelleri</i>)	-17,01 \pm 0,32	14,99 \pm 0,75	estómago	I. Blancas	Dic 2019
Raneya (<i>Raneya brasiliensis</i>)	-16,96 \pm 0,41	17,93 \pm 0,47	estómago	Punta León	Dic 2019
Camuflado					
(<i>Ribeiroclinus eigenmanni</i>)	-17,19 \pm 0,31	17,55 \pm 0,43	estómago	Punta León	Dic 2019
Langostilla (<i>Munida gregaria</i>)	-17,76 \pm 0,87	15,64 \pm 0,87	estómago	I. Vernaci	Ene 2020
Nototenias (<i>Patagonotothen</i> spp.)	-16,59 \pm 2,18	18,22 \pm 0,63	estómago	I. Vernaci	Ene 2020

En el laboratorio, las muestras fueron secadas en estufa a 60 °C aproximadamente por unas 24–48 horas, dependiendo del volumen de líquido total. Luego se pulverizaron y homogeneizaron en un mortero (Hobson *et al.* 1997). Se tomaron submuestras de 1 \pm 0,2 mg utilizando una balanza de precisión (\pm 0,0001 mg) y se colocaron dentro de una cápsula de estaño. El análisis de las muestras fue realizado en el Stable Isotope Facility de la Universidad de California, Davis (Estados Unidos). La abundancia de los isotopos estables se presenta expresada en notación δ en unidades por mil (‰), de acuerdo con la siguiente ecuación:

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

donde X es ^{13}C o ^{15}N , y R es la relación correspondiente de $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$. El valor de R estándar es relativo a la Belemnita PeeDee de Viena (VPDB) para ^{13}C y en nitrógeno atmosférico N_2 para ^{15}N . Los estándares utilizados por el laboratorio fueron Harina de Alfalfa, Harina de Amaranto, Hígado Bovino, Cafeína, Quitina, Alanina Enriquecida, Ácido Glutámico variantes GLAC y GLU, Queratina y Polvo de Nylon (NYPOW). Los valores analíticos medios de precisión observados fueron $\pm 0,05\%$ y $\pm 0,04\%$, para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, respectivamente.

Como procedimiento de rutina se controló que la relación C:N fuera $\leq 3,5$ en todas las muestras, dado que una mayor relación indicaría concentraciones de lípidos empobrecidos en ^{13}C más altas que las esperadas para muestras de sangre completa (Bearhop *et al.* 2000, Cherel *et al.* 2005a, 2005b), y en ningún caso fue necesario aplicar las correcciones.

Los datos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de cada grupo fueron explorados visualmente mediante la construcción de gráficos boxplot, los cuales permiten hacer una exploración rápida de la varianza de cada grupo. Los nichos isotópicos se evaluaron utilizando el marco de prueba de hipótesis propuesta por Turner *et al.* (2010) utilizando modelos lineales anidados y procedimientos de permutación residual. La posición del nicho de cada sexo, el cual indica los tipos de recursos consumidos, fue evaluada a través del análisis bivariado (de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en conjunto) del centroide complementado con un análisis univariado de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en un marco frecuentista (Hammerschlag-Peyer *et al.* 2011). La localización del centroide representa la posición donde el nicho isotópico está centrada en el espacio isotópico y, si el valor absoluto de cada grupo (DE) es distinto de cero, se considera que los grupos tienen diferente posición de nicho (ver Turner *et al.* 2010 para más detalles estadísticos). A continuación, para determinar el causante isotópico de las diferencias en la posición del nicho bivariado, los valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ fueron comparados utilizando pruebas paramétricas o no paramétricas, dependiendo si se cumplían los supuestos, para detectar cuál eje isotópico contribuyó a las diferencias observadas (Hammerschlag-Peyer *et al.* 2011).

La amplitud de nicho, la cual indica la variedad de recursos consumidos, fue evaluada a través del análisis bivariado de los $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en conjunto, complementado con un análisis univariado de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ por separado para determinar cuál eje condujo al cambio de nicho observado (Hammerschlag-Peyer *et al.* 2011). Para describir la dispersión de los datos se utilizaron los parámetros propuestos por Layman *et al.* (2007). La distancia media al centroide (DMC) es un indicador de la amplitud de nicho y muestra la diversidad de presas consumidas, y la dis-

tancia media al vecino más cercano (DMVC) muestra una medida de la densidad total del empaquetamiento de presas (Turner *et al.* 2010). Cuando hubo diferencias significativas en la DMC, se realizó un análisis univariado de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ mediante una prueba de Bartlett para determinar cuál eje contribuyó a las diferencias observadas en la amplitud de nicho (Hammerschlag-Peyer *et al.* 2011).

Mediante el enfoque Bayesiano basado en métricas de elipses multivariadas (paquete *SIBER*, Jackson *et al.* 2011) se construyeron las “convex hull” para estimar la menor área total (AT) del nicho que contiene a todos los individuos en el espacio isotópico y puede ser interpretada como una medida del nicho isotópico total de una población (Layman *et al.* 2007). La amplitud de nicho para cada sexo fue estimada utilizando un análisis de elipses bayesianas, el cual genera áreas estándar de la elipse (AEE) equivalentes a desviaciones estándar del análisis univariado (Jackson *et al.* 2011). Se utilizaron valores de AEE corregidos para muestras pequeñas (AEE_c) y se generaron estimadores bayesianos de AEE (AEE_b) para poner a prueba las diferencias en el nicho isotópico mediante la comparación de los intervalos de confianza (IC) del 95%. Los valores de AEE calculadas al 40% pueden ser interpretados como el núcleo del nicho de forrajeo de una población. La probabilidad de superposición del nicho (superposición de las elipses) se estimó como la probabilidad de que un individuo de un determinado sexo se encuentre en la región del nicho del otro con un alfa del 95% (paquete *nicheROVER*, Swanson *et al.* 2015). Todos los análisis fueron realizados con el software de acceso libre R 4.0.2 (R Core Team 2022). Previo a los análisis, se examinó la normalidad de los datos mediante la prueba de Shapiro-Wilks y la homogeneidad de la varianza mediante la prueba de Levene, suponiendo un nivel de significación de $\alpha = 0,05$ (paquete *car*, Fox *et al.* 2007).

2.3 Resultados

2.3.1 Composición de la dieta en hembras y machos

Se recolectó un total de 117 muestras de contenidos estomacales de adultos reproductores, correspondientes a 30 hembras y 30 machos en la colonia Islas Blancas y 31 hembras y 26 machos en la colonia Punta León. Con la excepción de un grupo (machos en la etapa de incubación en Punta León), todas las curvas de acumulación de ítems presa (ver 2.5 Anexo) alcanzaron una meseta, lo que indicó que el muestreo fue suficiente para caracterizar la composición de la dieta en ambos sexos.

Islas Blancas

En la colonia de Islas Blancas, las presas más frecuentes de las hembras en todas las etapas fueron las Nototenuas (%FO = 30,0–70,0%) a excepción de la Merluza durante la etapa de crianza de pichones grandes (%FO = 60%) (Tabla 2.3.1.1). Estas presas mostraron contribuciones numéricas mayores al 21,9%, seguidas por el Diablillo (%FN = 20,7%) durante la incubación y la Langostilla durante las etapas de crianza de pichones chicos y grandes (%FN = 26,1% y 18,1%, respectivamente) mientras que la Merluza mostró una contribución numérica de %FN = 7,9% en crianza de pichones grandes (pocos ítems de tallas grandes, ver a continuación) (Tabla 2.3.1.2). La presa más frecuente en los machos fue la Merluza durante las tres etapas evaluadas (%FO > 70%), y mientras esta presa tuvo también las mayores contribuciones numéricas durante las etapas de pichones chicos y grandes (%FN = 79,4% y 77,8%, respectivamente), el Langostino mostró la mayor contribución numérica durante la etapa de incubación (%FN = 44,7%) (Tablas 2.3.1.1 y 2.3.1.2).

Durante las etapas de incubación y crianza de pichones chicos, las Nototenuas fueron la principal presa de las hembras en términos de importancia en peso (%P = 23,8% y 29,1%, respectivamente), seguidas por los Pulpos (%P = 15,8%) durante la etapa de incubación y por la Merluza (%P = 24,9%) durante la etapa de crianza de pichones chicos (Figura 2.3.1.1). Durante la etapa de crianza de pichones grandes, la Merluza tuvo la mayor contribución en la dieta de las hembras (%P = 68,3%). La presa principal de los machos durante todas las etapas fue la Merluza (%P = 77,5–93,8%) (Figura 2.3.1.1). En todas las etapas se observaron diferencias significativas entre la composición de la dieta de hembras y machos en términos de importancia en peso (ANOSIM dos vías cruzadas, R Global = 0,397 $p < 0,01$). El análisis SIMPER basado en la importancia en peso indicó que en todas las etapas la disimilitud promedio entre hembras y machos fue de 79,56%. Las pruebas de a pares indicaron fuertes diferencias entre sexos en incubación (ANOSIM, $R = 0,63$, $p < 0,01$; SIMPER, % disimilitud promedio = 94,33%) y crianza de pichones chicos (ANOSIM, $R = 0,46$, $p < 0,01$; SIMPER, % disimilitud promedio = 85,79%), y menores diferencias en la crianza de pichones grandes (ANOSIM, $R = 0,095$, $p = 0,049$; SIMPER, % disimilitud promedio = 51,83%). En general, la dieta de las hembras estuvo complementada por un gran número de presas secundarias (por ejemplo, todas con %FN < 10%) pertenecientes a peces, crustáceos, cefalópodos, poliquetos y equiúridos, mientras que los machos consumieron un bajo número de ítems presa complementarias, principalmente peces.

Tabla 2.3.1.1 Frecuencia de ocurrencia (%) de las presas halladas en los contenidos estomacales de hembras y machos de Cormorán Imperial en diferentes etapas del ciclo reproductivo en Islas Blancas en 2019. n = número de contenidos estomacales.

Presas	Incubación		Pichones chicos		Pichones grandes	
	Hembra n = 10	Macho n = 10	Hembra n = 10	Macho n = 10	Hembra n = 10	Macho n = 10
Peces	100,0	90,0	90,0	100,0	100,0	100,0
Merluza (<i>Merluccius hubbsi</i>)	0,0	70,0	20,0	90,0	60,0	100,0
Nototénias (<i>Patagonotothen</i> spp.)	60,0	0,0	70,0	0,0	30,0	0,0
Camuflado (<i>Ribeiroclinus eigenmanni</i>)	60,0	0,0	40,0	0,0	30,0	0,0
Raneya (<i>Raneya brasiliensis</i>)	10,0	10,0	0,0	10,0	10,0	0,0
Escrófalo (<i>Sebastes oculatus</i>)	10,0	0,0	10,0	0,0	20,0	0,0
Acorazado (<i>Agonopsis chiloensis</i>)	20,0	0,0	40,0	0,0	20,0	0,0
Pez Piedra (<i>Triathalassothia argentina</i>)	10,0	0,0	10,0	10,0	0,0	0,0
Diablillo (<i>Helcogrammoides cunninghami</i>)	60,0	0,0	40,0	0,0	30,0	0,0
Castañeta (<i>Nemadactylus bergi</i>)	10,0	0,0	40,0	0,0	30,0	10,0
Pez Aguja (<i>Leptonotus blainvillanus</i>)	10,0	10,0	20,0	0,0	0,0	0,0
Lenguados (Paralichthyidae)	0,0	0,0	0,0	0,0	10,0	0,0
Viuda (<i>Austrolycus laticinctus</i>)	0,0	10,0	10,0	0,0	20,0	0,0
Testolín Rojo (<i>Prionotus nudigula</i>)	0,0	0,0	10,0	0,0	0,0	0,0
Mixine (<i>Myxine australis</i>)	20,0	20,0	10,0	0,0	20,0	10,0
Crustáceos	70,0	70,0	70,0	0,0	40,0	10,0
Langostino (<i>Pleoticus muelleri</i>)	10,0	70,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Camarón (<i>Nauticaris magellanica</i>)	20,0	0,0	10,0	0,0	0,0	0,0
Camarón (<i>Austropandalus grayi</i>)	20,0	0,0	20,0	0,0	0,0	0,0
Camarón (<i>Betaeus truncatus</i>)	10,0	0,0	10,0	0,0	0,0	0,0
Cangrejo Peludo (<i>Peltarion spinosulum</i>)	30,0	0,0	10,0	0,0	0,0	0,0
Langostilla (<i>Munida gregaria</i>)	30,0	0,0	50,0	0,0	40,0	10,0
Cefalópodos	60,0	20,0	40,0	20,0	40,0	10,0
Octopodidae	50,0	20,0	40,0	20,0	40,0	10,0
Calamares (<i>Semirossia tenera</i>)	20,0	0,0	0,0	0,0	10,0	0,0
	0,0	0,0	0,0	0,0	20,0	0,0
Poliquetos	40,0	0,0	0,0	0,0	20,0	10,0
Eunicidae	50,0	0,0	10,0	0,0	20,0	10,0
Nereis	40,0	0,0	10,0	0,0	20,0	0,0
Polynoidae	20,0	0,0	10,0	0,0	0,0	0,0
Echiura	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

Tabla 2.3.1.2 Importancia numérica (%) de las presas halladas en los contenidos estomacales de hembras y machos de Cormorán Imperial en diferentes etapas del ciclo reproductivo en Islas Blancas en 2019. n = número de ítems presa.

Presas	Incubación		Pichones chicos		Pichones grandes	
	Hembra n = 468	Machos n = 38	Hembra n = 284	Macho n = 34	Hembra n = 215	Macho n = 36
Peces	70,9	47,4	68,7	94,1	68,8	86,1
Merluza (<i>Merluccius hubbsi</i>)	0,0	34,2	1,1	79,4	7,9	77,8
Nototenias (<i>Patagonotothen</i> spp.)	30,8	0,0	36,3	0,0	21,9	0,0
Camuflado (<i>Ribeiroclinus eigenmanni</i>)	13,9	0,0	3,9	0,0	7,0	0,0
Raneya (<i>Raneya brasiliensis</i>)	0,2	2,6	0,0	5,9	7,0	0,0
Escrófalo (<i>Sebastes oculatus</i>)	1,3	0,0	2,5	0,0	4,7	0,0
Acorazado (<i>Agonopsis chiloensis</i>)	1,5	0,0	3,2	0,0	4,7	0,0
Pez Piedra (<i>Triathalassothia argentina</i>)	0,4	0,0	0,4	8,8	0,0	0,0
Diablillo (<i>Helcogrammoides cunninghami</i>)	20,7	0,0	7,7	0,0	4,7	0,0
Castañeta (<i>Nemadactylus bergi</i>)	0,2	0,0	8,5	0,0	4,2	5,6
Pez Aguja (<i>Leptonotus blainvillanus</i>)	0,2	2,6	3,5	0,0	0,0	0,0
Lenguados (Paralichthyidae)	0,0	0,0	0,0	0,0	3,7	0,0
Viuda (<i>Austrolycus laticinctus</i>)	0,0	2,6	1,1	0,0	0,9	0,0
Testolín Rojo (<i>Prionotus nudigula</i>)	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0
Mixine (<i>Myxine australis</i>)	1,7	5,3	0,4	0,0	2,3	2,8
Crustáceos	10,7	44,7	28,5	0,0	18,1	8,3
Langostino (<i>Pleoticus muelleri</i>)	0,9	44,7	0,0	0,0	0,0	0,0
Camarón (<i>Nauticaris magellanica</i>)	0,6	0,0	0,7	0,0	0,0	0,0
Camarón (<i>Austropandalus grayi</i>)	0,6	0,0	1,1	0,0	0,0	0,0
Camarón (<i>Betaeus truncatus</i>)	0,2	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0
Cangrejo Peludo (<i>Peltarion spinosulum</i>)	0,6	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0
Langostilla (<i>Munida gregaria</i>)	7,7	0,0	26,1	0,0	18,1	8,3
Cefalópodos	3,6	7,9	2,1	5,9	7,9	2,8
Octopodidae	2,4	7,9	2,1	5,9	6,5	2,8
Calamares	1,3	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0
<i>Semirossia tenera</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	0,9	0,0
Poliquetos	14,5	0,0	0,7	0,0	5,1	2,8
Eunicidae	11,3	0,0	0,0	0,0	4,2	2,8
Nereis	2,8	0,0	0,4	0,0	0,9	0,0
Polynoidae	0,4	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0
Echiura	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

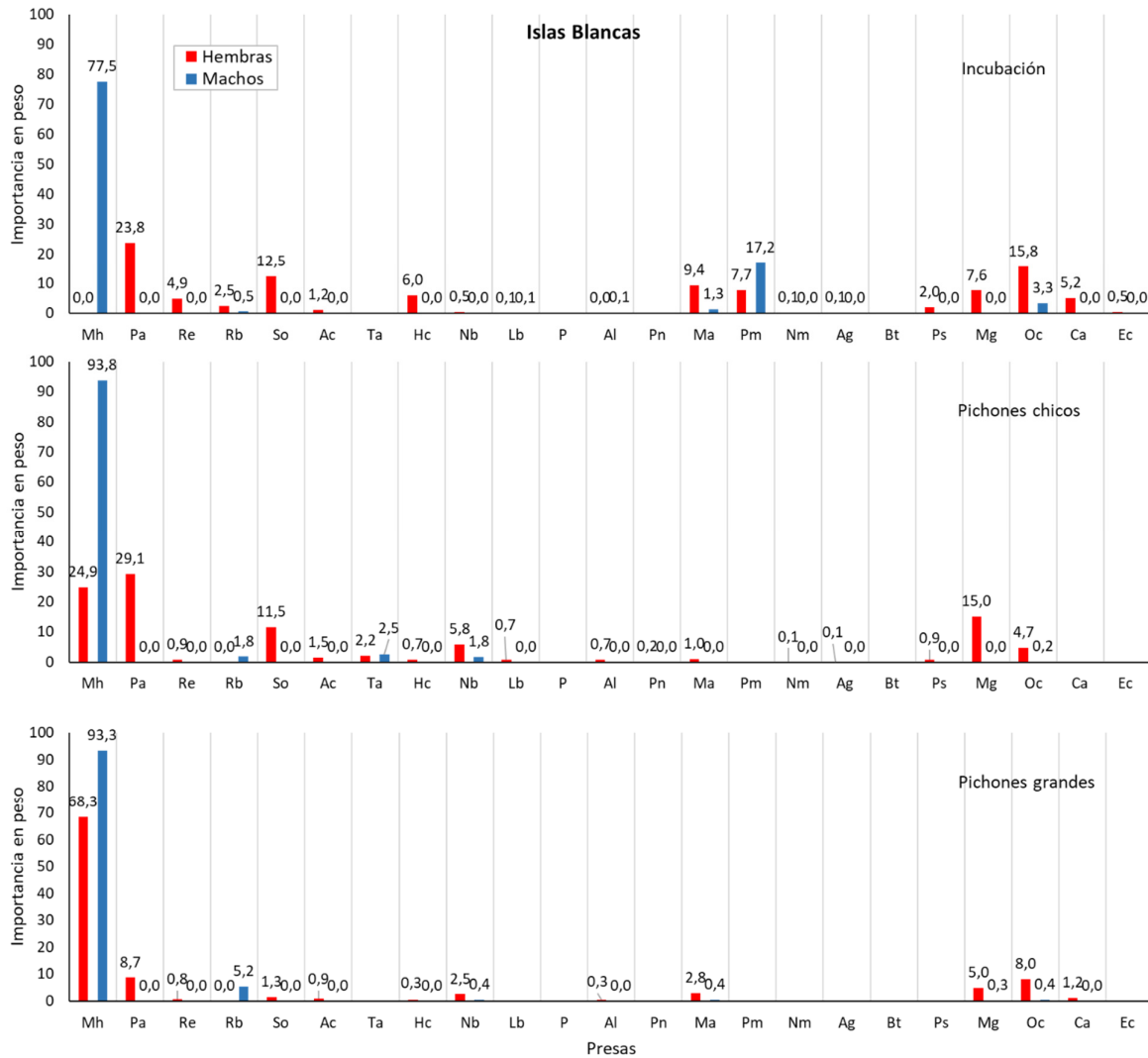


Figura 2.3.1.1 Importancia en peso (%P) de las presas registradas en los contenidos estomacales de hembras y machos de Cormorán Imperial durante tres etapas del ciclo reproductivo en Islas Blancas en 2019. **Mh** Merluza (*Merluccius hubbsi*), **Pa** Nototenias (*Patagonotothen* spp.), **Re** Camuflado (*Riberoclinus eigenmanni*), **Rb** Raneya (*Raneya brasiliensis*), **So** Escrófalo (*Sebastes oculatus*), **Ac** Acorazado (*Agonopsis chiloensis*), **Ta** Pez Piedra (*Triathalassothia argentina*), **Hc** Diablillo (*Helcogrammoides cunninghami*), **Nb** Castañeta (*Nemadactylus bergi*), **Lb** Pez Aguja (*Leptonotus blainvillleanus*), **Al** Viuda (*Austrolycus laticinctus*), **Pn** Testolín Rojo (*Prionotus nudigula*), **Ma** Mixines (*Myxine australis*), **Pm** Langostino (*Pleoticus muelleri*), **Nm** *Nauticar* *magellanica*, **Ag** *Austropandalus grayi*, **Bt** *Betaeus truncatus*, **Ps** Cangrejo Peludo (*Peltarion spinosulum*), **Mg** Langostilla (*Munida gregaria*), **Oc** Pulpos (Octopodidae), **Ca** Calamares, **Ec** Echiura.

El espectro de presas consumidas por cada sexo difirió significativamente en todas las etapas del ciclo reproductivo (ANOSIM dos vías cruzadas basado en la frecuencia de ocurrencia, R Global = 0,42, $p < 0,001$). El análisis SIMPER basado en la frecuencia de ocurrencia indicó que a lo largo de todas las etapas evaluadas la disimilitud promedio entre hembras y machos fue de 77,4%. Las pruebas de a pares basadas en la frecuencia de ocurrencia indicaron fuertes diferencias entre sexos en incubación (ANOSIM, $R = 0,67$, $p < 0,01$, SIMPER, % disimilitud promedio = 94,46%) y crianza de pichones chicos (ANOSIM, $R = 0,483$, $p < 0,01$; SIMPER, % disimilitud promedio = 85,05%), y menores diferencias en la crianza de pichones grandes (ANOSIM, $R = 0,116$, $p = 0,05$; SIMPER, % disimilitud promedio = 52,76%). Los machos presentaron un número significativamente menor de especies presa por contenido estomacal que las hembras en todas las etapas (Mann-Whitney, $U_{INC} = 92$, $p < 0,01$, $U_{YC} = 85,5$, $p < 0,01$; $U_{OC} = 74$, $p = 0,02$; Tabla 2.3.1.3). Los machos también presentaron un menor número de ítems presa por contenido estomacal que las hembras en todas las etapas (Mann-Whitney, $U_{INC} = 100$, $p < 0,01$, $U_{YC} = 89,5$, $p < 0,01$; $U_{OC} = 74,5$, $p = 0,03$; Tabla 2.3.1.3), observándose la mayor diferencia durante la etapa de incubación (hembras = $46,7 \pm 43,3$ ítems presa; machos = $3,8 \pm 1,5$ ítems presa).

Tabla 2.3.1.3 Espectro de especies de presa y número medio de ítems presa por contenido estomacal de hembras y machos de Cormorán Imperial reproduciendo en Islas Blancas en 2019.

Media \pm desvío con rango entre paréntesis. n = número de contenidos estomacales.

	Sexo	N	Incubación	Pichones chicos	Pichones grandes
Número de especies	Hembra	10	22	20	17
	Macho	10	7	4	6
Número de especies por contenido estomacal	Hembra	10	$5,7 \pm 3$ (3–10)	$4,8 \pm 3,3$ (1–10)	$4,3 \pm 3,5$ (1–10)
	Macho	10	$2,1 \pm 1,5$ (1–6)	$1,3 \pm 0,7$ (1–3)	$1,5 \pm 1,3$ (1–5)
Número de ítems presa por contenido estomacal	Hembra	10	$46,7 \pm 43,3$ (10–129)	$28 \pm 18,2$ (2–63)	$21,3 \pm 21,6$ (1–65)
	Macho	10	$3,8 \pm 1,5$ (2–7)	$3,4 \pm 2,4$ (2–9)	$3,6 \pm 2,7$ (1–11)

La talla media general de los peces consumidos por cada sexo fue diferente, resultando en el consumo de tallas significativamente menores por parte de las hembras en las tres etapas (Mann-Whitney, $U_{INC} = 1686$, $p < 0,01$; $U_{YC} = 3968,5$, $p < 0,01$; $U_{OC} = 1815$, $p < 0,01$, Figura 2.3.1.2 y Tabla 2.3.1.4). Solo para la Merluza se pudo obtener un tamaño de muestra adecuado para

comparar las tallas consumidas por hembras y machos durante la crianza de pichones grandes. En este caso, el promedio de tallas de las Merluzas consumidas por los machos ($25,3 \pm 4,5$ cm, rango = 16,4–33,8) fue similar a las consumidas por las hembras ($24,7 \pm 3,7$ cm, rango = 19,3–33,2) (ANOVA de una vía, $F(1,43) = 0,21$, $p = 0,65$).

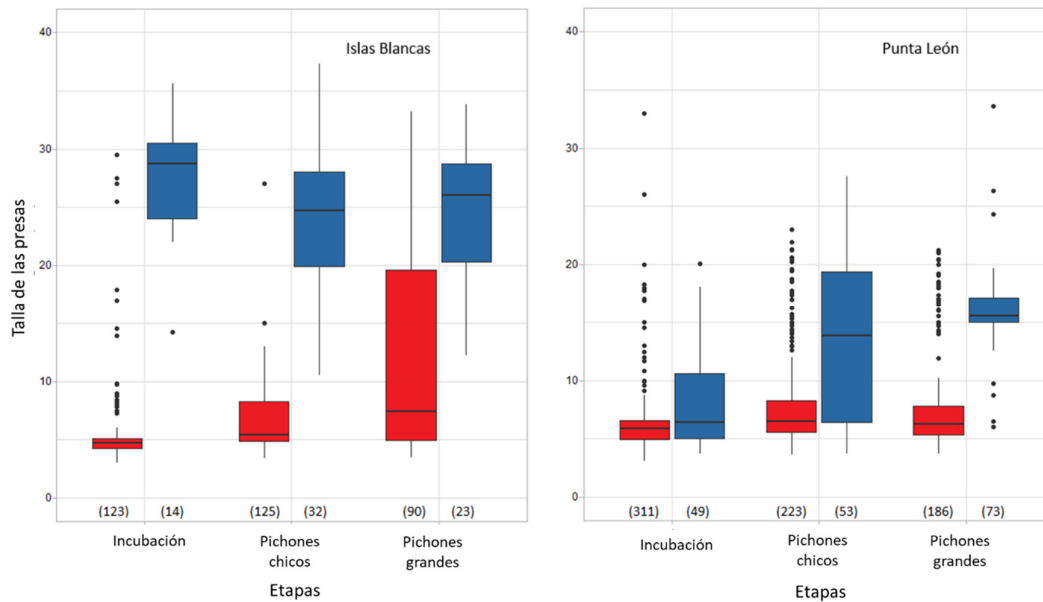


Figura 2.3.1.2 Talla media de los peces consumidos por las hembras (rojo) y machos (azul) de Cormorán Imperial durante tres etapas del ciclo reproductivo en Islas Blancas y Punta León en 2019. El número total de ítems presa se presenta entre paréntesis. El valor de la mediana se muestra mediante la línea horizontal en las cajas. Los límites inferior y superior de la caja indican los cuartiles de 25% y 75%. Las líneas de bigotes se extienden hasta los valores máximo y mínimo y los valores atípicos se representan mediante puntos.

Tabla 2.3.1.4 Talla (largo total en cm; media \pm desviación estándar con rangos entre paréntesis) de las presas registradas en los contenidos estomacales de hembras y machos de Cormorán Imperial reproduciendo en Islas Blancas en 2019. Solo se incluyeron registros con cuatro o más elementos en dos o más muestras por etapa. n = número de individuos medidos.

Presas	Sexo	Incubación	Pichones chicos	Pichones grandes
Merluza (<i>Merluccius hubbsi</i>)	Hembra	---	---	24,7 \pm 3,7 (19,3–33,2) n = 23
	Macho	28,6 \pm 4,7 (21,9–35,6) n = 11	26,0 \pm 6,3 (14–37,3) n = 27	25,3 \pm 4,5 (16,5–33,8) n = 22
Nototenias (<i>Patagonotothen</i> spp.)	Hembra	4,8 \pm 1,3 (4,1–7,1) n = 5	9,1 \pm 1,9 (4,8–10,4) n = 8	6,7 \pm 2,3 (4,6–10,6) n = 14
Diablillo (<i>Helcogrammoides cunninghami</i>)	Hembra	4,2 \pm 0,7 (3–5,5) n = 19	4,1 \pm 0,5 (3,4–4,9) n = 6	---
Langostilla (<i>Munida gregaria</i>)*	Hembra	1,6 \pm 0,2 (1,4–1,7) n = 6	1,6 \pm 0,2 (1,2–2) n = 61	1,6 \pm 0,1 (1,4–1,9) n = 17
Camuflado (<i>Riberoclinus eigenmanni</i>)	Hembra	4,7 \pm 0,8 (3,7–6) n = 14	5,2 \pm 1,0 (3,6–6) n = 6	5,3 \pm 1,0 (4–6,6) n = 9
Acorazado (<i>Agonopsis chilensis</i> **)	Hembra	---	---	6,0 \pm 0,7 (4,9–7) n = 6
Castañeta (<i>Nemadactylus bergi</i>)	Hembra	---	9,1 \pm 0,4 (8,4–9,5) n = 7	---

* Largo de caparazón

** Largo estándar

Punta León

En la colonia de Punta León, el Camuflado (*Riberoclinus eigenmanni*) fue la presa más frecuente en las hembras en todas las etapas (%FO = 80–100%), mostrando además la mayor contribución numérica en todas las etapas (%FN = 52,3–76,8%), seguido por la Raneya (%FN = 4,2–8,1%) (Tablas 2.3.1.5 y 2.3.1.6). La especie presa con mayor importancia numérica en la dieta de los machos durante la incubación fue el Camuflado (%FN = 32,9%), seguida por el Pez Piedra (%FN = 26,0%) y la Raneya (%FN = 16,4%) (Tabla 2.3.1.6). Durante la etapa de crianza de pichones chicos, el Camuflado también mostró la mayor contribución numérica (%FN = 25,6%), seguido por la Raneya (%N = 16,7%), mientras que durante la crianza de pichones grandes la Anchoíta mostró la mayor importancia numérica (%FN = 68,5%) seguida por la Raneya (%FN = 14,6%) (Tabla 2.3.1.6).

Durante la incubación, el Camuflado fue la presa dominante en la dieta de las hembras en términos de importancia en peso (%P = 38,9%), seguido por la Raneya (%P = 32,6%) y el Pez Piedra (%P = 12,6%) (Figura 2.3.1.3). Durante las etapas de crianza de pichones chicos y grandes, la Raneya fue la presa dominante (%P = 48,6% y 40,2%, respectivamente), seguida por el Camu-

flado durante la crianza de pichones chicos (%P = 26,5%) y la Merluza durante la crianza de pichones grandes (%P = 18,7%) (el valor para esta última especie se debe al consumo de solo dos ítems presa en un mismo regurgitado). En los machos, la Raneya fue la presa dominante en la dieta en términos de importancia en peso durante la etapa de incubación (%P = 31,5%), seguida por la Merluza (%P = 20,2%) (el valor de esta presa se debe al consumo de un solo ítem presa) (Figura 2.3.1.3). La Merluza fue la presa principal en la dieta de los machos durante las etapas de crianza de pichones chicos y grandes (%P = 59,7% y 48,4%, respectivamente), seguida por la Raneya durante la etapa de crianza de pichones chicos (%P = 23,3%) y la Anchoíta durante la crianza de pichones grandes (%P = 41,3%). La composición de dieta en términos de importancia en peso fue significativamente diferente entre hembras y machos en todas las etapas del ciclo reproductivo (ANOSIM dos vías cruzadas, R Global = 0,387, $p < 0,01$) y la disimilitud promedio (SIMPER) entre hembras y machos fue de 78,31%. Las pruebas de a pares indicaron fuertes diferencias entre sexos en todas las etapas (incubación: ANOSIM, R = 0,575, $p < 0,01$, SIMPER, % disimilitud promedio = 80,15%; crianza de pichones chicos: ANOSIM, R = 0,444, $p < 0,01$, SIMPER, % disimilitud promedio = 75,07%; crianza de pichones grandes: ANOSIM, R = 0,267, $p = 0,013$, SIMPER, % disimilitud promedio = 80,88%).

Tabla 2.3.1.5 Frecuencia de ocurrencia (%) de las presas hallados en los contenidos estomacales de hembras y machos de Cormorán Imperial en diferentes etapas del ciclo reproductivo en Punta León en 2019. n = número de contenidos estomacales.

Presas	Incubación		Pichones chicos		Pichones grandes	
	Hembra n = 10	Macho n = 5	Hembra n = 11	Macho n = 10	Hembra n = 10	Macho n = 11
Peces	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Anchoíta (<i>Engraulis anchoita</i>)	0,0	20,0	18,2	20,0	40,0	63,6
Merluza (<i>Merluccius hubbsi</i>)	10,0	20,0	0,0	60,0	10,0	45,5
Camuflado (<i>Ribeiroclinus eigenmanni</i>)	100,0	40,0	100,0	30,0	80,0	18,2
Raneya (<i>Raneya brasiliensis</i>)	80,0	20,0	100,0	50,0	70,0	27,3
Escrófalo (<i>Sebastes oculatus</i>)	10,0	20,0	0,0	10,0	10,0	0,0
Acorazado (<i>Agonopsis chiloensis</i>)	40,0	20,0	27,3	0,0	30,0	0,0
Pez Piedra (<i>Triathalassothia argentina</i>)	40,0	20,0	45,5	20,0	40,0	18,2
Diablillo (<i>Helcogrammoides cunninghami</i>)	20,0	0,0	0,0	0,0	10,0	0,0
Castañeta (<i>Nemadactylus bergi</i>)	0,0	20,0	36,4	30,0	30,0	0,0
Cocherito (<i>Dules auriga</i>)	10,0	0,0	27,3	10,0	20,0	0,0
Mero (<i>Acanthistius patachonicus</i>)	20,0	0,0	9,1	20,0	0,0	0,0
Lenguados (Paralichthyidae)	10,0	40,0	27,3	50,0	0,0	9,1
Turco (<i>Pinguipes brasilianus</i>)	30,0	60,0	63,3	30,0	50,0	0,0
Testolín Rojo (<i>Prionotus nudigula</i>)	0,0	0,0	0,0	20,0	0,0	0,0
Pez Palo (<i>Percophis brasiliensis</i>)	0,0	0,0	0,0	10,0	0,0	0,0
Mixine (<i>Myxine australis</i>)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	9,1
Crustáceos	50,0	20,0	9,1	0,0	50,0	9,1
Langostino (<i>Pleoticus muelleri</i>)	10,0	20,0	0,0	0,0	0,0	9,1
Camarón (<i>Nauticaris magellanica</i>)	0,0	0,0	0,0	0,0	10,0	0,0
Camarón (<i>Austropandalus grayi</i>)	0,0	0,0	9,1	0,0	0,0	0,0
Cangrejo Araña (<i>Eurypodius latreillei</i>)	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Pachycheles chubutensis</i>	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Estomatópodo (<i>Pterygosquilla armata armata</i>)	0,0	0,0	0,0	0,0	10,0	0,0
Crustáceos no identificados	30,0	0,0	0,0	0,0	30,0	0,0
Cefalópodos	10,0	0,0	18,2	0,0	10,0	0,0
Octopodidae	0,0	0,0	9,1	0,0	10,0	0,0
Calamares	0,0	0,0	9,1	0,0	0,0	0,0
Cefalópodos no identificados	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Poliquetos	20,0	0,0	36,4	20,0	30,0	0,0
Eunicidae	20,0	0,0	18,2	10,0	30,0	0,0
Nereis	0,0	0,0	0,0	0,0	10,0	0,0
Polynoidae	10,0	0,0	36,4	10,0	10,0	0,0

Tabla 2.3.1.6 Importancia numérica (%) de las presas hallados en los contenidos estomacales de hembras y machos de Cormorán Imperial en diferentes etapas del ciclo reproductivo en Punta León en 2019. n = número de presas.

Presas	Incubación		Pichones chicos		Pichones grandes	
	Hembra n = 552	Macho n = 73	Hembra n = 486	Macho n = 90	Hembra n = 384	Macho n = 89
Peces	95,8	98,6	96,9	97,8	94,8	98,9
Anchoíta (<i>Engraulis anchoita</i>)	0,0	2,7	1,4	4,4	2,1	68,5
Merluza (<i>Merluccius hubbsi</i>)	0,2	1,4	0,0	8,9	0,5	6,7
Camuflado						
(<i>Ribeiroclinus eigenmanni</i>)	76,8	32,9	76,3	25,6	52,3	3,4
Raneya (<i>Raneya brasiliensis</i>)	4,2	16,4	7,4	16,7	8,1	14,6
Escrófalo (<i>Sebastes oculatus</i>)	3,8	1,4	0,0	2,2	7,3	0,0
Acorazado (<i>Agonopsis chiloensis</i>)	0,9	1,4	0,6	0,0	2,3	0,0
Pez Piedra						
(<i>Triathalassothia argentina</i>)	3,6	26,0	2,7	2,2	5,7	3,4
Diablillo						
(<i>Helcogrammoides cunninghami</i>)	3,6	0,0	0,0	0,0	11,2	0,0
Castañeta (<i>Nemadactylus bergi</i>)	0,0	2,7	1,0	5,6	1,8	0,0
Cocherito (<i>Dules auriga</i>)	0,5	0,0	1,2	1,1	0,8	0,0
Mero (<i>Acanthistius patachonicus</i>)	0,2	0,0	0,2	3,3	0,0	0,0
Lenguados (Paralichthyidae)	1,1	5,5	0,8	12,2	0,0	1,1
Turco (<i>Pinguipes brasilianus</i>)	0,9	8,2	5,1	11,1	2,6	0,0
Testolín Rojo (<i>Prionotus nudigula</i>)	0,0	0,0	0,0	3,3	0,0	0,0
Pez Palo (<i>Percophis brasiliensis</i>)	0,0	0,0	0,0	1,1	0,0	0,0
Mixine (<i>Myxine australis</i>)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0	1,1
Crustáceos	2,7	1,4	0,4	0,0	2,3	1,1
Langostino (<i>Pleoticus muelleri</i>)	0,2	1,4	0,0	0,0	0,0	1,1
Camarón (<i>Nauticaris magellanica</i>)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0
Camarón (<i>Austropandalus grayi</i>)	0,2	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0
Cangrejo Araña						
(<i>Eurypodius latreillei</i>)	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
<i>Pachycheles chubutensis</i>	1,4	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Estomatópodo						
(<i>Pterygosquilla armata armata</i>)	0,0	0,0	0,0	0,0	0,5	0,0
Crustáceos no identificados	0,7	0,0	0,0	0,0	1,3	0,0
Cefalópodos	0,2	0,0	0,6	0,0	0,3	0,0
Octopodidae	0,0	0,0	0,2	0,0	0,3	0,0
Calamares	0,0	0,0	0,4	0,0	0,0	0,0
Cefalópodos no identificados	0,2	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
Poliquetos	1,3	0,0	2,1	2,2	2,6	0,0
Eunicidae	1,1	0,0	1,2	1,1	1,8	0,0
Nereis	0,0	0,0	0,0	0,0	0,3	0,0
Polynoidae	0,2	0,0	0,8	1,1	0,5	0,0

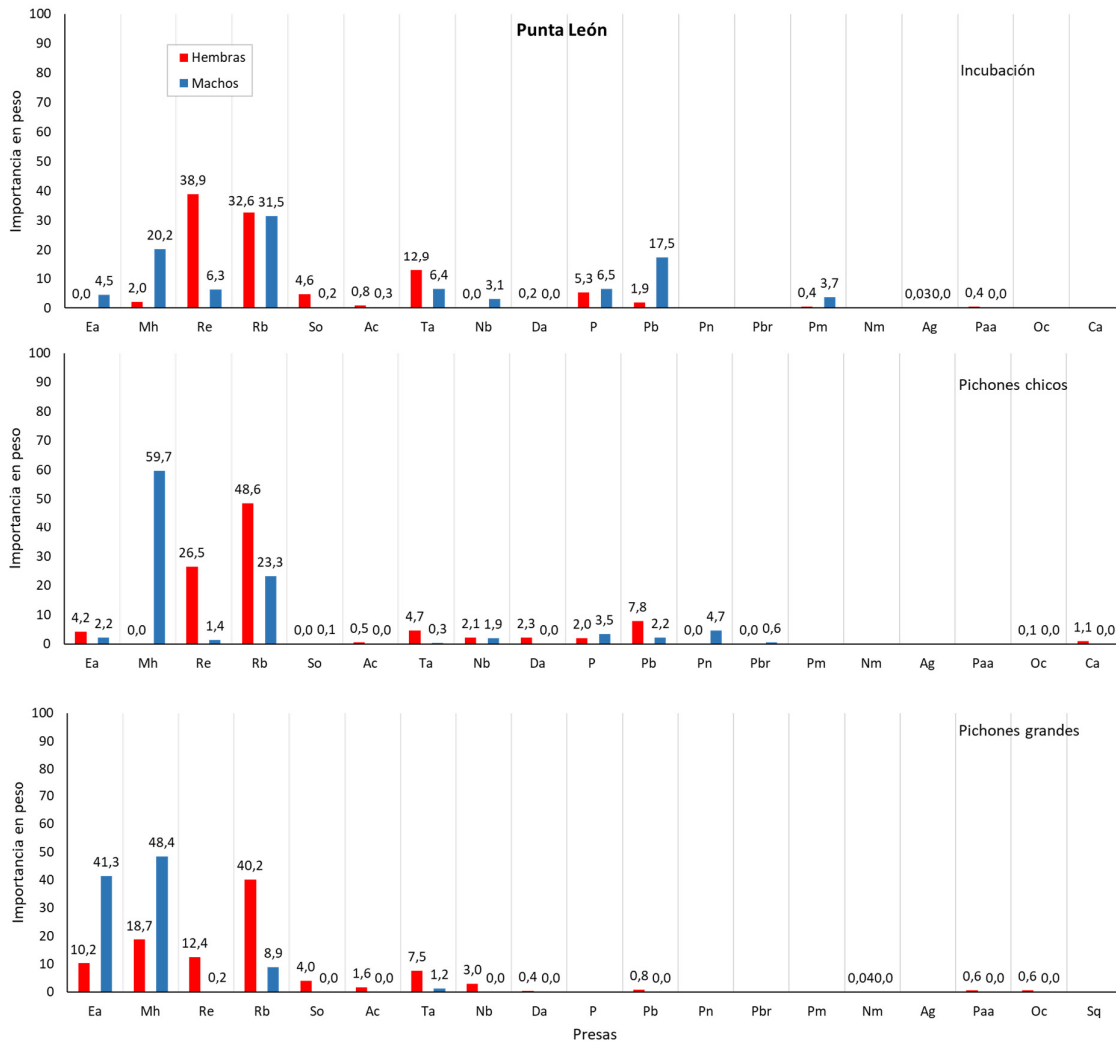


Figura 2.3.1.3 Importancia en peso (%P) de las presas registradas en los contenidos estomacales de hembras y machos de Cormorán Imperial durante tres etapas del ciclo reproductivo en la colonia de Punta León en 2019. **Ea** Anchoíta (*Engraulis anchoita*), **Mh** Merluza (*Merluccius hubbsi*), **Re** Camuflado (*Ribeiroclinus eigenmanni*), **Rb** Raneya (*Raneya brasiliensis*), **So** Escrófalo (*Sebastes oculatus*), **Ac** Acorazado (*Agonopsis chiloensis*), **Ta** Pez Piedra (*Triathalassothia argentina*), **Nb** Castañeta (*Nemadactylus bergi*), **Da** Cocherito (*Dules auriga*), **P** Lenguaos (*Paralichthyidae*), **Pb** Turco (*Pinguipes brasilianus*), **Pn** Testolín Rojo (*Prionotus nudigula*), **Pbr** Pez Palo (*Percophis brasiliensis*) **Pm** Langostino (*Pleoticus muelleri*), **Nm** *Nauticaris magellanica*, **Ag** *Austropandalus grayi*, **Paa** Estomatópodos (*Pterygosquilla armata armata*), **Oc** Pulpos (*Octopodidae*), **Ca** Calamares.

Como en la colonia de Islas Blancas, en Punta León el espectro de presas consumidas por hembras y machos difirió significativamente en todas las etapas (ANOSIM dos vías cruzadas basado en la frecuencia de ocurrencia, $R_{Global} = 0,38$, $p < 0,01$) y el porcentaje de disimilitud promedio (SIMPER) fue de 76,73%. Las pruebas de a pares basadas en la frecuencia de ocurrencia indicaron fuertes diferencias entre sexos en todas las etapas (incubación: ANOSIM, $R = 0,439$, $p < 0,01$, SIMPER, % disimilitud promedio = 77,42%; crianza de pichones chicos: ANOSIM, $R = 0,389$, $p < 0,01$, SIMPER, % disimilitud promedio = 73,13%; crianza de pichones grandes: ANOSIM, $R = 0,313$, $p < 0,01$, SIMPER, % disimilitud promedio = 80,01%). El número de especies presa por contenido estomacal solo fue distinto entre los sexos en la etapa de crianza de pichones grandes (Mann-Whitney, $U_{INC} = 37$, $p = 0,07$, $U_{YC} = 72$, $p = 0,12$; $U_{OC} = 94,5$, $p > 0,01$, Tabla 2.3.1.7). Los machos presentaron un menor número de ítems presa por contenido estomacal que las hembras en todas las etapas (Mann-Whitney, $U_{INC} = 45$, $p < 0,01$, $U_{YC} = 98$, $p < 0,01$; $U_{OC} = 93,5$, $p < 0,01$, Tabla 2.3.1.7).

Tabla 2.3.1.7 Espectro de especies presa y número medio de ítems presa por contenido estomacal de hembras y machos de Cormorán Imperial reproduciendo en Punta León en 2019. Media \pm desvío con rango entre paréntesis. n = número de contenidos estomacales.

	Sexo	N	Incubación	Pichones chicos	Pichones grandes
Número de especies	Hembras	10	18	15	19
	Machos	5	11	15	8
Número de especies por contenido estomacal	Hembras	11	4,6 \pm 1,3 (3–6)	5,4 \pm 2,0 (3–10)	5,0 \pm 2,2 (1–7)
	Machos	10	3,0 \pm 2,1 (1–6)	3,8 \pm 2,8 (1–8)	2,0 \pm 1,8 (1–6)
Número de ítems presa por contenido estomacal	Hembras	10	55,6 \pm 25,1 (23–95)	44,1 \pm 44,2 (10–158)	38,6 \pm 30,8 (4–86)
	Machos	11	15,4 \pm 23,2 (1–56)	8,8 \pm 9,4 (1–31)	7,4 \pm 5,4 (1–17)

Como en Islas Blancas, la talla media general de las presas consumidas difirió entre ambos sexos en cada etapa, resultando en el consumo de ítems significativamente menores por parte de las hembras (Mann-Whitney, $U_{INC} = 9444$, $p < 0,01$; $U_{YC} = 8327$, $p < 0,01$, $U_{OC} = 12262$, $p < 0,01$, Figura 2.3.1.2, Tabla 2.3.1.8). Solo para la Raneya y el Camuflado, y en algunas etapas, se pudo obtener un tamaño de muestra adecuado para evaluar las diferencias en la talla de las presas consumidas por hembras y machos. Las hembras consumieron tallas menores de Raneya que los machos

durante la etapa de crianza de pichones chicos (ANOVA de una vía, $F(1,38) = 5,45$, $p = 0,02$), pero no se observaron diferencias significativas en la talla media de Camuflado durante la etapa de crianza de pichones chicos (ANOVA de una vía, $F(1,172) = 1,82$, $p = 0,18$) o de Raneya durante la crianza de pichones grandes (ANOVA de una vía, $F(1,35) = 1,07$, $p = 0,3$).

Tabla 2.3.1.8 Talla (largo total en cm; media \pm desviación estándar con rango entre paréntesis) de las presas registradas en muestras de contenido estomacal de Cormoranes Imperiales machos y hembras que se reproducen en Punta León en 2019. Solo se incluyeron registros con cuatro o más elementos en dos o más muestras por etapa. n = número de individuos medidos.

Presas	Sexo	Incubación	Pichones chicos	Pichones grandes
Merluza (<i>Merluccius hubbsi</i>)	Machos	---	33,5 \pm 2,4 (30,0–36,0) n = 7	33,5 \pm 1,8 (31,9–35,4) n = 4
	Hembras	5,7 \pm 1,1 (3,1–9,6) n = 273	6,0 \pm 1,0 (3,6–8,8) n = 156	5,7 \pm 1,1 (3,7–8,4) n = 129
Camuflado (<i>Ribeiroclinus eigenmanni</i>)	Machos	6,5 \pm 1,2 (3,7–8,4) n = 14	6,4 \pm 0,8 (5–7,9) n = 19	---
	Hembras	17,2 \pm 3,8 (12,0–26,0) n = 11	18,1 \pm 2,6 (13,7–23) n = 28	17,9 \pm 2,5 (14,0–21,2) n = 24
Raneya (<i>Raneya brasiliensis</i>)	Machos	15,2 \pm 3,6 (12,0–20,1) n = 5	20,2 \pm 2,7 (14,9–24,8) n = 12	17 \pm 2,2 (12,5–19,7) n = 13
	Hembras	7,6 \pm 3,5 (4,3–12,4) n = 4	9,4 \pm 3,4 (4,3–14,2) n = 9	----
Turco (<i>Pinguipes brasilianus</i>)	Machos	11,7 \pm 4,6 (4,0–15,8) n = 5	---	---
	Hembras	7,8 \pm 2,6 (4,8–11,7) n = 12	7,6 \pm 2,7 (4,6–11,4) n = 11	7,2 \pm 1,2 (4,6–10,2) n = 12
Acorazado (<i>Agonopsis chiloensis</i>)*	Hembras	7,1 \pm 1,5 (5,4–8,7) n = 5	---	8,4 \pm 1,2 (7,0–10,0) n = 9
Anchoíta (<i>Engraulis anchoita</i>)*	Hembras	---	13,7 \pm 1,5 (11,6–16,2) n = 6	16,0 \pm 1,9 (11,9–17,4) n = 7
	Machos	---	---	15,7 \pm 1,2 (13,4–18,5) n = 54
Lenguados (Paralichthyidae)*	Machos	---	8,6 \pm 2,4 (5,9–11,3) n = 6	---
Cocherito (<i>Dules auriga</i>)	Hembras	---	7,6 \pm 3,6 (4,3–13,0) n = 5	---

*Largo estándar

2.3.2 Nicho isotópico en hembras y machos

Islas Blancas

En las hembras, los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ variaron entre $-18,33\text{‰}$ y $-16,33\text{‰}$ en toda la temporada, mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ variaron entre $18,51\text{‰}$ y $20,05\text{‰}$. En los machos, los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ variaron entre $-17,15\text{‰}$ y $-16,63\text{‰}$ y entre $18,70\text{‰}$ y $19,44\text{‰}$, respectivamente, durante toda la temporada.

La posición media del nicho isotópico, dada por la posición del centroide, difirió entre hembras y machos en el periodo de incubación ($DE = 0,57$ $p = 0,01$, Tabla 2.3.2.1) y esta diferencia fue dada por un menor valor medio de $\delta^{13}\text{C}$ en las hembras respecto a los machos (Welch, $t = -2,29$, $g.l. = 1$, $p = 0,04$). La posición del centroide no difirió entre sexos durante el periodo de crianza de pichones ($DE = 0,12$, $p = 0,64$, Tabla 2.3.2.1).

En ambas etapas, el nicho isotópico de los machos, estimada a través del área de las elipses estándar AEE_c y del área total (AT), fue considerablemente menor e incluido dentro del de las hembras en ambos periodos (Tabla 2.3.2.1, Figura 2.3.2.1). En el periodo de incubación, la amplitud del nicho, dada por el valor absoluto de la diferencia en la distancia media al centroide (DMC), fue significativamente diferente entre sexos ($DMC = 0,58$, $p = 0,01$), siendo mayor para las hembras debido a un mayor rango en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (Bartlett, $K^2 = 18,9$, $g.l. = 1$, $p < 0,01$) (Figura 2.3.2.1 A). También hubo diferencias significativas durante el periodo de crianza de pichones ($DMC = 0,3$, $p < 0,01$), siendo mayor para las hembras debido tanto a los valores de $\delta^{13}\text{C}$ (Bartlett, $K^2 = 18,9$, $g.l. = 1$, $p < 0,01$) como a los de $\delta^{15}\text{N}$ (Bartlett, $K^2 = 18,9$, $g.l. = 1$, $p < 0,01$) (Figura 2.3.2.1 B). La variabilidad entre individuos en la ecología alimentaria, dada por la medida de la distancia promedio al vecino más cercano (DMVC), fue diferente entre los sexos en ambas etapas, con los machos presentando un mayor agrupamiento con respecto a las hembras (Tabla 2.3.2.1). Durante el periodo de incubación, la superposición de las AEE_b entre los sexos fue asimétrica, representando un 16% para las hembras ($\alpha = 95\%$, $n = 1000$) y un 98% para los machos. Durante el periodo de crianza de pichones, la superposición fue de 30% para las hembras ($\alpha = 95\%$, $n = 1000$) y 99% para los machos.

Tabla 2.3.2.1 Diferencias entre hembras y machos de Cormorán Imperial en los valores de la posición del centroide (\pm DE) y medidas de dispersión del nicho isotópico (DMC: distancia media de los individuos a la posición del centroide, DMVC: distancia media al vecino más cercano) y métricas de nicho isotópico (AEE_B: área de elipse estándar, AEE_C: área de elipse estándar corregida para tamaños de muestra pequeños, AEE_B 95 IC: intervalo de confianza y AT: área total) durante los periodos de incubación y crianza de pichones en Islas Blancas en 2019. n = número de muestras.

	Incubación			Periodo de pichones		
	Hembras	Machos	T ² de Hotelling (p)	Hembras	Machos	T ² de Hotelling (p)
N	10	10		13	10	
Centroides ($\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$)	-17,46 \pm 0,78‰; 19,09 \pm 0,33‰	-16,89 \pm 0,13‰; 19,13 \pm 0,20 ‰	0,57 (p < 0,01)	-16,94 \pm 0,35‰; 19,18 \pm 0,41‰	-16,96 \pm 0,14‰; 19,06 \pm 0,15‰	0,12 (p = 0,64)
DMC	0,77	0,19	0,58 (p < 0,01)	0,45	0,16	0,30 (p < 0,01)
DMVC	0,32	0,11	0,20 (p < 0,01)	0,23	0,10	0,13 (p = 0,05)
AEE _B	0,69	0,07		0,40	0,06	
AEE _C	0,83	0,09		0,47	0,07	
AEE _B 95 CI	0,37–1,4	0,04–0,15		0,23–0,73	0,03–0,12	
AT	1,39	0,16		0,88	0,13	

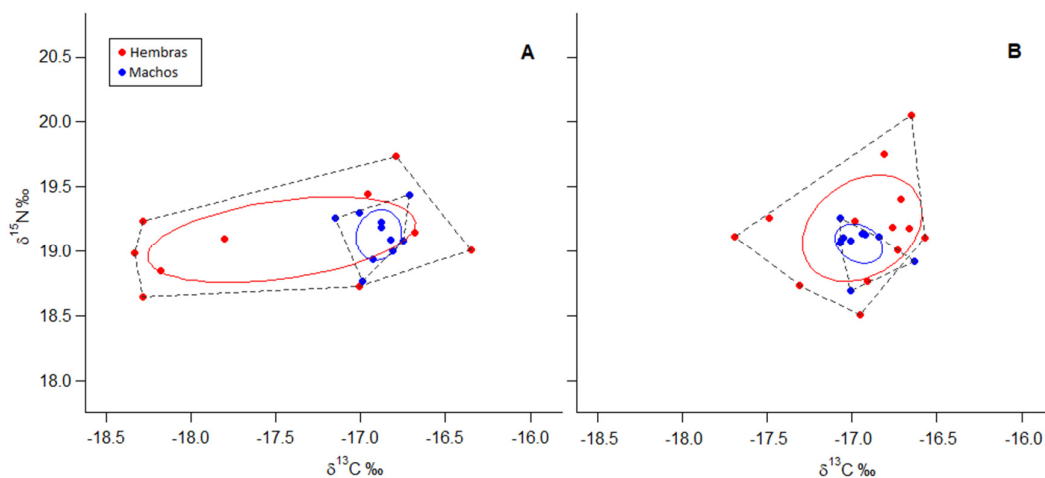


Figura 2.3.2.1 Nicho isotópico (40% de elipses Bayesianas, línea sólida) y área total (AT, línea punteada) de Cormoranes Imperiales hembras y machos durante los periodos de (A) incubación y (B) crianza de pichones en Islas Blancas en 2019.

Punta León

En las hembras, los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ variaron entre $-16,92\text{‰}$ y $-16,37\text{‰}$, mientras que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ variaron entre $19,72\text{‰}$ y $20,85\text{‰}$. En los machos, los valores isotópicos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ variaron entre $-17,01\text{‰}$ y $-16,23\text{‰}$ y entre $19,22\text{‰}$ y $21,27\text{‰}$, respectivamente.

La posición del nicho isotópico fue similar entre los sexos durante el periodo de incubación ($DE = 0,026$, $p = 0,22$) pero difirió durante el periodo de crianza de pichones ($DE = 0,5$, $p < 0,01$), dado principalmente por un menor valor de $\delta^{15}\text{N}$ en los machos (Welch, $t = -4,36$, $g.l. = 18,8$, $p < 0,01$) (Tabla 2.3.2.2).

La amplitud del nicho isotópico fue mayor para los machos en el periodo de incubación ($DMC = 0,29$, $p = 0,03$), dado por un mayor rango en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (Bartlett, $K^2 = 5,12$, $g.l. = 1$, $p = 0,02$), mientras que fue similar durante el periodo de crianza de pichones ($DMC = 0,04$, $p = 0,528$). En concordancia, el valor de AEE_c y el área total (AT) de los machos fue mayor al de las hembras durante el periodo de incubación, pero fue similar durante el periodo de crianza de pichones (Figura 2.3.2.2, Tabla 2.3.2.2). La superposición en las AEE_B entre sexos fue asimétrica durante la incubación, representando un $69,0\%$ para las hembras ($\alpha = 95\%$, $n = 1000$) y un $36,3\%$ para los machos. Durante el periodo de crianza de pichones hubo una baja superposición entre los sexos, representando un $49,0\%$ para las hembras ($\alpha = 95\%$, $n = 1000$) y un $45,7\%$ para los machos. El valor absoluto de la distancia al vecino más cercano (DMVC) fue similar entre hembras y machos en las dos etapas (Tabla 2.3.2.2).

Tabla 2.3.2.2 Diferencias entre hembras y machos de Cormorán Imperial en los valores de la posición del centroide (\pm DE) y medidas de dispersión del nicho isotópico (DMC: distancia media de los individuos a la posición del centroide, DMVC: distancia media al vecino más cercano) y métricas de nicho isotópico (AEE_B: área de elipse estándar, AEE_C: área de elipse estándar corregida para tamaños de muestra pequeños, AEE_B 95 IC: intervalo de confianza y AT: área total) durante los periodos de incubación y crianza de pichones en Punta León en 2019. n = número de muestras.

	Incubación			Periodo de pichones		
	Hembras	Machos	T ² de Hotelling (p)	Hembras	Machos	T ² de Hotelling (p)
N	10	6		10	11	
Centroides ($\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$)	-16,62 \pm 0,13‰; 20,34 \pm 0,25‰	-16,47 \pm 0,22‰; 20,13 \pm 0,63‰	0,29 p = 0,23	-16,58 \pm 0,15‰; 20,12 \pm 0,26‰	-16,72 \pm 0,23‰; 19,64 \pm 0,43‰	0,50 p < 0,01
DMC	0,22	0,51	0,29 p = 0,03	0,22	0,26	0,04 p = 0,53
DMVC	0,14	0,30	0,16 p = 0,22	0,12	0,10	0,02 p = 0,58
AEE _B	0,09	0,3		0,09	0,11	
AEE _C	0,11	0,35		0,11	0,11	
AEE _B 95 CI	0,05–0,19	0,12–0,79		0,05–0,19	0,05–0,2	
AT	0,2	0,37		0,2	0,19	

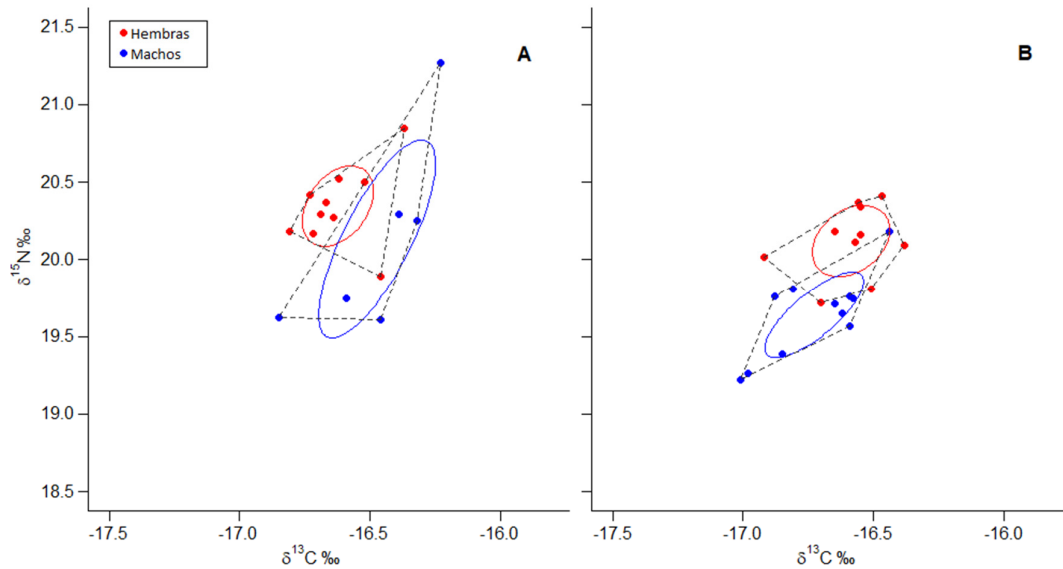


Figura 2.3.2.2 Nicho isotópico (40% de elipses Bayesianas, línea sólida) y área total (AT, línea punteada) de Cormoranes Imperiales hembras y machos durante los periodos de (A) incubación y (B) crianza de pichones en Punta León en 2019.

2.4 Discusión

Las hembras y machos de Cormorán Imperial que reproducen en las costas de Chubut se segregaron en el uso de los recursos independientemente de las etapas del ciclo reproductivo y las localidades evaluadas, pero el grado de segregación del nicho difirió dependiendo del contexto temporal y espacial. Este es el primer estudio en proveer evidencia sobre la segregación sexual del Cormorán Imperial a través del análisis de contenidos estomacales que reflejan los patrones de composición taxonómica de su dieta, patrones que fueron consistentes con los determinados a través del análisis de isótopos estables. Los resultados mostraron que en general las hembras y machos difirieron en las especies presa o en la proporción de especies presa consumidas, un patrón reportado en otras especies de cormoranes como el Cormorán de la Macquarie (*Leucocarbo purpurascens*, Kato *et al.* 1996), el Cormorán Japonés (*L. capillatus*, Ishikawa y Watanuki 2002), el Cormorán Grande (*Phalacrocorax carbo*, Thalinger *et al.* 2018) y muchas otras aves marinas, particularmente especies dimórficas (Bearhop *et al.* 2006, Phillips *et al.* 2011).

En la colonia de Islas Blancas hubo una clara segregación en el uso de los recursos alimenticios durante las etapas tempranas del ciclo reproductivo, pero la superposición entre los sexos se

incrementó durante la etapa de pichones grandes. La composición de la dieta de los machos a lo largo del ciclo reproductivo fue dominada por la Merluza, un pez demersal que forma cardúmenes, mientras que las hembras basaron su dieta principalmente en peces bentónicos como Nototénias durante la incubación e incrementaron el consumo de Merluza durante las etapas de crianza de pichones. Además, las hembras capturaron a lo largo del ciclo reproductivo un mayor número de especies presa que no fueron halladas en la dieta de los machos. Como resultado, la posición del nicho isotópico durante la incubación fue distinta entre los sexos, y la amplitud de nicho de los machos fue considerablemente menor e incluido dentro del de las hembras, en línea tanto con el amplio espectro de especies presa encontrado en la dieta de las hembras (ver abajo) como con la alta consistencia en el uso de Merluza por parte de los machos. El amplio rango en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ exhibido por las hembras durante la etapa de incubación pudo ser una consecuencia del consumo de Nototénias, las cuales han mostrado tener un amplio rango en sus valores de $\delta^{13}\text{C}$ en otras localidades de la costa argentina ($\delta^{13}\text{C} = -15,22 \pm 1,63\text{‰}$, en Ría Deseado, Santa Cruz, Morgenthaler *et al.* 2016; $\delta^{13}\text{C} = -16,59 \pm 2,18\text{‰}$ en Caleta Malaspina, Chubut, Tabla 2.2.4.1) y valores de $\delta^{15}\text{N}$ similares a especies presa demersales (Nototénias $\delta^{15}\text{N} = 18,22 \pm 0,62\text{‰}$; Merluza $\delta^{15}\text{N} = 18,18 \pm 0,52\text{‰}$, área cercana a Punta León, Tabla 2.2.4.1)

En la colonia de Punta León, la composición de la dieta durante la incubación también difirió entre los sexos, ya que las hembras consumieron presas bentónicas mientras que los machos incluyeron en su dieta esas mismas presas bentónicas -aunque en proporciones diferentes- complementadas con peces demersales. A pesar de que la posición del nicho isotópico fue similar entre los sexos durante la incubación, dado posiblemente porque hembras y machos compartieron presas de origen bentónico con valores isotópicos similares, la superposición de los nichos fue asimétrica en concordancia con los resultados de dieta convencional. En contraste con los patrones observados en Islas Blancas, los machos mostraron durante esta etapa de incubación un nicho isotópico más amplio que las hembras, dado por un rango más amplio en los valores de $\delta^{15}\text{N}$, en concordancia con valores reportados para Cormoranes Imperiales en Islas Malvinas y Tierra del Fuego (Michalik *et al.* 2013, Harris *et al.* 2016b). En línea con los resultados de dieta convencional, esta variación del nicho en los machos refleja principalmente los cambios a lo largo del gradiente bentónico-pelágico, dado que en la zona de estudio las especies epipelágicas (por ejemplo, Anchoíta) están deprimidas tanto en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ como en los de $\delta^{15}\text{N}$ en comparación con las especies bentónicas y demersales (por ejemplo, Raneya, Camuflado y Merluza) (Harris *et al.* 2016a, Kasinsky *et al.* 2021, Tabla 2.2.4.1). Durante ambas etapas de crianza de pichones en Punta León, las hembras consumieron principalmente Raneya, mientras que la dieta de los machos estuvo compuesta principalmente por la Merluza, con una contribución

importante durante la crianza de pichones grandes de la Anchoíta. Estas diferencias se reflejaron en diferencias en la posición del nicho isotópico de cada sexo, ya que mientras que las hembras mostraron un enriquecimiento en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ debido a un gran consumo de presas bentónicas, los machos mostraron valores deprimidos de $\delta^{15}\text{N}$ posiblemente como resultado de un alto consumo de Anchoíta.

En ambas colonias, el espectro de presas consumidas por las hembras en las tres etapas fue mayor a la de los machos, un patrón similar al reportado en otras especies de cormoranes (Kato *et al.* 1996, Casaux *et al.* 2001, Thalinger *et al.* 2018). Durante todas las etapas, las hembras complementaron su dieta con un amplio espectro de presas principalmente bentónicas, como peces, crustáceos, poliquetos y cefalópodos, con variaciones en su relevancia dependiendo de la etapa, mientras que las presas secundarias de los machos fueron pocas en todas las etapas y con una contribución muy baja en términos de la importancia en peso. El espectro de especies que consumieron las hembras incluyó principalmente componentes de los ensambles de peces que viven en hábitats de fondo. Por ejemplo, el Pez Piedra y el Camuflado son pequeños peces crípticos asociados casi exclusivamente a sectores de macroalgas y otras pequeñas estructuras utilizadas como refugios (por ejemplo, caparzones de moluscos), que no forman cardúmenes pero pueden ser hallados en parches de alta densidad, mientras que la Raneya se encuentra principalmente enterrada o asociada a fondos blandos de arena (A. Irigoyen, com. pers.). Otras presas secundarias pequeñas consumidas por las hembras, como el Escrófalo (*Sebastes oculatus*) y el Turco (*Pinguipes brasilianus*), correspondieron a individuos poslarvales recientemente reclutados de peces de arrecifes rocosos que forman cardúmenes en fondos rocosos (Irigoyen *et al.* 2019, A. Irigoyen, com. pers.). Por otra parte, los machos consumieron principalmente especies que forman cardúmenes con alta movilidad y sus abundancias pueden fluctuar espacial o temporalmente, como la Merluza y Langostino, ambas especies demersales, o la Anchoíta de hábitos epipelágicos. Estas tres especies que forman cardúmenes también muestran movimientos verticales en la columna de agua (Angelescu y Cousseau 1969, Hansen *et al.* 2001, Roux *et al.* 2012). Cabe señalar que estas tres presas tienen valor comercial, y las dos primeras son el principal objetivo de los buques arrastreros que operan en la región costera de Chubut (Góngora *et al.* 2012). Es importante destacar el papel que desempeña la Merluza en la alimentación del Cormorán Imperial, siendo una de las presas con mayor importancia en peso, especialmente en la dieta de los machos durante todas las etapas en ambas colonias. Si bien esta especie fue reportada en la dieta del Cormorán Imperial en Punta León como una presa ocasional (Malacalza *et al.* 1994), en Islas Blancas resultó dominante en términos de importancia en peso (Yorio *et al.* 2010a). Sin embargo, hasta el presente estudio se desconocía su contribución relativa a la dieta

en cada sexo a lo largo de la temporada reproductiva. Esta especie es central dentro de las comunidades biológicas del norte y centro del mar Patagónico (Angelescu y Prenski 1987) y también es la principal presa de lobos marinos (Koen-Alonso *et al.* 2000), delfines (Koen-Alonso *et al.* 2002, Dans *et al.* 2003), condriictios (Koen-Alonso *et al.* 2001) y presa secundaria de aves marinas, como el Pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*, Yorio *et al.* 2017b) y Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*, Punta *et al.* 2003a). Además de ser una de las principales especies blanco de la pesca comercial de arrastre en la provincia de Chubut es también la principal especie descartada por la flota que tiene como principal objetivo al Langostino (Bovcon *et al.* 2013).

El tipo de especie presa que predominó en la dieta del Cormorán Imperial tuvo una gran influencia en la talla promedio general de las presas que consumió cada sexo. En ambas localidades, los machos consumieron especies de peces de tallas relativamente grandes, como Merluza, Raneya y Anchoíta, mientras que las hembras consumieron en general peces pequeños, como Nototénias y Camuflado, aunque complementados en algunas etapas con peces grandes como Merluza y Raneya. Por lo tanto, los machos consumieron un menor número de presas y de mayor tamaño que las hembras en ambas colonias y en todas las etapas. Varios trabajos sobre cormoranes reportaron diferencias entre hembras y machos en el número y la talla de las presas consumidas (Kato *et al.* 1996, Favero *et al.* 1998, Casaux *et al.* 2001, Cook *et al.* 2013, Thalinger *et al.* 2018). Se ha argumentado que los machos con un mayor peso y con picos más grandes pueden tener un mejor desempeño que las hembras en la manipulación de presas más grandes (Koffijberg y Van Eerden 1995, Favero *et al.* 1998, Kato *et al.* 1996, 2000). Sin embargo, en este estudio ambos sexos capturaron ejemplares de similar tamaño cuando consumieron la misma especie presa, indicando que las hembras aparentemente son capaces de manipular y alimentarse de peces tan grandes como los machos. Esto es consistente con lo hallado por Cook *et al.* (2013) para los Cormoranes de Kerguelen (*L. verrucosus*), y sugiere que otros factores también pueden estar implicados en la segregación del tamaño de la presa (ver abajo).

Las diferencias sexuales observadas tanto en las especies consumidas por los Cormoranes Imperiales en Islas Blancas como en la proporción de especies presa consumidas en Punta León pueden ser resultado de una segregación espacial en las zonas de alimentación entre hembras y machos. Como en otras especies dimórficas (Wearmouth y Sims 2008), los Cormoranes Imperiales exhiben diferencias sexuales en el uso de las áreas de alimentación. En Islas Blancas, ambos sexos se alimentan dentro de la bahía Camarones, con un uso mayoritario de aguas someras muy cercanas a la costa en el caso de las hembras y de aguas más alejadas y profundas por parte de los machos (ver Capítulo IV). De forma similar, las hembras en Punta León se alimentan cerca

de la costa en aguas poco profundas mientras que los machos usan áreas de aguas abiertas cercanas a la isobata de 50 metros (Quintana *et al.* 2011, 2021). Sumado a esto, los machos de Cormorán Imperial suelen bucear más profundo, y la partición en las profundidades de alimentación entre los sexos, con los machos buceando más profundo, ha sido documentada en ambos sitios (Quintana *et al.* 2011, Gómez-Laich *et al.* 2012, ver Capítulo IV). Se ha propuesto que la divergencia en el nicho puede ser el resultado de un dimorfismo en el tamaño corporal, dado que este carácter provee a cada sexo de diferentes capacidades de buceo debido a su influencia sobre el metabolismo y las reservas de oxígeno y, en consecuencia, un acceso a diferentes recursos (Randall *et al.* 2002, Cook *et al.* 2013). Las aguas mar adentro pueden brindar a los machos el acceso a una gama más amplia de profundidades y recursos demersales y epipelágicos, ya que, al ser más grandes y rápidos, pueden ser más aptos para manejar este tipo de presas (Quillfeldt *et al.* 2011). Como se ha sugerido para otras aves marinas, cada sexo podría concentrarse en utilizar un parche de presas y, por lo tanto, una zona de profundidad, con individuos adaptándose localmente a diferentes distribuciones y densidades de presas bentónicas y demersales y/o al uso ocasional de cardúmenes de presas epipelágicas (Cook *et al.* 2013, Cleasby *et al.* 2015, Miller *et al.* 2018). El consumo diferencial de presas podría ser, por lo tanto, una consecuencia directa del uso de diferentes parches de alimentación por parte de hembras y machos, en los cuales puede haber una oferta diferente de tipos, rangos de tamaño y/o abundancias relativas de presas. Finalmente, no se puede descartar que las diferencias sexuales observadas en el uso de los recursos alimentarios también hayan sido influenciadas por la segregación temporal en la alimentación reportada para hembras y machos de esta especie (Masello *et al.* 2010, Quillfeldt *et al.* 2011, Harris *et al.* 2013, ver Capítulo IV), ya que la composición y disponibilidad de presas podría variar a lo largo del día.

La segregación sexual en el nicho trófico de las aves marinas puede depender del contexto, y su existencia o magnitud puede verse afectada por la ubicación de la colonia y la etapa del ciclo reproductivo (Ishikawa y Watanuki 2002, Massaro *et al.* 2020, Reyes-González *et al.* 2021, Kasinsky *et al.* 2021). Las diferencias en la magnitud de la segregación sexual en los recursos tróficos entre los Cormoranes Imperiales que se reproducen en Islas Blancas y Punta León pueden deberse a las diferencias en los hábitats marinos y la composición de presas en cada sitio. Se han reportado diferencias en la dieta del Cormorán Imperial incluso entre localidades reproductivas cercanas (Yorio *et al.* 2010a, Ibarra *et al.* 2018), lo que probablemente refleja diferencias espaciales en la composición de los ensambles de presas y en la disponibilidad de presas potenciales. También se pueden esperar cambios en la magnitud de la segregación de la dieta entre las etapas del ciclo reproductivo, ya que estudios previos en la costa de la Patagonia argentina han

reportado cambios estacionales en la dieta (Punta *et al.* 2003b, Yorio *et al.* 2010a, Ibarra *et al.* 2018, ver Capítulo III).

En resumen, los Cormoranes Imperiales mostraron segregación sexual en el uso de recursos tróficos en las dos colonias estudiadas. En ambas localidades, las hembras fueron las que contribuyeron a la gran variedad de presas en la dieta de la población reproductiva, y basaron la misma principalmente en pequeñas presas bentónicas. Por su parte, los machos consumieron principalmente presas demersales y epipelágicas complementadas con presas bentónicas, sugiriendo una mayor flexibilidad en las estrategias de alimentación. La combinación del análisis de contenidos estomacales, los cuales dan una alta resolución taxonómica del uso de las especies presa pero en un corto plazo, y el análisis de isótopos estables, el cual provee información sobre las posibles presas asimiladas en un periodo de tiempo más prolongado, permitió una mejor caracterización de la segregación sexual en el uso de los recursos tróficos. Además ayudó a superar los sesgos de ambos métodos, que podrían haber enmascarado las diferencias observadas. Por ejemplo, el uso de contenidos estomacales en ambas colonias permitió observar que existe segregación sexual en la composición de la dieta, aunque los nichos isotópicos presentaran superposición, y el uso de isótopos estables permitió conocer que en Punta León el consumo de recursos epipelágicos por los machos, como la Anchoíta, no fue solo un evento documentado en las muestras instantáneas de contenido estomacal. Estos patrones de alimentación muestran el papel diferencial de los sexos en las redes alimentarias marinas y pueden exponer a hembras y machos a diferentes presiones ambientales y antropogénicas, efectos que pueden no ser evidentes cuando se consideran todos los individuos juntos.

2.5 Anexo

Curvas de acumulación de especies presa

Se presentan las curvas de acumulación de especies presa, que muestran la relación entre el número de muestras acumuladas y el número de nuevas especies presa detectadas en los contenidos estomacales del Cormorán Imperial. Se presentan los datos para hembras y machos en las etapas de incubación, crianza de pichones chicos y crianza de pichones grandes en las colonias de Islas Blancas y Punta León en la temporada reproductiva 2019.

Islas Blancas

Hembras



Machos

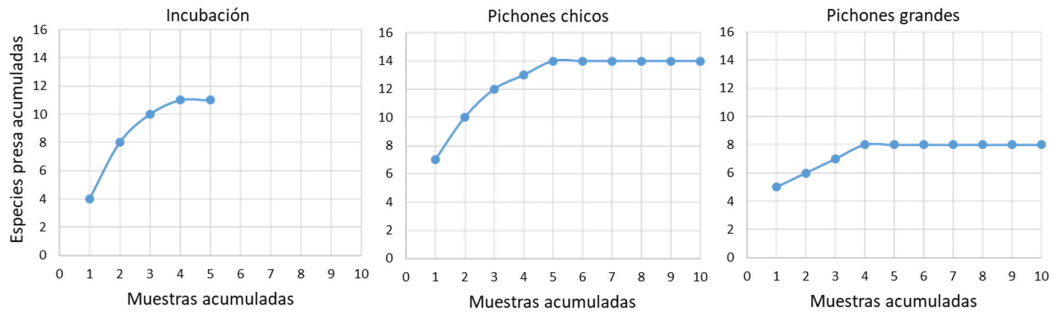


Punta León

Hembras



Machos



Capítulo III: Variación temporal en el nicho trófico del Cormorán Imperial durante el periodo reproductivo en la colonia de Punta León



3.1 Introducción

Como fuera mencionado en el Capítulo 1, las aves marinas pueden mostrar variaciones temporales en la composición de la dieta a lo largo de la temporada reproductiva (Annett y Pierrotti 1989, Suryan *et al.* 2002, Karnovsky *et al.* 2008). Los cambios temporales en la composición de la dieta pueden suceder como respuesta a distintos requerimientos energéticos, nutricionales o de tamaño de presa, por lo cual los adultos pueden ajustar sus actividades de alimentación para cubrir las demandas propias y/o de sus pichones (Davoren y Burger 1999, Burke y Montevecchi 2009, Suárez *et al.* 2011, Rosciano *et al.* 2019). Los cambios también pueden suceder como resultado de variaciones temporales en la distribución y abundancia de presas (Karnovsky *et al.* 2008, Liordos y Goutner 2008, Burke y Montevecchi 2009, Chiaradia *et al.* 2012). El estudio de las variaciones estacionales en la composición de la dieta permite determinar más adecuadamente los requerimientos de las aves a lo largo del ciclo reproductivo, información que es fundamental para entender, entre otras cosas, su relación con las tramas tróficas costeras y con los parámetros reproductivos y evaluar el potencial impacto con las actividades de pesca comercial (Sydeman *et al.* 2001, Einoder 2009, Elliot *et al.* 2015).

Estos patrones de cambios en la composición de las especies presa y/o sus tallas a lo largo de las diferentes etapas del ciclo reproductivo también fueron reportados en diferentes especies de cormoranes (Lehikoinen 2005, Liordos y Goutner 2008, Böstrom *et al.* 2012, Muzaffar *et al.* 2017). El Cormorán Imperial, en particular, está considerado como una especie oportunista que se alimenta principalmente en hábitats bentónicos, pero que también incluye presas demersales y epipelágicas (p.e. Malacalza *et al.* 1994, Ferrari 2004, Michalik *et al.* 2010, Ibarra *et al.* 2018). Estudios previos han mostrado cambios en su dieta a lo largo de la temporada reproductiva en distintas localidades de la provincia de Chubut (Punta *et al.* 1993, Yorio *et al.* 2010a, Ibarra *et al.* 2018) y en otras regiones (Thompson 1989, Ravalli 2006, Michalik *et al.* 2010). Estos cambios temporales en la composición de la dieta se reflejaron en incrementos en el consumo de peces respecto a los invertebrados marinos (Thompson 1989, Punta *et al.* 1993, Michalick *et al.* 2010) o en cambios en las especies de peces dominantes (Yorio *et al.* 2010a, Ibarra *et al.* 2018). Los estudios previos también han mostrado que, aunque la alimentación del Cormorán Imperial es principalmente bentónica, también puede alimentarse de recursos demersales y epipelágicos (Punta *et al.* 1993, Malacalza *et al.* 1994, Ferrari *et al.* 2004, Michalik *et al.* 2010, Ibarra *et al.* 2018). Sin embargo, debido a los métodos de evaluación de dieta utilizados (ver Capítulo I) y/o su análisis en solo parte del ciclo reproductivo, estos trabajos no han podido evaluar adecuadamente el peso relativo de sus hábitos bentónico a lo largo de la temporada reproductiva.

En las costas de Chubut, el Cormorán Imperial incluye en su dieta a la Anchoíta, una especie epipelágica, y varios trabajos sugieren que su importancia en la dieta es mayor a medida que avanza la temporada de cría (Punta *et al.* 1993, Malacalza *et al.* 1994, Yorio *et al.* 2010a, Ibarra *et al.* 2018). La Anchoíta está considerada como uno de los peces más abundantes y ecológicamente importantes de la plataforma argentina (Hansen *et al.* 2001). Diversos estudios han demostrado la importancia de las especies forrajeras como la Anchoíta para las aves marinas (Crawford 2004, Cury *et al.* 2011), incluidas varias especies de cormoranes (Crawford *et al.* 1995, Weimerskirch *et al.* 2012, Elliot *et al.* 2016). El efectivo patagónico de la Anchoíta no está sujeto actualmente a la pesca comercial, pero está considerada como una especie alternativa a otras especies blanco y existe interés en explotarla en aguas de la Provincia de Chubut (Skewgar *et al.* 2007, N. Bovcon, com. pers.), lo que indica la necesidad de conocer el papel que juega esta especie en la ecología alimentaria del Cormorán Imperial.

En un estudio realizado en la colonia de Punta León durante la temporada reproductiva de 1991, se encontró que la composición de la dieta del Cormorán Imperial se basó principalmente en peces bentónicos, con una mayor relevancia de la Anchoíta en términos de frecuencia numérica durante la etapa de cría de pichones (Malacalza *et al.* 1994; ver Capítulo I). Cabe señalar que dicho estudio, al igual que otros realizados en otras localidades de reproducción de la especie (ver arriba y Capítulo I), demostraron cambios en la composición de la dieta a lo largo de la temporada reproductiva integrando la información de individuos de Cormorán Imperial de ambos sexos. Sin embargo, dada la clara segregación en la composición de la dieta entre hembras y machos de Cormorán Imperial durante la incubación y etapas de crianza de pichones demostrada en Punta León e Islas Blancas (ver Capítulo II), al igual que en el nicho isotópico durante el periodo de crianza de pichones registrado en Islas Malvinas (Quillfeldt *et al.* 2011, Michalik *et al.* 2013), la evaluación de los posibles cambios estacionales de la dieta de la especie deben realizarse teniendo en cuenta el sexo de los individuos. El objetivo de este capítulo es evaluar la existencia de variaciones temporales del nicho trófico dentro del periodo reproductivo de hembras y machos de Cormorán Imperial en la colonia de Punta León. Para ello se plantea analizar (1) la composición de la dieta entre tres etapas del ciclo reproductivo para hembras y machos durante una temporada reproductiva, teniendo en cuenta el tipo, talla y hábitos de las presas capturadas a través del análisis de contenidos estomacales, y (2) analizar el nicho isotópico correspondiente a los periodos de incubación y crianza de pichones de hembras y machos en tres temporadas reproductivas consecutivas, mediante la composición de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) de la sangre completa.

3.2 Metodología

3.2.1 Análisis convencional de la dieta

El estudio fue realizado en la colonia de Punta León, en la provincia de Chubut (ver Capítulo I para una descripción detallada del sitio; Figura 1.2 y 1.3). Para cumplir con los objetivos de este capítulo, se utilizaron las mismas muestras de contenidos estomacales de adultos reproductores y las mismas bases de datos resultantes del análisis de laboratorio utilizadas en el Capítulo II, correspondientes a hembras y machos del Cormorán Imperial durante las etapas de incubación, crianza de pichones chicos y crianza de pichones grandes del 2019.

Para evaluar las posibles diferencias en la composición de la dieta entre las tres etapas del ciclo reproductivo para hembras y machos, para cada sexo se utilizó el Análisis de Similitud (ANOSIM) en base a la importancia en peso de las presas con la etapa como variable explicativa y se llevaron a cabo comparaciones por pares para determinar qué etapas diferían significativamente (software PRIMER 6.1.6, Clarke y Gorley 2006; ver Capítulo II para más detalles). Por otro lado, las posibles diferencias entre las etapas del ciclo reproductivo en el espectro de especies presa consumidas fueron evaluadas a través de un ANOSIM basado en la frecuencia de ocurrencia de las presas de hembras y machos. Para determinar qué presas aportaron más a las diferencias halladas entre las etapas se utilizó el Análisis de Porcentaje de las Similitudes (SIMPER) (software PRIMER 6.1.6, Clarke 1993, Clarke y Warwick 2001, Clarke *et al.* 2014). Para evaluar posibles diferencias en el número de especies presa por contenido estomacal de hembras y machos entre las tres etapas del ciclo reproductivo se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis (H) (Sokal y Rohlf 1995), utilizando el paquete *pgirmess* (Giraudoux *et al.* 2018).

Para evaluar las posibles diferencias entre etapas en el uso de los recursos bentónicos, demersales y pelágicos por parte de hembras y machos, todas las presas identificadas en la dieta del Cormorán Imperial en cada una de las etapas del ciclo reproductivo evaluadas fueron clasificadas en estas tres categorías en base a bibliografía, complementada con consultas con especialistas con conocimiento sobre la ecología y distribución de especies costeras (Tabla 3.2.1.1). Para caracterizar las disimilitudes entre las etapas en el uso de estos recursos por parte de hembras y machos, se utilizó el Análisis de Porcentaje de las Similitudes (SIMPER) (Clarke 1993, Clarke y Warwick 2001, Clarke *et al.* 2014).

Tabla 3.2.1.1 Clasificación según sus hábitos (bentónico, demersal y pelágico) de las especies presa halladas en la dieta del Cormorán Imperial en la colonia de Punta León en la temporada reproductiva 2019. Se indican los rangos de las tallas de las presas medidas en los contenidos estomacales del presente estudio.

Espece	Hábitos	Rango de talla (cm)	Fuente
Peces			
Anchoíta (<i>Engraulis anchoita</i>)	Pelágico	11,6–18,5	Cousseau y Rosso 2019
Merluza (<i>Merluccius hubbsi</i>)	Demersal	18,9–33,6	Cousseau y Rosso 2019
Camuflado (<i>Ribeiroclinus eigenmanni</i>)	Bentónico	3,1–9,6	Irigoyen <i>et al.</i> 2019
Raneyá (<i>Raneyá brasiliensis</i>)	Bentónico	12,0–26,0	Alejo Irigoyen, com. pers. ¹
Escrófaló (<i>Sebastes oculatus</i>)	Pelágico	4,3–7,5	Irigoyen <i>et al.</i> 2018
Acorazado (<i>Agonopsis chiloensis</i>)	Bentónico	5,4–10	Cousseau y Rosso 2019
Pez Piedra (<i>Triathalassothia argentina</i>)	Bentónico	4,2–11,7	Irigoyen <i>et al.</i> 2018
Diablillo (<i>Helcogrammoides cunninghami</i>)	Bentónico	3,0–5,5	Irigoyen <i>et al.</i> 2019
Pez Aguja (<i>Leptonotus blainvillleanus</i>)	Bentónico	10,5; 12,2	Cousseau y Rosso 2019
Castañeta (<i>Nemadactylus bergi</i>)	Demersal	8,5–12,3	Cousseau y Rosso 2019
Cocherito (<i>Dules auriga</i>)	Bentónico	4,3–13	Genzano <i>et al.</i> 2011
Mero (<i>Acanthistius patachonicus</i>)	Bentónico	4,5–7,5 aprox.	Irigoyen <i>et al.</i> 2018
Lenguados (Paralichthyidae)	Bentónico	9,0–14,5	Cousseau y Rosso 2019
Turco (<i>Pinguipes brasilianus</i>)	Bentónico	4,0–15,8	Irigoyen <i>et al.</i> 2018; Alejo Irigoyen, com. pers.
Viuda (<i>Austrolycus laticinctus</i>)	Bentónico	7,5; 12,0	Cousseau y Rosso 2019
Testolín Rojo (<i>Prionotus nudigula</i>)	Bentónico	14,4–17,8	Cousseau y Rosso 2019
Pez Palo (<i>Percophis brasiliensis</i>)	Bentónico	18,7	Irigoyen <i>et al.</i> 2018
Mixine (<i>Myxine australis</i>)	Bentónico	17,0–30,0	D. Galván, com. pers.

¹ www.proyectoarrecife.com.ar

Crustáceos		
Langostino (<i>Pleoticus muelleri</i>)	Demersal	Spivak <i>et al.</i> 2019
Camarón (<i>Nauticaris magellanica</i>)	Bentónico	Spivak <i>et al.</i> 2019
Camarón (<i>Austropandalus grayi</i>)	Bentónico	Spivak <i>et al.</i> 2019
Camarón (<i>Betaeus truncatus</i>)	Bentónico	Spivak <i>et al.</i> 2019
Cangrejo Araña (<i>Eurypodius latreillei</i>)	Bentónico	Spivak <i>et al.</i> 2019
Cangrejo Peludo (<i>Peltarion spinosulum</i>)	Bentónico	Spivak <i>et al.</i> 2019
<i>Pachycheles chubutensis</i>	Bentónico	Spivak <i>et al.</i> 2019
Estomatópodo (<i>Pterygosquilla armata armata</i>)	Bentónico	Ruppert y Barnes 1996
Cefalópodos		
Pulpos Octopodidae	Bentónico	Ortiz y Re 2014
Calamares	Pelágico	Ortiz y Re 2014
<i>Semirossia tenera</i>	Bentónico	Ortiz y Re 2014
Poliquetos		
Eunicidae	Bentónico	Ruppert y Barnes 1996
Nereis	Bentónico	Ruppert y Barnes 1996
Polynoidae	Bentónico	Ruppert y Barnes 1996
Gusanos marinos		
Echiura	Bentónico	Ruppert y Barnes 1996

Para comparar las tallas de las presas consumidas por hembras y machos entre las tres etapas del ciclo reproductivo se utilizaron diferentes análisis dependiendo si se cumplían los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Previo a todos los análisis de tallas, se evaluaron los supuestos de normalidad mediante la prueba de Shapiro-Wilks y homogeneidad de varianzas con la prueba de Levene mediante el paquete *car* (Fox *et al.* 2007). Si se cumplieron los supuestos, se utilizó una prueba de ANOVA (Chambers y Hastie 1992) y un análisis *post-hoc* con la prueba de comparaciones múltiples de Scheffe (Downe y Heath, 1970), mediante el paquete *DescTools* (Signorell *et al.* 2014). Si no se cumplieron, se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis y un análisis *post hoc* con una prueba de rangos continuos de Mann-Whitney con corrección de la significancia con el método de Bonferroni mediante la función 'pairwise.wilcox.test' utilizando el paquete

stats (R Core Team, 2018). Cuando se compararon las tallas entre solo dos etapas, se utilizaron las pruebas de t-Welch o U de Mann-Whitney (Zar 1999) según correspondiera. Se presentan los valores de la media, desvío estándar y rango. Todos los análisis se realizaron con el software R, versión 4.0.2 (R Core Team 2022).

3.2.2 Análisis del nicho isotópico

Para evaluar las posibles variaciones del nicho isotópico de hembras y machos entre los periodos de incubación y crianza de pichones se utilizaron los datos de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos de individuos reproductores de Cormorán Imperial en tres temporadas reproductivas consecutivas (2017–2019), sumando un total de 112 muestras. En la temporada 2017, se obtuvieron muestras de sangre completa de 7 hembras y 10 machos el 24 de noviembre (equivalente al periodo de incubación) y de 10 hembras y 7 machos el 18 de diciembre (equivalente al periodo de pichones, nidos con pichones aproximadamente mayores a 28 días de edad). Durante la temporada 2018, se obtuvieron muestras de 11 hembras y 10 machos el 10 de noviembre (periodo de incubación) y de 10 hembras y 10 machos el 11 de diciembre (periodo de pichones). En la temporada 2019, se obtuvieron muestras de 10 hembras y 6 machos el 26 de noviembre (periodo de incubación) y de 10 hembras y 11 machos el 23 de diciembre (periodo de pichones). Todas las muestras fueron procesadas y enviadas para su análisis al Stable Isotope Facility, de la Universidad de California (ver Capítulo II). La abundancia de los isótopos estables se presenta expresada en notación δ en unidades por mil (‰). Como procedimiento de rutina se controló que la relación C:N fuera \leq a 3,5 en todas las muestras, y en ningún caso fue necesario aplicar correcciones para el exceso de lípidos en sangre completa (Bearhop *et al.* 2000, Cherel *et al.* 2005a,b).

En cada temporada por separado, las posibles diferencias entre los periodos de incubación y crianza de pichones en la posición, amplitud y superposición del nicho isotópico fueron evaluadas en hembras y machos por separado mediante (a) el análisis de la distancia Euclidiana (DE) entre los centroides de los grupos, (b) la distancia media al centroide (DMC, indicador de la amplitud de nicho) (Turner *et al.* 2010), (c) el análisis de las áreas estándares de las elipses bayesianas (AEE, Jackson *et al.* 2011) y (d) el porcentaje de superposición entre las elipses de los grupos (ver detalles en el Capítulo II). Para determinar cuál eje isotópico contribuyó a las diferencias observadas tanto en la posición como la amplitud de nicho, se procedió a realizar un análisis univariado de cada uno de los isótopos tal como se describe en el Capítulo II.

3.3 Resultados

3.3.1 Cambios en la composición de la dieta entre las etapas del ciclo reproductivo

El espectro de especies presa de las hembras incluyó al menos entre 18, 15 y 19 especies presa en las etapas de incubación, crianza de pichones chicos y grandes, respectivamente (Tabla 2.3.1.7), y fue similar entre etapas (ANOSIM basado en frecuencia de ocurrencia, R Global = 0,007, $p = 0,38$). En cambio, el espectro de especies presa de los machos incluyó al menos entre 11, 15 y 8 especies presa durante la incubación, crianza de pichones chicos y grandes, respectivamente (Tabla 2.3.1.7, Capítulo II) y difirió significativamente entre las etapas (ANOSIM basado en %FO, R Global = 0,158, $p = 0,02$). Las pruebas de a pares revelaron diferencias en la dieta de los machos entre las etapas de incubación y crianza de pichones grandes (ANOSIM, $R = 0,234$, $p = 0,03$), y el principal aporte a las diferencias (SIMPER) fue dado por Anchoíta (19,03%), Turco (17,32%), Merluza (15,43%) y Lenguados (9,85%).

La composición de la dieta de las hembras en términos de la importancia en peso de las presas difirió significativamente entre las etapas del ciclo reproductivo (ANOSIM, R Global = 0,07, $p = 0,04$). La Raneya y el Camuflado fueron las especies que más aportaron a la dieta, tanto en la incubación como en pichones chicos, sumando en conjunto más del 70% en importancia en peso (Figura 3.3.1.1). En la etapa de pichones grandes, la Raneya tuvo la contribución principal y la disminución del aporte del Camuflado fue acompañada con un incremento en la Merluza y la Anchoíta (Figura 3.3.1.1). Las pruebas de a pares revelaron diferencias solamente entre las etapas de incubación y crianza de pichones grandes (ANOSIM, $R = 0,11$, $p = 0,03$, SIMPER, % disimilitud promedio = 63,1%) pero no detectaron diferencias entre las etapas de incubación y crianza de pichones chicos (ANOSIM, $R = 0,05$, $p = 0,13$, SIMPER, % disimilitud promedio = 51,8%) ni entre las de crianza de pichones chicos y grandes (ANOSIM, $R = 0,03$, $p = 0,23$, SIMPER, % disimilitud promedio = 59,4%). Las presas que más aportaron a las diferencias (SIMPER) entre las etapas de incubación y crianza de pichones grandes fueron la Raneya (21,6%), Camuflado (18,3%), Pez Piedra (12,7%) y Anchoíta (12,0%).

La composición de la dieta de los machos en términos de importancia en peso mostró diferencias significativas entre las etapas (ANOSIM, R Global = 0,14, $p = 0,03$). La Raneya, Merluza y Turco fueron las especies que más aportaron a la dieta durante la incubación, y en conjunto sumaron más del 70% en importancia en peso. Luego, en la crianza de pichones chicos, el aporte de la

Merluza se incrementó y, combinada con la Raneya, representaron más del 80% de la dieta (Figura 3.3.1.1). En la etapa de crianza de pichones grandes la Merluza también tuvo la principal contribución, y la disminución de Raneya fue acompañada por un incremento en la Anchoíta, sumando en conjunto casi un 90% de importancia en peso (Figura 3.3.1.1). Las pruebas de a pares revelaron diferencias entre las etapas de incubación y crianza de pichones grandes (ANOSIM, $R = 0,22$, $p = 0,04$, SIMPER, % disimilitud promedio = 83,5%), pero no detectaron diferencias entre las etapas de incubación y crianza de pichones chicos (ANOSIM, $R = 0,1$, $p = 0,22$, SIMPER, % disimilitud promedio = 75,0%) ni entre las de crianza de pichones chicos y grandes (ANOSIM, $R = 0,13$, $p = 0,058$, SIMPER, % disimilitud promedio = 74,4%). Las presas que más aportaron a las diferencias observadas (SIMPER) entre las etapas de incubación y crianza de pichones grandes fueron la Anchoíta (24,8%), Merluza (24,6%), Raneya (12,6%) y Turco (10,3%).

En las hembras, el número de especies presa por contenido estomacal fue similar en las tres etapas (Kruskal-Wallis, $H = 1,0$, $g.l. = 2$, $p = 0,6$), con valores medios de al menos $4,6 \pm 1,3$, $5,4 \pm 3,8$ y $5,0 \pm 2,2$ especies por contenido estomacal en las etapas de incubación, crianza de pichones chicos y grandes, respectivamente (Tabla 2.3.1.7, Capítulo II). En los machos, el número de especies presa por contenido estomacal también fue similar entre las etapas del ciclo reproductivo (Kruskal-Wallis, $H = 2,89$, $g.l. = 2$, $p = 0,2$), con valores medios de al menos $3,0 \pm 2,1$, $3,8 \pm 2,8$ y $2,0 \pm 1,8$ especies presa por contenido estomacal en las etapas de incubación, crianza de pichones chicos y grandes, respectivamente (Tabla 2.3.1.7, Capítulo II).

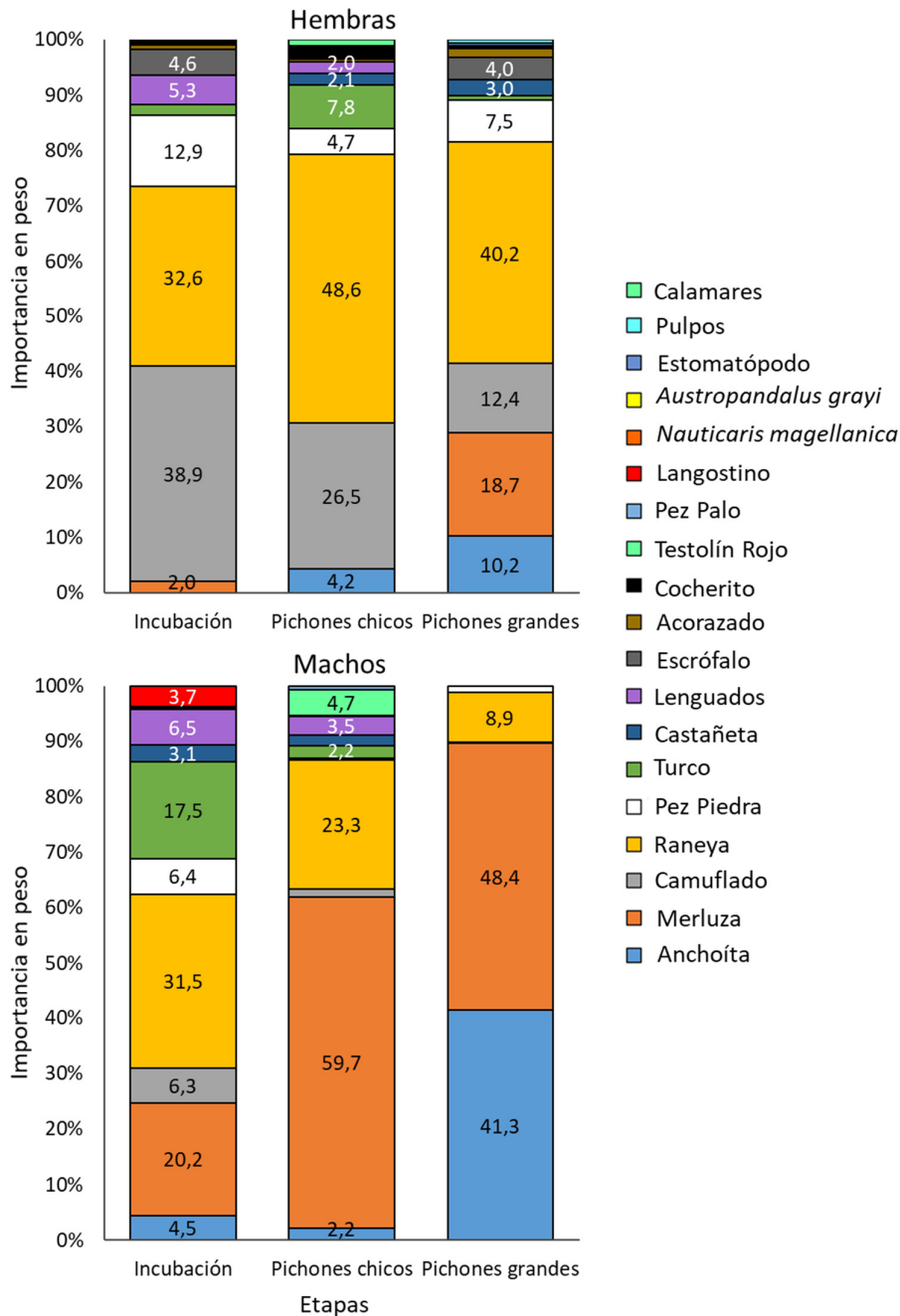


Figura 3.3.1.1 Importancia en peso (%P) de las presas halladas en los contenidos estomacales durante las diferentes etapas del ciclo reproductivo en hembras (arriba) y machos (abajo) de Cormorán Imperial en Punta León en 2019.

Con respecto a las proporciones que representaron las presas bentónicas, demersales y epipelágicas en la dieta, tanto hembras como machos mostraron un cambio a lo largo de la temporada

reproductiva en las proporciones de cada uno de los tres tipos de presa. Las hembras utilizaron casi exclusivamente presas de hábitos bentónicos durante las etapas de incubación y crianza de pichones chicos (%P > 92,5%), mientras que en la etapa de pichones grandes redujeron el consumo de estas presas (%P = 68,2%) y mostraron un aumento en el consumo de presas demersales (%P = 21,6%) y epipelágicas (%P = 10,2%) (Figura 3.3.1.2). La disimilitud entre la etapa de incubación y las etapas de crianza de pichones chicos y grandes fue de 25,6% y 41,1%, respectivamente, mientras que la disimilitud entre las etapas de crianza de pichones chicos y grandes fue de 39,9% (SIMPER). Los machos, por su parte, se alimentaron principalmente de recursos bentónicos en la etapa de incubación (%P = 68,6%) y de especies de hábitos demersales durante la crianza de pichones chicos (%P = 61,6%). Durante la crianza de pichones grandes, un aumento en la contribución de especies epipelágicas (%P = 41,3%) fue acompañada por la disminución de los otros dos tipos de presa, principalmente de las especies bentónicas que se redujeron hasta un 10% (Figura 3.3.1.2). La disimilitud entre la etapa de incubación y las etapas de crianza de pichones chicos y grandes fue de 49,4% y 70,9%, respectivamente, mientras que la disimilitud entre las etapas de crianza de pichones chicos y grandes fue de 66,7% (SIMPER).



Figura 3.3.1.2 Importancia en peso de las tres categorías de presas halladas en la dieta de hembras y machos de Cormorán Imperial durante las etapas de incubación, crianza de pichones chicos y crianza de pichones grandes en Punta León, en 2019.

La contribución en términos de la importancia en peso de las presas bentónicas, demersales y epipelágicas en las muestras de cada individuo varió entre las tres etapas del ciclo reproductivo, observándose un porcentaje importante de individuos -especialmente de hembras- que presentaron contenidos estomacales compuestos por presas de un solo tipo de categoría (Figura 3.3.1.3 y 3.3.1.4). Durante la etapa de incubación, el 80% de las hembras presentó contenidos estomacales que incluyeron exclusivamente presas bentónicas, porcentaje que disminuyó al

54,4% en la etapa de crianza de pichones chicos y al 40% durante la etapa de crianza de pichones grandes. En todas las etapas se observaron algunas hembras cuyos contenidos estomacales incluyeron presas demersales, pero principalmente en bajas proporciones y en todos los casos acompañadas con especies bentónicas y/o epipelágicas (Figura 3.3.1.3). Durante la incubación, ninguna hembra incluyó presas epipelágicas, pero durante la etapa de crianza de pichones grandes la proporción de hembras que utilizaron este recurso aumentó al 40%, con un caso en el cual el contenido incluyó exclusivamente estas presas.

En el caso de los machos, durante las etapas de incubación y crianza de pichones chicos la mayoría de los individuos consumieron una combinación de presas demersales y bentónicas, con uno de los cuatro individuos muestreados en incubación y dos en la etapa de pichones chicos con presas exclusivamente demersales, y uno tanto en la etapa de incubación como en pichones chicos con presas exclusivamente bentónicas (Figura 3.3.1.4). Este patrón cambió durante la crianza de pichones grandes, cuando la mayoría de los individuos consumieron exclusivamente recursos epipelágicos (45,5%) o demersales (27,2%). Los tres restantes incluyeron presas bentónicas en combinación con presas demersales y/o epipelágicas (27,3%) (Figura 3.3.1.4).

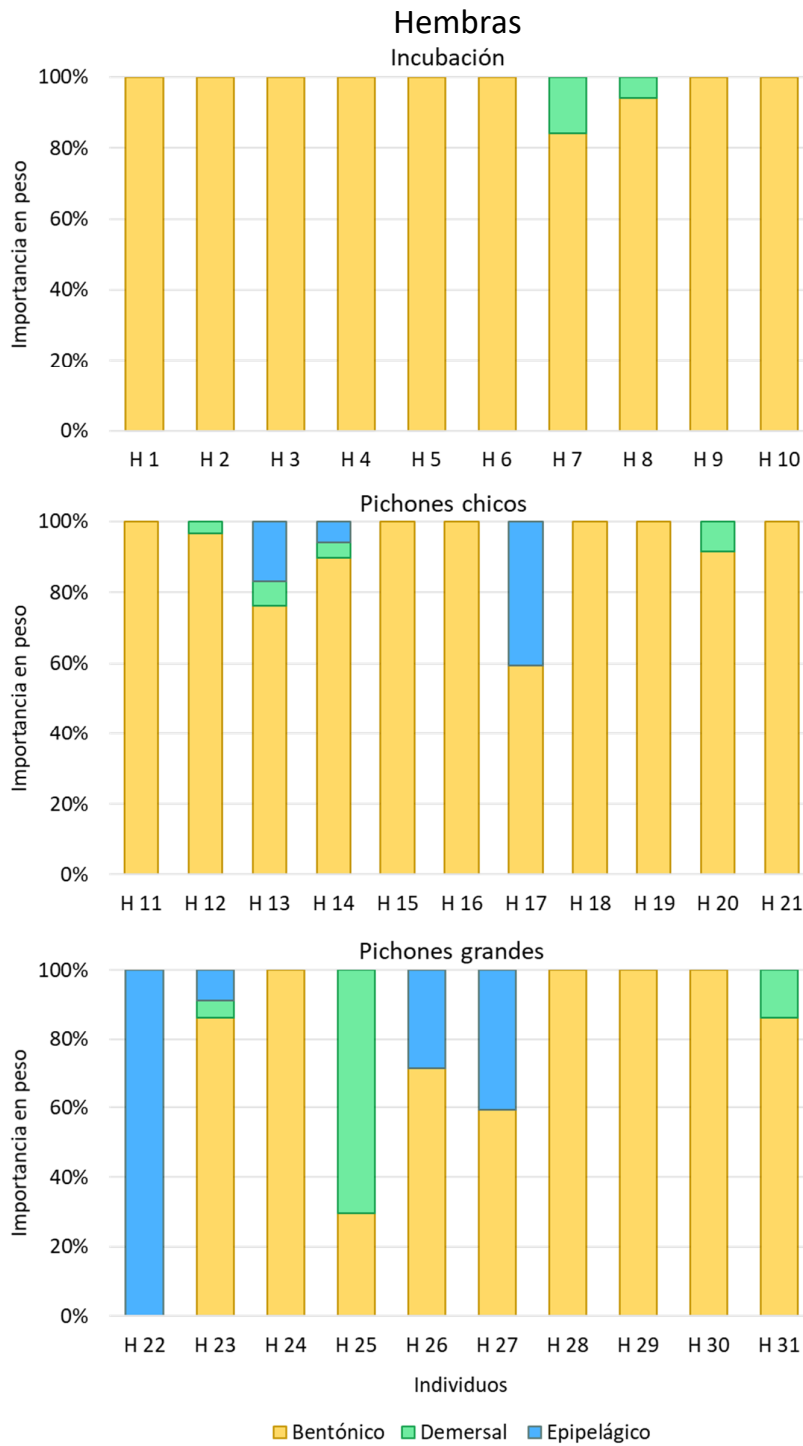


Figura 3.3.1.3 Composición de la dieta de las hembras durante las etapas de incubación, crianza de pichones chicos y crianza de pichones grandes en la colonia de Punta León, en el año 2019. Los individuos fueron numerados en el orden en que fueron capturados y no se repiten entre etapas. La dieta se expresa en porcentaje en peso (%), con las presas agrupadas según sus hábitos.

Machos

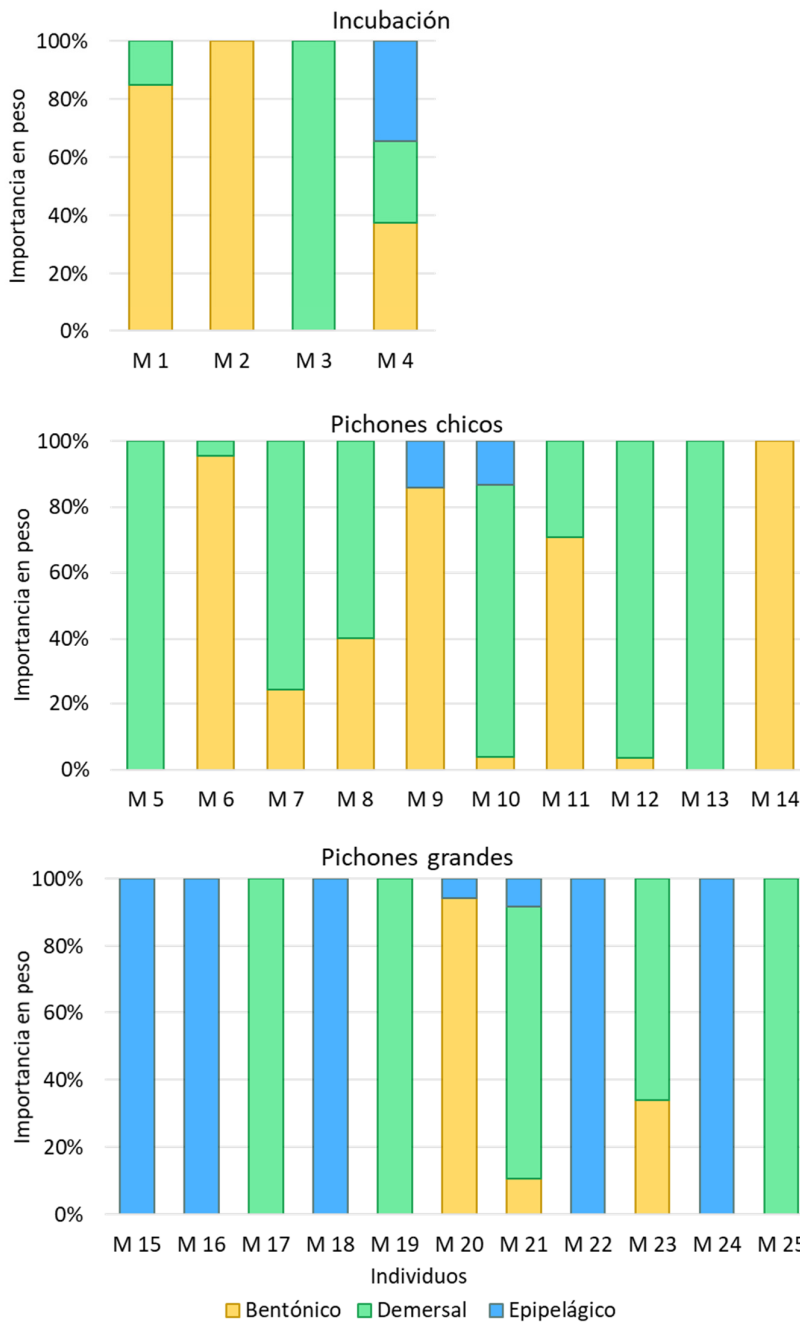


Figura 3.3.1.4 Composición de la dieta de los machos durante las etapas de incubación, crianza de pichones chicos y crianza de pichones grandes en la colonia de Punta León, en el año 2019. Los individuos fueron numerados en el orden en que fueron capturados y no se repiten entre etapas. La dieta se expresa en porcentaje en peso (%) con las presas agrupadas según sus hábitos.

La talla media de las presas consumidas por las hembras difirió significativamente entre las etapas del ciclo reproductivo (Kruskal-Wallis, $H = 32,05$, $g.l. = 2$, $p < 0,001$), con valores menores durante la etapa de incubación (media = $6,4 \pm 3,1$ cm, rango 3,1–33,0) respecto a la etapa crianza de pichones chicos (media = $8,2 \pm 4,4$ cm, rango 3,6–23,0) y pichones grandes (media = $7,9 \pm 4,6$ cm, rango 3,7–21,2) (Figura 3.3.1.5). Las pruebas post hoc utilizando la prueba de Suma de rangos de Wilcoxon revelaron diferencias significativas en las tallas entre las etapas de incubación y las de crianza de pichones chicos y grandes (en ambos casos, $p < 0,001$), pero no hubo diferencias entre las etapas de pichones chicos y grandes ($p = 0,53$). Entre las presas que principalmente aportaron a la dieta y de las cuales fue posible tomar las medidas de la talla en las diferentes etapas, la Raneya y el Pez Piedra no presentaron diferencias significativas entre las etapas de incubación, crianza de pichones chicos y grandes (Raneya: $17,2 \pm 7,7$ cm, $18,1 \pm 2,6$ cm y $17,9 \pm 2,5$ cm, respectivamente, Kruskal-Wallis, $H = 1,10$, $g.l. = 2$, $p = 0,42$; Pez Piedra: $7,8 \pm 2,6$ cm, $7,6 \pm 2,7$ cm y $7,2 \pm 1,2$ cm, respectivamente, Kruskal-Wallis, $H = 0,30$, $g.l. = 2$, $p = 0,8$). En el caso de las tallas del Camuflado, se observaron diferencias significativas entre las tres etapas (Kruskal-Wallis, $H = 9,73$, $g.l. = 2$, $p = 0,007$), y las comparaciones post hoc utilizando la prueba de Suma de rangos de Wilcoxon señalaron que en la etapa de crianza de pichones chicos registraron tallas significativamente mayores ($6,0 \pm 1,0$ cm, $n = 155$) que en las etapas de incubación ($5,7 \pm 1,1$ cm, $n = 273$; $p = 0,014$) y crianza de pichones grandes ($5,7 \pm 1,1$ cm, $n = 129$; $p = 0,017$), mientras que las tallas fueron similares entre las etapas de incubación y crianza pichones grandes ($p = 0,83$) (Capítulo II, Tabla 2.3.1.8, Figura 3.3.1.6). Por otro lado, las Anchoítas capturadas en la etapa de crianza de pichones chicos fueron significativamente menores que en la etapa de pichones grandes ($13,7 \pm 1,5$ cm, $n = 6$ vs. $16,04 \pm 1,9$ cm, $n = 7$, respectivamente; Welch, $t = -2,46$, $g.l. = 10,99$, $p = 0,03$) (Figura 3.3.1.6).

El tamaño medio general de las presas consumidas por los machos también difirió significativamente entre las etapas del ciclo reproductivo (Kruskal-Wallis, $H = 55,65$, $g.l. = 2$, $p < 0,001$), aumentando los valores medios de $8,1$ cm $\pm 4,0$ (rango 3,7–20,1) en la etapa de incubación a $13,0$ cm $\pm 7,2$ (rango 3,7–27,6) en la etapa de crianza de pichones chicos y a $16,1$ cm $\pm 3,5$ (rango 6,0–33,6) en la etapa de crianza de pichones grandes (Figura 3.3.1.5). Las pruebas post hoc utilizando la prueba de Suma de rangos de Wilcoxon revelaron que las tallas en la etapa de incubación fueron significativamente menores respecto a las etapas de pichones chicos y pichones grandes (en ambos casos, $p < 0,001$), pero fueron similares entre las etapas de crianza de pichones chicos y grandes ($p = 0,11$). En cuanto a las tallas de las presas principales, las Raneyas presentaron diferencias significativas entre las tres etapas (ANOVA, $F(2,27) = 7,59$, $p = 0,002$). Las pruebas post hoc utilizando el test de Scheffe mostraron que las tallas de las presas en la crianza de

pichones chicos ($20,2 \pm 2,7$, $n = 12$) fueron significativamente mayores a las de las etapas de incubación ($15,2 \pm 7,7$, $n = 5$; $p = 0,007$) y crianza de pichones grandes (media = $17,0 \pm 2,2$, $n = 13$; $p = 0,02$) mientras que no hubo diferencias significativas entre la incubación y la crianza de pichones grandes ($p = 0,45$). En cuanto a la Merluza, las tallas fueron similares entre las etapas de crianza de pichones chicos y grandes ($33,5 \pm 2,4$ cm y $33,5 \pm 1,8$ cm, respectivamente, Mann-Whitney, $U = 10,5$, $p = 0,57$) (Figura 3.3.1.7).

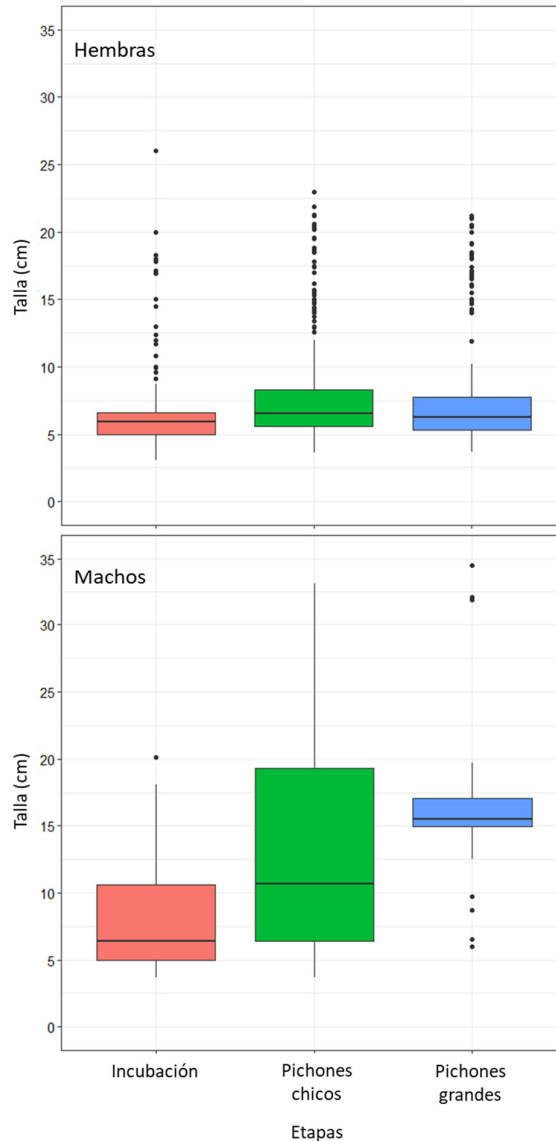


Figura 3.3.1.5 Tallas (en centímetros) de las presas (todas agrupadas) capturadas por las hembras (panel superior) y los machos (panel inferior) de Cormorán Imperial durante tres etapas del ciclo reproductivo en la colonia de Punta León en el 2019. El valor de la mediana se muestra mediante la línea horizontal en las cajas. Los límites inferior y superior de la caja indican los

cuartiles de 25% y 75%. Las líneas de bigotes se extienden hasta los valores máximo y mínimo y los valores atípicos se representan mediante puntos.

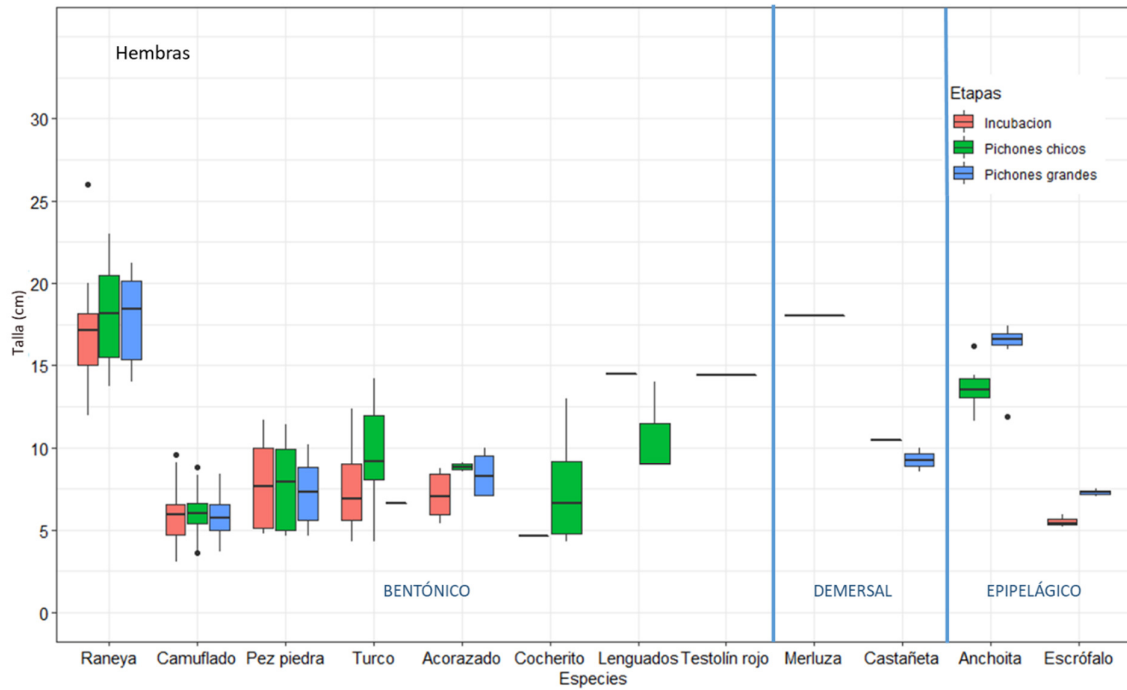


Figura 3.3.1.6 Talla (en centímetros) de las presas capturadas por las hembras de Cormorán Imperial durante tres etapas del ciclo reproductivo en la colonia de Punta León, en el 2019. El valor de la mediana se muestra mediante la línea horizontal en las cajas, los casos sin cajas se deben a que hay pocos datos. Los límites inferior y superior de la caja indican los cuartiles de 25% y 75%. Las líneas de bigotes se extienden hasta los valores máximo y mínimo y los valores atípicos se representan mediante puntos.

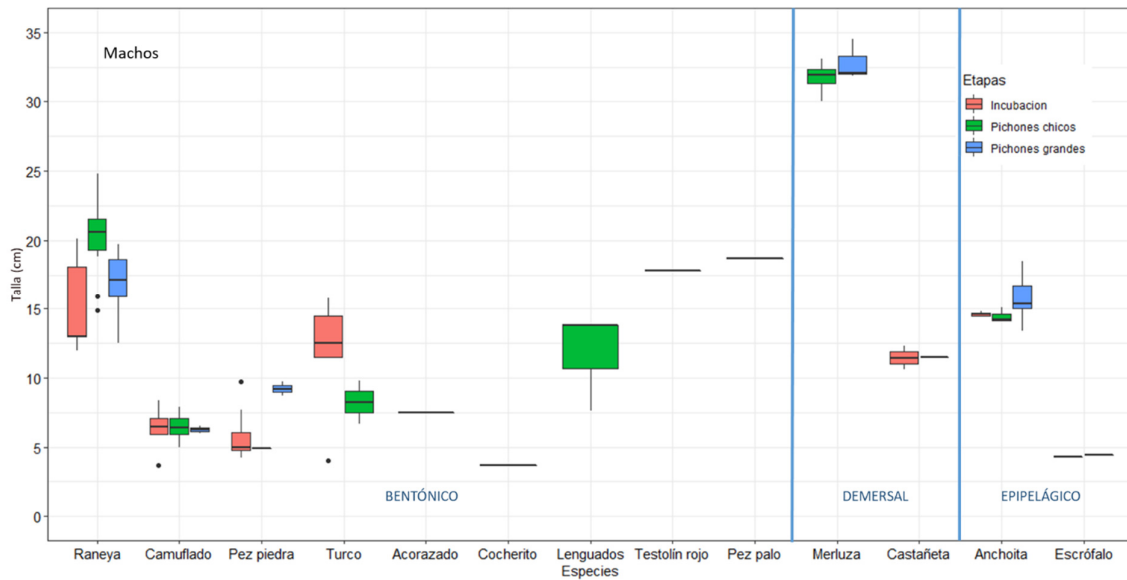


Figura 3.3.1.7 Talla (en centímetros) de las presas capturadas por los machos de Cormorán Imperial durante tres etapas del ciclo reproductivo en la colonia de Punta León, en el 2019. El valor de la mediana se muestra mediante la línea horizontal en las cajas, los casos sin cajas se deben a que hay pocos datos. Los límites inferior y superior de la caja indican los cuartiles de 25% y 75%. Las líneas de bigotes se extienden hasta los valores máximo y mínimo y los valores atípicos se representan mediante puntos.

3.3.2 Cambios en el nicho isotópico entre los periodos del ciclo reproductivo

La posición de los nichos isotópicos (centroides) de las hembras correspondientes a los periodos de incubación y crianza de pichones en las tres temporadas reproductivas estudiadas se reportan en la Tabla 3.3.2.1. De los tres años evaluados, solo en el 2019 se detectó una diferencia en la posición del nicho isotópico entre ambos periodos ($DE = 0,228$, $p = 0,04$), como resultado de un menor valor de $\delta^{15}N$ durante el periodo de crianza de pichones (t Student, $t = 2,07$, $g.l. = 17,76$, $p = 0,05$) (Figura 3.3.2.1). En cuanto a la amplitud de nicho, no se detectaron diferencias significativas entre ambos periodos en ninguno de los años analizados, y los valores de AEE_c e intervalos de confianza también fueron similares entre periodos en todos los años (Figura 3.3.2.1 y Tabla 3.3.2.1). La superposición de las AEE_b entre los periodos fue asimétrica en los años 2017, 2018 y 2019, representando para el periodo de incubación un 69,9%, 54,2% y 72,3%, respectivamente, y para el periodo de pichones un 60,2%, 80,9% y 86,5%, respectivamente ($\alpha = 95\%$, $n = 1000$) (Figura 3.3.2.1).

Tabla 3.3.2.1 Valores de las posiciones de los centroides de hembras de Cormorán Imperial, métricas de dispersión del nicho (DMC: distancia media de los individuos a la posición del centroide) y métricas del nicho isotópico (AEE_B: área de las elipses estándar, AEE_C: área de las elipses estándar corregidas para muestras pequeñas, IC 95% AEE_B: intervalo de confianza, AT: área total) durante los periodos de incubación y crianza de pichones en Punta León, del 2017 al 2019.

	2017			2018			2019		
	Incubación	Pichones	Test de T ² Hotelling	Incubación	Pichones	Test de T ² Hotelling	Incubación	Pichones	Test de T ² Hotelling
Centroide ($\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$)	-16,62‰; 20,05‰	-16,54‰; 19,89‰	0,18 p = 0,29	-16,85‰; 19,99‰	-16,75‰; 19,98‰	0,10 p = 0,56	-16,62‰; 20,34‰	-16,58‰; 20,12‰	0,23 p = 0,04
DMC	0,29	0,26	0,03 p = 0,7	0,25	0,30	0,05 p = 0,45	0,22	0,22	0,003 p = 0,97
AEE _B	0,10	0,14		0,12	0,08		0,09	0,09	
AEE _C	0,15	0,16		0,14	0,09		0,11	0,11	
IC 95% AEE _B	0,05–0,28	0,07–0,27		0,06–0,23	0,04–0,18		0,05–0,19	0,05– 0,19	
AT	0,17	0,28		0,27	0,14		0,20	0,20	



Figura 3.3.2.1 Nicho isotópico (40% de elipses Bayesianas, línea continua) y área total (AT, línea punteada) (panel superior) y área de las elipses estándar (panel inferior) de hembras de Cormorán Imperial en los periodos de incubación (rosa) y crianza de pichones (naranja) en la colonia de Punta León, del 2017 al 2019. Panel superior: en los gráficos se representan el porcentaje del área del periodo de incubación que se superpone con el área de crianza de pichones (rosa) y la superposición del área del periodo de crianza de pichones respecto al área de incubación (naranja). Panel inferior: intervalos de probabilidades de 50, 75 y 95% (escala de grises), valor medio de AEE_B (punto negro) y valor medio de las AEE_C (cruz roja).

De los tres años evaluados, solo durante el 2019 se detectó una diferencia en la posición del nicho isotópico (centroide) de los machos entre los periodos de incubación y crianza de pichones ($DE = 0,55$, $p = 0,007$) (Tabla 3.3.2.2), principalmente como resultado de un menor valor de $\delta^{15}N$ durante la crianza de pichones (U de Mann-Whitney, $U = 48,51$, $p = 0,05$) (Figura 3.3.2.2). En los tres años de estudio, la amplitud del nicho isotópico de los machos fue mayor en el periodo de incubación respecto al de pichones. Esta diferencia fue observada tanto en los valores del área de las elipses estándar corregidas para muestras pequeñas (AEE_C) como en los del área total (AT) e intervalos de confianza del 95% (IC 95% AEE_B) (Figura 3.3.2.2, Tabla 3.3.2.2). Solo los rangos en $\delta^{15}N$ difirieron significativamente entre ambos periodos en todos los años (2017: Bartlett, $K^2 = 8,685$, $g.l. = 1$, $p = 0,003$; 2018: Bartlett, $K^2 = 6,329$, $g.l. = 1$, $p = 0,01$ y 2019: Bartlett, $K^2 = 5,21$, $g.l. = 1$, $p = 0,02$) (Figura 3.3.2.3), pero los análisis bivariados de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ revelaron diferencias significativas entre los periodos únicamente en el año 2017 (DMC = 0,21, $p = 0,03$) (Tabla 3.3.2.2).

La superposición de las AEE_B entre los periodos fue asimétrica en los tres años. Durante el año 2017, la superposición representó un 26,7% para el periodo de incubación y un 63,6% para el periodo de pichones. En los años 2018 y 2019, la superposición para el periodo de incubación representó un 38,7% y 39,7%, respectivamente, mientras que para el periodo de crianza de pichones la superposición representó un 97,9% en 2018 y un 76,6% en 2019 ($\alpha = 95\%$, $n = 1000$) (Figura 3.3.2.2).

Tabla 3.3.2.2 Valores de las posiciones de los centroides de machos de Cormorán Imperial, métricas de dispersión del nicho (DMC: distancia media de los individuos a la posición del centroide) y métricas del nicho isotópico (AEE_B: área de las elipses estándar, AEE_C: área de las elipses estándar corregidas para muestras pequeñas, IC 95% AEE_B: intervalo de confianza, AT: área total) durante los periodos de incubación y crianza de pichones en Punta León, del 2017 al 2019.

	2017			2018			2019		
	Incubación	Pichones	Test de T ² Hotelling	Incubación	Pichones	Test de T ² Hotelling	Incubación	Pichones	Test de T ² Hotelling
Centroide ($\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$)	-16,59‰; 19,84‰	-16,43‰; 19,72‰	0,20 p = 0,269	-16,74‰; 20,10‰	-16,83‰; 19,83‰	0,30 p = 0,27	-16,47‰; 20,13‰	-16,72‰; 19,64‰	0,55 p = 0,007
DMC	0,37	0,16	0,21 p = 0,03	0,54	0,25	0,29 p = 0,07	0,51	0,27	0,25 p = 0,06
AEE _B	0,18	0,05		0,38	0,08		0,30	0,11	
AEE _C	0,18	0,06		0,44	0,09		0,35	0,11	
IC 95% AEE _B	0,10–0,39	0,02–0,10		0,20–0,84	0,05–0,17		0,12–0,79	0,05–0,20	
AT	0,34	0,08		0,72	0,16		0,37	0,19	

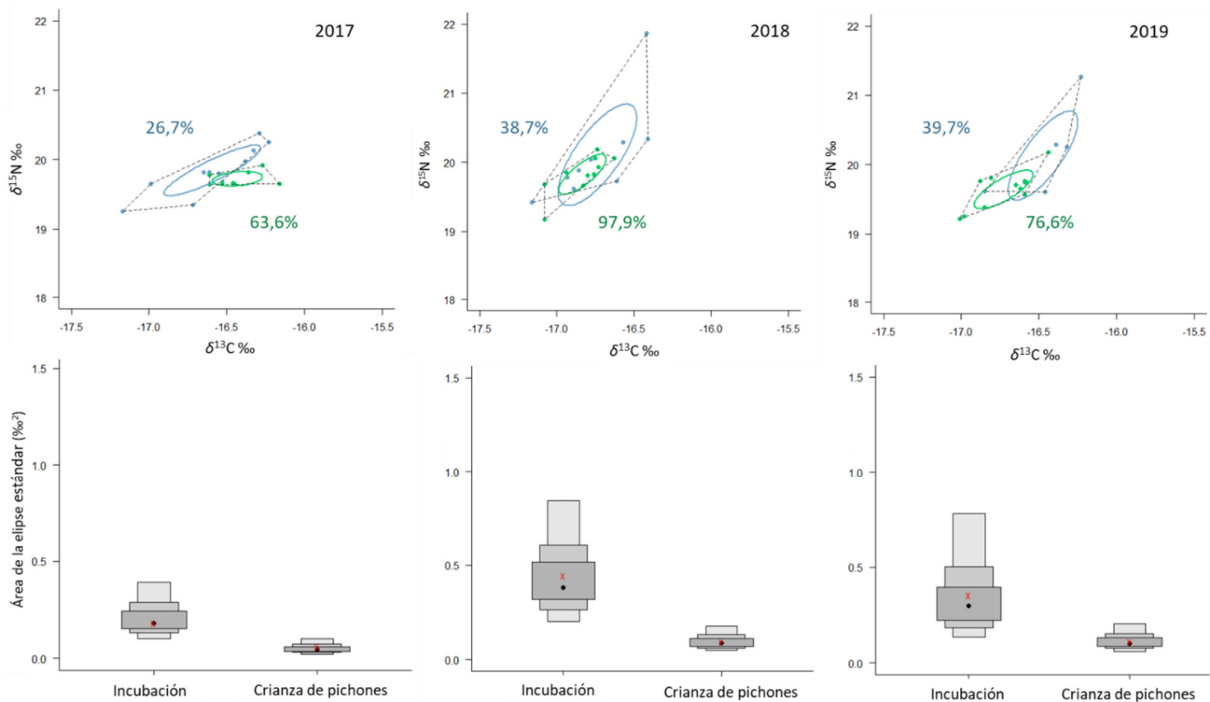


Figura 3.3.2.2 Nicho isotópico (40% de elipses Bayesianas, línea continua) y área total (AT, línea punteada) (panel superior) y área de las elipses estándar (panel inferior) de machos de Cormorán Imperial en los periodos de incubación (azul) y crianza de pichones (verde) en la colonia de Punta León, del 2017 al 2019. Panel superior: en los gráficos se representan el porcentaje del área del periodo de incubación que se superpone con el área de crianza de pichones (azul) y la superposición del área del periodo de crianza de pichones respecto al área de incubación (verde). Panel inferior: intervalos de probabilidades de 50, 75 y 95% (escala de grises), valor medio de AEE_B (punto negro) y valor medio de las AEE_C (cruz roja).

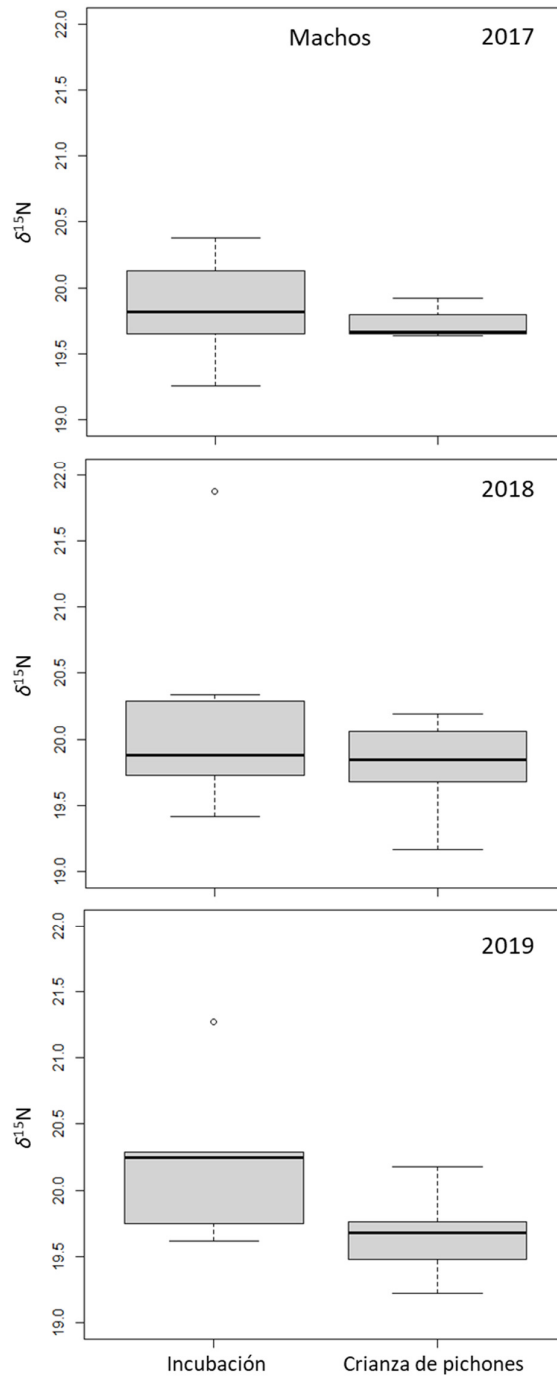


Figura 3.3.2.3 Valores de $\delta^{15}\text{N}$ de machos en los periodos de incubación y crianza de pichones en la colonia de Punta León, del 2017 al 2019. El valor de la mediana se muestra mediante la línea horizontal en las cajas. Los límites inferior y superior de la caja indican los cuartiles de 25% y 75%. Las líneas de bigotes se extienden hasta los valores máximo y mínimo y los valores atípicos se representan mediante puntos.

3.4 Discusión

La combinación de métodos para el análisis de la composición taxonómica de la dieta y del nicho isotópico permitió evaluar por primera vez por separado la variación en el nicho trófico de hembras y machos del Cormorán Imperial a lo largo de la temporada reproductiva 2019. Varios estudios previos evaluaron los cambios en la composición de su dieta a lo largo del ciclo reproductivo, pero sin discriminar por sexo (Punta *et al.* 1993, Malacalza *et al.* 1994, 2003b, Michalik *et al.* 2010, Yorio *et al.* 2010a, Ibarra *et al.* 2018), y utilizando algunos de ellos medidas para describir la composición taxonómica de la dieta que pueden generar sesgos en la interpretación de los resultados (ver Capítulo I). Los resultados de este trabajo muestran que la composición de la dieta en términos de la importancia en peso de las presas de hembras y machos en Punta León cambió a medida que avanzó la temporada reproductiva. En coincidencia, el análisis de nicho isotópico de hembras y machos mostró la existencia de diferencias entre los periodos de incubación y crianza de pichones. La concordancia entre los datos obtenidos mediante el análisis de dieta convencional, que informa sobre el último evento de alimentación, con los del análisis de isótopos estables, que reflejan una ventana temporal mayor, muestra que la importancia en peso brinda valiosa información para evaluar la contribución relativa de las presas en la dieta, aunque sea una medida sensible a presas únicas de gran tamaño si son de rara ocurrencia en la dieta (Duffy y Jackson 1986).

El análisis de contenidos estomacales de las hembras mostró una consistencia en el uso de recursos entre las dos primeras etapas del ciclo reproductivo, con el uso casi exclusivo de presas bentónicas, particularmente Raneya y Camuflado. En la etapa de crianza de pichones grandes, las hembras mostraron un cambio en la estrategia de alimentación ya que incorporaron una mayor proporción de presas demersales y epipelágicas, particularmente Merluza y Anchoíta. En concordancia, hubo diferencias en la posición del nicho isotópico entre el período de incubación y crianza de pichones (que refleja la integración de la dieta de pichones chicos y grandes), como resultado de que algunos individuos tuvieron valores de $\delta^{15}\text{N}$ menores en el periodo de pichones (ver abajo). Por otra parte, el grado de superposición observado en la amplitud de nicho entre ambos periodos posiblemente sea resultado de la similitud entre los valores isotópicos de las presas bentónicas y demersales (Raneya, $\delta^{13}\text{C} = -16.96 \pm 0.41\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 17.93 \pm 0.47\text{‰}$, Camuflado, $\delta^{13}\text{C} = -17.19 \pm 0.31\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 17.55 \pm 0.43\text{‰}$, Merluza, $\delta^{13}\text{C} = -17.45 \pm 0.18\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 18.18 \pm 0.52\text{‰}$). En cambio, los machos mostraron mayor flexibilidad en el uso de los recursos durante las diferentes etapas del ciclo, ya que utilizaron proporciones variables de presas bentónicas y demersales, como Raneya, Turco y Merluza durante las etapas de incubación y crianza

de pichones chicos, y una alta proporción de recursos demersales y epipelágicos, particularmente Merluza y Anchoíta en la etapa de crianza de pichones grandes. Los cambios temporales en el uso de las presas de los machos se reflejaron también en un cambio en la posición del nicho isotópico y en la reducción en su amplitud, también debido a cambios en el eje del nitrógeno entre los periodos de incubación y crianza de pichones.

Posiblemente los cambios observados en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ de tanto hembras como machos durante la temporada 2019 se relacionen con una mayor incorporación a la dieta de presas epipelágicas como la Anchoíta en la etapa tardía del ciclo reproductivo. Para el sistema costero de presas de las cuales se alimenta el Cormorán Imperial, los valores isotópicos de nitrógeno y carbono más altos demuestran una dieta bentónico-demersal (que incluyen a la Raneya y la Merluza) y valores menores indican una dieta que incluye presas epipelágicas como la Anchoíta ($\delta^{13}\text{C} = -18,06 \pm 0,57\%$, $\delta^{15}\text{N} = 15,38 \pm 0,44\%$; ver Capítulo II). Estudios previos de la dieta del Cormorán Imperial en las costas de Chubut ya han reportado la incorporación de la Anchoíta al avanzar la temporada reproductiva (Malacalza *et al.* 1994, Yorio *et al.* 2010a, Ibarra *et al.* 2018).

Cabe señalar que solo en el 2019 se hallaron diferencias entre las etapas del ciclo en la posición del nicho isotópico, tanto en hembras como machos. Es posible que durante este año en particular hubiera diferentes condiciones ambientales y oferta de las presas (por ejemplo, Anchoíta) respecto a los años previos. Entre las aves marinas se ha observado que los patrones de alimentación pueden variar entre temporadas reproductivas, evidenciando la flexibilidad que tienen muchas especies para adaptarse a las condiciones ambientales cambiantes y posibles fluctuaciones de las presas (Hedd *et al.* 2002, Catry *et al.* 2013, Berlincourt y Arnould 2015, Dehnhard *et al.* 2016). El comportamiento flexible de búsqueda de alimento que tiene el Cormorán Imperial puede ser un mecanismo para compensar tales fluctuaciones (Quillfeldt *et al.* 2011). A pesar de que los resultados implican que la posición y amplitud del nicho isotópico pueden tener diferente grado de superposición entre los periodos de incubación y pichones dependiendo de la temporada evaluada, fue posible de todas formas detectar patrones de alimentación a lo largo del ciclo. Las hembras mostraron consistencia en el uso de los recursos bentónicos, dado que la amplitud, posición y grado de superposición del nicho isotópico fue similar entre las etapas en todos los casos, a excepción del ya discutido cambio en la posición del nicho en el año 2019. En el caso de los machos, en todos los años se detectó un consistente patrón de reducción en la amplitud del nicho isotópico entre el periodo de incubación y crianza de pichones y, en todos los casos, los cambios fueron producto de variaciones en el nitrógeno. Los patrones en las estrategias de alimentación detectados en tres años consecutivos revelan el valor del monitoreo durante las distintas etapas del ciclo reproductivo.

Numerosos estudios en aves marinas han reportado cambios estacionales en la composición de la dieta, y han propuesto diferentes mecanismos no mutuamente excluyentes para explicar dichos cambios (Kato *et al.* 1991, Chaurand y Weimerskirch 1994, Neuman *et al.* 1997, González-Medina *et al.* 2017). Los cambios temporales observados en la composición de la dieta y/o en la composición isotópica de la sangre pueden ser resultado de fluctuaciones temporales en la disponibilidad relativa de las diferentes presas a medida que avanza la temporada reproductiva (Suryan *et al.* 2002) y/o de diferentes requerimientos a lo largo del ciclo reproductivo tanto de adultos como de pichones (Grémillet *et al.* 1996, Shaffer *et al.* 2003, Suárez *et al.* 2011). Respecto a los cambios en la oferta de las presas, una de las presas que podría fluctuar temporalmente es la Anchoíta, una especie epipelágica que forma densos cardúmenes y presenta desplazamientos como resultado de la variabilidad en las condiciones ambientales y oferta de alimento (Pájaro 2002, Pájaro *et al.* 2008). Sin embargo, no hay información sobre su disponibilidad a la escala espacial y temporal adecuada. Es importante señalar que esta especie es la presa principal del Gaviotín Real (*Thalasseus maximus*) y es de cierta relevancia para el Gaviotín Pico Amarillo (*T. sandvicensis eurygnathus*) que reproducen en Punta León en una ventana de tiempo que coincide con el inicio de la reproducción del Cormorán Imperial (Gatto y Yorio 2009). Esto sugiere que la Anchoíta ya estaba disponible en el área de estudio durante la primavera temprana, por lo que más estudios son necesarios para entender su ausencia o baja contribución a la dieta del Cormorán Imperial durante las etapas tempranas del ciclo.

Respecto a los cambios temporales debidos a las variaciones en los requerimientos reproductivos, la Anchoíta podría tener un importante papel durante el crecimiento de los pichones debido a su mayor densidad energética respecto a otros peces e invertebrados marinos consumidos en el área de estudio (González-Miri y Malacalza 1999, Ciancio *et al.* 2007). Por otro lado, en algunas aves marinas se ha reportado que los adultos pueden seleccionar el tamaño de las presas en función de la edad de sus pichones. Por ejemplo, debido a la capacidad que los pichones tienen para manipularlas y engullirlas, pueden seleccionar presas más chicas cuando éstos son pequeños (Lehikoinen 2005, Suárez *et al.* 2011, Marinao *et al.* 2019). En la etapa de crianza de pichones chicos, la mayoría de las presas que capturaron los machos fueron de tamaños medios o grandes, como Raneyas y Merluzas, pero también capturaron algunas especies presa de pequeño tamaño y en su mayoría de hábitos bentónicos, como Camuflados y Turcos, que prácticamente no fueron registradas en la dieta en la etapa de crianza de pichones grandes. Es posible que estas especies de pequeño tamaño fueran capturadas para proveer a los pichones chicos considerando sus limitaciones. Los pichones chicos de Cormorán Imperial muestran dificultad para

tragar presas grandes, por lo que es común hallar algunos ejemplares grandes desechados alrededor de los nidos durante esta etapa temprana (Michalick *et al.* 2010, C. Ibarra, obs. pers.). También es posible que el tamaño de las presas aumente con la edad de los pichones debido al incremento de sus demandas energéticas (Ricklefs y White 1981, Shealer 1998, Grémillet *et al.* 1996). En este estudio, el tamaño medio de las presas consumidas por las hembras se incrementó al avanzar la temporada reproductiva, ya que mientras que durante la incubación las presas fueron en su mayoría pequeñas (menores a 10 cm) y de hábitos bentónicos, durante la etapa de pichones grandes incorporaron algunos ítems de mayor tamaño, en general de origen demersal (Merluza) o epipelágicos (Anchoíta). En el caso de los machos, el tamaño de las presas consumidas también se incrementó al avanzar la temporada, como resultado de un mayor uso de especies como la Merluza y Anchoíta. La utilización de presas de mayor tamaño y valor energético durante la crianza de pichones grandes sugiere que los adultos podrían estar seleccionando las presas en función de las demandas y restricciones impuestas por el ciclo reproductivo.

Hembras y machos de Cormorán Imperial presentaron patrones de variación temporal en el nicho trófico utilizando estrategias de alimentación flexibles, lo que les permitió utilizar diferentes proporciones de recursos de origen bentónico, demersal y epipelágico en forma oportunista en cada etapa. Dicha flexibilidad también fue reportada para la especie en otras localidades de la Patagonia argentina (Punta *et al.* 2003a, Ferrari *et al.* 2004). Incluso, los individuos mostraron la capacidad de incluir presas de diferentes ambientes en cada viaje, en concordancia con la flexibilidad en las estrategias de alimentación bentónica y epipelágica que ha sido reportada entre algunas especies de cormoranes (Grémillet *et al.* 1998, Watanuki *et al.* 2004, Lorentsen *et al.* 2004, Morgenthaler *et al.* 2016). Los resultados también muestran que especies de interés comercial, como la Merluza y la Anchoíta, tienen diferente relevancia para cada sexo durante la temporada reproductiva, especialmente en la crianza de pichones grandes. Esto podría tener importantes implicancias en relación a las potenciales interacciones con las pesquerías comerciales. Por lo tanto, estas variaciones en los requerimientos alimentarios deberían ser consideradas durante la planificación y manejo de las actividades de pesca comercial.

Capítulo IV: Diferencias entre hembras y machos de Cormorán Imperial en múltiples dimensiones del nicho trófico



3.1 Introducción

Las aves marinas pueden diferenciarse ecológicamente en una o varias dimensiones del nicho trófico, principalmente el hábitat de alimentación utilizado, el tipo de alimento capturado, el método de obtención de alimento y el patrón temporal de la actividad de alimentación (Croxall y Prince 1980, Wiens 1989, Wilson 2010, Navarro *et al.* 2013). En forma similar, y como ha sido mencionado en el Capítulo II, hembras y machos pueden segregarse en alguna dimensión del nicho al adoptar diferentes estrategias de alimentación (Bearhop *et al.* 2006, Phillips *et al.* 2011, Capítulo II). Por ejemplo, hembras y machos pueden utilizar diferentes tamaños o tipos de presas (Mariano-Jelicich *et al.* 2007, García y López-Victoria 2008, Mills *et al.* 2021), pueden diferir en las zonas que utilizan para conseguir su alimento (Weimerskirch *et al.* 1997, Clarke *et al.* 1998, Camphuysen *et al.* 2015, Miller *et al.* 2018) y, en el caso de las especies buceadoras, también pueden segregarse verticalmente difiriendo en las profundidades de buceo (Zavalaga *et al.* 2007, Camprasse *et al.* 2017). La segregación sexual también puede manifestarse a nivel temporal, cuando hembras y machos utilizan distintos horarios para alimentarse (Cook *et al.* 2013, Miller *et al.* 2018, Clark *et al.* 2021). En algunos casos se ha demostrado la segregación sexual en varios aspectos del nicho (Ludynia *et al.* 2013, Paiva *et al.* 2017, Miller *et al.* 2018, dos Santos *et al.* 2022).

Como fue desarrollado en el Capítulo II, la segregación sexual también ha sido reportada en diferentes especies de cormoranes (Koffijberg y Van Eerden 1995, Kato *et al.* 2000, Casaux *et al.* 2001, Ishikawa y Watanuki 2002, Cook *et al.* 2007, Fijn *et al.* 2022). El Cormorán Imperial, en particular, presenta segregación sexual en el comportamiento de búsqueda de alimento, profundidades de buceo y horarios de alimentación, además de en las presas consumidas detalladas en este estudio (ver Capítulo II). En Argentina -colonia de Punta León- se ha reportado que las hembras utilizan principalmente aguas costeras someras mientras que los machos utilizan mayormente aguas abiertas y más profundas, aunque la duración del viaje y la distancia entre la colonia y los sitios de alimentación puede diferir o ser similar entre sexos (Quintana *et al.* 2011, Harris *et al.* 2016a). Se ha reportado también que las hembras pueden pasar más tiempo bajo el agua buscando alimento, realizando mayor número de inmersiones y de menor profundidad que los machos (Gómez-Laich *et al.* 2012). Por otro lado, mientras que estudios previos no han detectado diferencias entre hembras y machos de Cormorán Imperial en el nicho isotópico, ya sea basado en la sangre completa o el plasma (Harris *et al.* 2016a,b), en el Capítulo II se mostró la existencia de diferencias en la posición y/o amplitud del nicho isotópico de hembras y machos basados en sangre completa. La especie también presenta una segregación temporal en la búsqueda de alimento, en concordancia con los patrones hallados en otros cormoranes del grupo

de ojos azules (Bernstein y Maxon 1984, Wanless *et al.* 1995, Green y Williams 1997, Favero *et al.* 1998, Kato *et al.* 2000, Cook *et al.* 2007, Camprasse *et al.* 2017), ya que mientras las hembras realizan sus viajes de alimentación por la mañana los machos lo hacen por la tarde (Masello *et al.* 2010, Quillfeldt *et al.* 2011, Harris *et al.* 2013).

Tal como se discutió en el Capítulo II, el Cormorán Imperial presenta segregación sexual en la composición taxonómica de la dieta y el nicho isotópico en la colonia de Islas Blancas, aunque se desconoce cómo machos y hembras se segregan en otras dimensiones del nicho trófico en esta localidad. En general, los estudios previos sobre la ecología trófica del Cormorán Imperial arriba mencionados se enfocaron en el análisis de únicamente los aspectos espaciales (Quintana *et al.* 2011, Gómez-Laich *et al.* 2011, Harris *et al.* 2014a,b) o temporales (Harris *et al.* 2013). La relación entre los aspectos espaciales y del alimento consumido fue evaluado únicamente en un estudio en la localidad de Punta León (Harris *et al.* 2016a) y el análisis simultáneo de aspectos espaciales, temporales y del consumo de presas fue realizado solamente en una colonia de Islas Malvinas (Masello *et al.* 2010, Quillfeldt *et al.* 2011). El análisis simultáneo de las diferentes dimensiones del nicho trófico permitiría una mayor comprensión de la segregación sexual en una especie costera con altos costos energéticos de alimentación como el Cormorán Imperial, durante una etapa condicionada por la depredación de lugar central. En este contexto, el objetivo de este capítulo es evaluar simultáneamente las diferencias entre hembras y machos de Cormorán Imperial en diferentes dimensiones del nicho trófico durante la etapa de incubación tardía en la colonia de Islas Blancas, de manera de mejorar la comprensión de la partición de recursos alimenticios entre ambos sexos. Para llevar a cabo dicho objetivo, los objetivos particulares son evaluar las posibles diferencias sexuales en (1) el patrón temporal de alimentación, (2) las áreas de alimentación, (3) las profundidades de buceo y (4) el nicho isotópico utilizando la composición de isótopos estables ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) del plasma.

4.2 Métodos

El estudio fue realizado en la colonia de Islas Blancas (ver Capítulo I para más detalles, Figura 1.2 y 1.4) entre el 15 y 21 de diciembre de 2019. Para cumplir con los objetivos propuestos, se capturaron 5 hembras y 5 machos que se encontraban en el periodo de incubación tardía (ver métodos de sexado y captura en Capítulo II) para obtener muestras de sangre (ver sección 4.2.4 para más detalle) e instrumentarlos con geoposicionadores satelitales (GPS, Mobile Action iGot-U gt120, peso 17 g) y registradores de temperatura y profundidad (TDR G5, CEFAS Technology, peso 3 g). Previo a la colocación en los individuos, los dispositivos GPS y TDR fueron sellados

dentro de un tubo termocontraíble con forma hidrodinámica. La masa total de ambos dispositivos fue de ~ 20 g, lo que corresponde a 0,87-1,02 % del peso medio del Cormorán Imperial (machos: 2306 ± 118 g, hembras: 1955 ± 115 g, Svagelj y Quintana 2007). Los dispositivos fueron montados con cinta Tesa® a las plumas de la parte media de la espalda del ave para reducir la resistencia (siguiendo a Wilson *et al.* 1997) (Figura 4.2.1). Los dispositivos GPS registran fecha, hora y las ubicaciones con una precisión dentro de los 5-10 m y fueron programados para registrarlas cada 2 min, y los dispositivos TDR registran fecha, hora y la profundidad con una precisión menor a 1 m y fueron programados para registrarla a intervalos de 2 s. Los individuos fueron marcados en la región ventral con una tiza para marcar ovinos color azul o naranja de manera de facilitar su identificación a la distancia (Figura 2.2.2.2). Los individuos fueron recapturados en los 4-5 días posteriores para recuperar los dispositivos y tomar la muestra de sangre. Tanto en la captura como en la recaptura, la manipulación de los cormoranes duró aproximadamente 10 min, y en los días posteriores a cada liberación se los observó atendiendo sus nidos. Se recuperaron los dispositivos de las 5 hembras y los 5 machos. Todos los TDR registraron datos exitosamente mientras que dos de los dispositivos GPS colocados en machos fallaron. Todos los individuos fueron equipados mientras se encontraban incubando, pero al retirar los aparatos los huevos habían eclosionado en tres de los nidos (correspondientes a dos hembras y un macho) (Tabla 4.2.1).



Figura 4.2.1 Instrumentación de un individuo de Cormorán Imperial con dispositivos GPS y TDR.

Tabla 4.2.1 Datos del estado del nido de hembras y machos instrumentados con dispositivos GPS y TDR durante la etapa de incubación tardía en la colonia de Islas Blancas en 2019. Todos los individuos fueron instrumentados el día 15/12/2019.

ID	Sexo	Estado durante la instrumentación	Fecha de recaptura	Estado durante la recuperación
1	M	3 huevos	19/12/2019	3 pichones de aprox. 1-3 días
2	M	2 huevos	20/12/2019	2 huevos
3	M	2 huevos	20/12/2019	2 huevos
4	M	2 huevos	21/12/2019	2 huevos
5	M	2 huevos	20/12/2019	2 huevos
6	H	2 huevos	20/12/2019	1 huevo, 1 pichón de 1 día
7	H	2 huevos	20/12/2019	1 huevo
8	H	2 huevos	20/12/2019	2 huevos
9	H	3 huevos	19/12/2019	1 huevo, 1 pichón de 1 día
10	H	2 huevos	20/12/2019	2 huevos

4.2.1 Patrones temporales de alimentación

Para describir el patrón temporal de alimentación de las hembras y machos, se calculó para cada individuo el número de viajes de alimentación por día y la mediana de los horarios de salida de la colonia en base a los registros de los dispositivos GPS (ver siguiente sección). Para identificar si los horarios de alimentación fueron diurnos o nocturnos, se tomó como referencia el horario civil del amanecer y anochecer, calculando el valor medio entre los días 15 a 20 de diciembre de 2019. Los datos fueron obtenidos de la página de internet www.timeanddate.com para una localización centrada en las islas Blancas².

4.2.2 Áreas de alimentación

Las áreas de alimentación de hembras y machos del Cormorán Imperial se evaluaron en base a la información obtenida de los GPS. Las posiciones registradas por los GPS se asignaron a un viaje de alimentación cuando estaban más allá de los 200 m de la colonia (usando como referencia su centroide), para descartar las posiciones correspondientes a la colonia y áreas adyacentes utilizadas por los individuos para el baño y descanso.

² <https://www.timeanddate.com/sun/@-44.77306,-65.66425>

Para poder discriminar entre las posiciones en el mar correspondientes a los traslados entre la colonia y las áreas de alimentación, o entre estas últimas, las posiciones tomadas con los GPS fueron interpoladas linealmente cada un 1 s (paquete *adehabitLT*, Calenge 2006) de tal forma de poder asociar dicha información con la obtenida con los TDR en función de la fecha y hora. Para estandarizar el esfuerzo de muestreo debido a que el tiempo de instrumentación de los dispositivos varió de tres a seis días entre los individuos, y poder así comparar adecuadamente la información, se seleccionaron solo los viajes completos registrados durante tres días. Se consideraron viajes “completos” a aquellos que incluyeron la trayectoria del individuo desde su salida hasta su regreso a la colonia y que presentaron registros de buceos (ver sección 4.2.3 para la identificación de los buceos).

Las áreas de alimentación de hembras y machos fueron inferidas por medio de las áreas de utilización (50, 75 y 95%) estimadas con un análisis de kernel (Wood *et al.* 2000) a partir de las posiciones asociadas con los buceos. El análisis se realizó usando el paquete *adehabitHR* (Calenge 2006) del software R, versión 4.2.2 (R Core Team 2022). Se fijó un parámetro *h* de función kernel común de 350 m sobre una grilla con resolución de 100 m luego de (a) un análisis prospectivo del tiempo de primer paso (“First Passage Time”; Lascelles *et al.* 2016), (b) del cálculo del parámetro de suavizado (*h*) *ad hoc* para cada kernel por viaje y (c) de la inspección visual de los datos. Los kernels obtenidos para hembras y machos se presentan combinando todos los viajes seleccionados. En base al kernel 95%, la superposición entre las áreas de alimentación de hembras y machos se estimó utilizando el índice de afinidad de Bhattacharyya (BA, Fieberg y Kochanny 2005) con el paquete *adehabitHR* (Calenge 2006), una medida no direccional de la superposición del área de acción que oscila entre 0 (completa separación) y 1 (completa superposición). Hasta la fecha de redacción de este trabajo, no se dispone de registros de la batimetría de la Bahía Camarones a la escala adecuada para caracterizar las profundidades de las áreas utilizadas por los cormoranes. Para tener una aproximación de la batimetría de los sectores utilizados para alimentarse por las hembras y los machos, se usó una carta náutica digital donada por el Servicio de Hidrografía Naval (carta náutica digital H-273 Bahía Camarones 1^{ra} edición 2016, compilación de levantamientos hidrográficos del Servicio de Hidrografía Naval y Dirección General de Infraestructura Portuaria de la Provincia de Chubut). Dicha carta contiene únicamente las isobatas de 10, 20, 30 y 50 m del área de Bahía Camarones.

Para caracterizar los viajes de alimentación de hembras y machos, se calcularon (a) la duración del viaje (tiempo transcurrido entre la primera y última ubicación definida por el GPS; en horas) (b) la distancia total del viaje (longitud lineal total acumulada entre puntos de GPS consecutivos a lo largo de la ruta; en km), (c) la distancia máxima a la colonia alcanzada en cada viaje (distancia

máxima en línea recta con respecto al centroide de la colonia; en km), y (d) la distancia a la costa más cercana (distancia media del centroide de las áreas de alimentación, definida por la UD 50% a la costa más cercana del continente o islas).

El efecto del sexo sobre la duración del viaje, distancia total del viaje y distancia máxima a la colonia se evaluó utilizando Modelos Lineales Mixtos (MLGM) con el paquete *lme4* (Bates *et al.* 2015) en R, versión 4.0.2 (R Core Team 2022). Para cada variable respuesta se ajustaron modelos independientes con estructura de error Gaussiana y función de enlace de identidad (Zuur *et al.* 2009). En los modelos ajustados se incluyó el sexo como factor fijo y el individuo como un efecto aleatorio, debido a la falta de independencia de las variables respuestas para cada individuo. El ajuste de los modelos globales se realizó a partir de inspección visual de los gráficos de residuos (Zuur *et al.* 2009). Los procedimientos de selección de modelos se basaron en la teoría de la información (Burnham y Anderson 2002). Para determinar si la variable explicativa “sexo” era significativa, se contrastó a cada uno de los modelos con un modelo nulo sin dicha variable utilizando un Análisis de las Varianzas (Anova) con test Chi-cuadrado (X^2).

4.2.3 Patrones de buceo

Los patrones de buceo de hembras y machos del Cormorán Imperial fueron evaluados con los dispositivos TDR. Los datos tomados por los dispositivos TDR fueron analizados con el paquete *diveMove* (Luque 2007) mediante el software de acceso libre R 4.2.2 (R Core Team 2022), con el cual se identificaron los buceos. Se consideraron únicamente los buceos a profundidades mayores de 2 m (Gómez-Laich *et al.* 2012). Se utilizaron los datos de TDR obtenidos durante tres días (16 al 18 de diciembre de 2019) para las 5 hembras y 5 los machos. Los parámetros de buceo se exploraron mediante la inspección individual de los perfiles de buceo y mediante la construcción de histogramas de la mediana de la profundidad de todos los buceos en los días seleccionados. Para cada uno de los buceos se extrajo el valor de la profundidad máxima alcanzada y en cada uno también se calculó mediana de profundidad. Dado que algunos buceos no constaron del número suficiente de puntos para calcular la mediana de profundidad, los números de buceos para la base de datos de profundidad máxima difieren de los usados para calcular la mediana de profundidad. Luego, para poder evaluar diferencias entre hembras y machos se calcularon (a) la profundidad de buceo (mediante un resumen jerárquico se calcularon para cada individuo las medianas de todos buceos por día y luego la mediana de estas medianas entre los tres días; Quillfeldt *et al.* 2011), (b) la profundidad máxima de buceo (como la mediana de la profundidad máxima registrada para cada individuo en los tres días de muestreo) y (c) el número de buceos por día promediado en los tres días y basado en la base de datos de la mediana de profundidad.

El efecto del sexo sobre el número de buceos por día, mediana de la profundidad y mediana de la profundidad máxima se evaluaron utilizando Modelos Lineales Mixtos (MLGM) siguiendo los procedimientos detallados en la sección anterior. Para las variables respuesta de la mediana de la profundidad y mediana de profundidad máxima se ajustaron modelos independientes con estructura de error Gaussiana y función de enlace de identidad (Zuur *et al.* 2009). Para la variable respuesta de número de buceos se ajustó un Modelo Lineal Generalizado Mixto (MLGM) con estructura de error Binomial Negativa (Zuur *et al.* 2009). Se utilizó ésta distribución ya que es la que mejor se ajusta para datos de conteos con sobredispersión (Zuur *et al.* 2009). El ajuste del modelo con distribución binomial negativa se realizó a partir de la inspección visual de los gráficos de residuos y a partir del valor de dispersión, el cual debe ser cercano a 1 (Zuur *et al.* 2009).

4.2.4 Análisis de nicho isotópico

Para evaluar las posibles diferencias entre el nicho isotópico de hembras y machos se utilizaron los datos de isótopos estables de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos a partir de muestras del plasma. En las aves marinas, el plasma sanguíneo tiene una vida media de aproximadamente $\sim 7,6$ días integrando la dieta de 12 a 15 días previos, por lo cual es más apropiado que la sangre completa para evaluar el nicho isotópico más reciente (Barquete *et al.* 2013, Ceia *et al.* 2022). A cada individuo recapturado (5 hembras y 5 machos) se le tomó una muestra de sangre (0,5–0,7 ml) que fue conservada en hielo durante la estadía en la colonia. Luego, dentro de las 4–5 horas de haber sido colectadas, las muestras fueron centrifugadas durante 8–10 minutos (3000 rpm) para separar el plasma de las células sanguíneas (Figura 4.2.4). Cada muestra fue guardada en un tubo hermético y conservada a -80 °C. En el laboratorio, las muestras fueron liofilizadas para hacer un secado al vacío. Una vez secas, fueron cuidadosamente homogeneizadas con una varilla de vidrio y procesadas para ser enviadas para su análisis al Stable Isotope Facility, de la Universidad de California (ver Capítulo II). La abundancia de los isótopos estables se presenta expresada en notación δ en unidades por mil (‰). Las señales obtenidas del plasma tuvieron una relación C:N $> 3,5$ ‰ y, por lo tanto, el contenido lipídico de $\delta^{13}\text{C}$ fue corregido mediante una ecuación construida *ad hoc*, según fuera propuesto por McConnaughey y McRoy (1979) (ver 4.5 Anexo). Las posibles diferencias entre hembras y machos en la posición, amplitud y superposición del nicho isotópico fueron evaluadas mediante el análisis de (a) la distancia euclidiana (DE) entre los centroides de los grupos, (b) la distancia media al centroide (DMC, indicador de la amplitud de nicho) (Turner *et al.* 2010), (c) el análisis de las áreas estándares de las elipses bayesianas (AEE, Jackson *et al.* 2011) y (d) el porcentaje de superposición entre las elipses de los grupos (ver detalles en el Capítulo II).

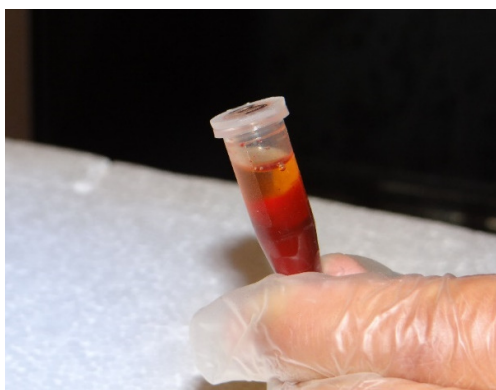


Figura 4.2.4 Muestra de sangre centrifugada de Cormorán Imperial. La fracción superior (translúcida) corresponde al plasma y la parte inferior (roja) las células sanguíneas.

4.3 Resultados

4.3.1 Patrones temporales de alimentación

Las hembras y los machos de Cormorán Imperial realizaron entre 1 y 2 viajes de alimentación por día. Tres de las hembras y dos de los machos realizaron dos viajes por día en al menos uno de los días muestreados. Hembras y machos no difirieron en la cantidad de viajes por día (Mann–Whitney, $U = 79,5$, $p = 0,40$). Todos los viajes de alimentación se realizaron durante las horas de luz (entre los días 15 al 19 de diciembre, la hora del amanecer fue en promedio a las 04:54 h y del atardecer a las 21:43 h), aunque algunos se iniciaron previo al amanecer o concluyeron luego del anochecer (ver abajo). Para los primeros viajes de las hembras ($n = 15$), la mediana del horario de salida en los tres días evaluados fue a las 04:54 h y de retorno fue a las 11:23 h, el horario de salida más temprano registrado fue a las 04:21 h y el horario más tardío de retorno fue a las 13:46 h (Figura 4.3.1.1). Entre los individuos que realizaron un segundo viaje por día ($n = 5$), dos de los segundos viajes realizados por las hembras ocurrieron por la mañana y tres por la tarde, luego de haber pasado aproximadamente una hora en la colonia. La mediana del horario de salida del segundo viaje fue a las 15:39 h y el de retorno fue a las 17:51 h, y el horario de salida más temprano registrado fue a las 07:54 h mientras que el horario de retorno más tardío fue a las 21:32 h (Figura 4.3.1.1). Todos los primeros viajes de los machos ($n = 9$) se realizaron luego de las 12:00 h, a excepción de uno (ver abajo). En los tres días evaluados, la mediana del horario de salida del primer viaje fue a las 14:47 h y de retorno fue a las 20:53 h; el horario de salida más temprano registrado fue a las 10:50 h y el horario de retorno más tardío fue a las 21:52 h (Figura 4.3.1.1). La mediana del horario de salida de los segundos viajes ($n = 2$) de los machos fue a las 16:24 h y el horario de retorno fue a las 17:58 h; el horario más temprano

registrado fue las 12:40 h y el horario de retorno más tardío fue las 20:43 h. Solo uno de los machos realizó uno de sus viajes de alimentación por la mañana, entre las 10:50 h y 12:21 h, y ese mismo día realizó un segundo viaje entre las 12:40 h y las 15:21 h (Figura 4.3.1.1).

La duración media de los primeros viajes de las hembras fue de $6,63 \pm 2,04$ h ($n = 15$, rango 1,48–8,98 h), mientras que la de los machos fue de $4,53 \pm 2,63$ h ($n = 9$, rango de 0,94–7,81 h). Los segundos viajes de las hembras duraron en promedio $2,52 \pm 1,19$ h ($n = 5$, rango 0,9–4,2 h), mientras que la de los machos fue de $1,57 \pm 1,38$ h ($n = 2$, rango de 0,59–2,54 h). Los resultados de los MLGM mostraron que no hubo efecto del sexo sobre la duración de los viajes de hembras y machos (Tabla 4.3.1.1).

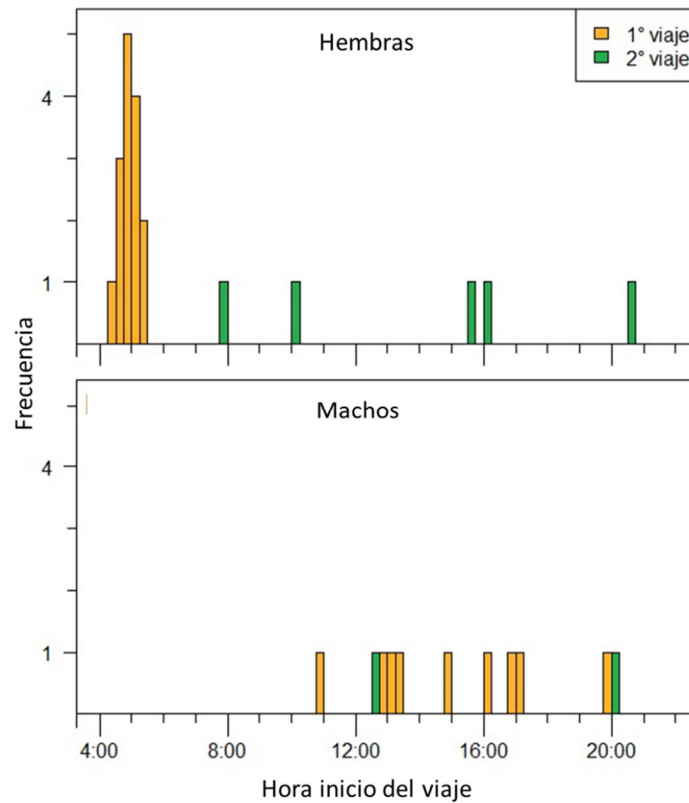


Figura 4.3.1.1 Horarios del inicio del primer y segundo viaje de alimentación de hembras y machos de Cormorán Imperial durante la etapa de incubación tardía en Islas Blancas en 2019.

Tabla 4.3.1.1 Parámetros de los viajes de alimentación (media \pm DS; rango entre paréntesis) de machos y hembras de Cormorán Imperial durante la incubación en la colonia de Islas Blancas en 2019. Se presentan los resultados de la selección de los modelos lineales mixtos (MLM) entre el modelo nulo y el modelo con el efecto del sexo sobre los parámetros de los viajes de alimentación. n_i = número de individuos muestreados, n_v = número total de viajes.

Parámetros de viaje	Hembras $n_i = 5, n_v = 20$	Machos $n_i = 3, n_v = 11$	Selección de modelos MLGM
Duración del viaje (h)	6,0 \pm 2,0 (3,5–8,4)	4,1 \pm 1,4 (2,9–5,6)	Anova, $\chi^2_{(3,4)} = 2,05$, p = 0,15
Distancia total del viaje (km)	21,8 \pm 8,7 (9,9–30,9)	16,7 \pm 6,5 (9,6–22,4)	Anova, $\chi^2_{(3,4)} = 0,73$, p = 0,39
Distancia máxima a la colonia (km)	7,8 \pm 3,2 (3,7–12,2)	6,1 \pm 1,8 (4,1–7,6)	Anova, $\chi^2_{(3,4)} = 0,82$, p = 0,36

4.3.2 Áreas de alimentación

Tanto las hembras como los machos se alimentaron dentro de la Bahía Camarones, a una distancia de menos de 12,2 km de la colonia y en áreas de la bahía con profundidades menores a los 50 m (Figura 4.3.1.2). El sexo no tuvo efecto significativo sobre la distancia total y la distancia máxima a la colonia de los viajes de alimentación durante el periodo de incubación tardía (Tabla 4.3.1.1). Las hembras se alimentaron principalmente hacia el norte y sur de la colonia en aguas someras sobre la costa continental, salvo un individuo que se alimentó principalmente en los alrededores de las islas Blanca Menor y Blanca Oeste (Figura 4.3.1.2). Los machos se alimentaron en aguas al sur de la colonia y, tal como lo señalan las isobatas, en sectores de mayor profundidad que las hembras (Figura 4.3.1.2). Hembras y machos tuvieron un bajo grado de superposición en sus distribuciones de alimentación (BA = 0,039, basado en kernel 95%). La media de las distancias desde el centroide de las áreas núcleo de alimentación de las hembras (kernel 50%) a la costa más cercana (continente o isla) fue de 0,6 \pm 0,6 km ($n = 8$; rango 0,2–1,7) y en la mayoría de los casos las profundidades en esos sectores de la bahía fueron menores a 10 m (Figura 4.3.1.2). Por su parte, la media de las distancias desde el centroide de las áreas núcleo de alimentación de los machos estuvieron a una distancia promedio a la costa más cercana de 1,8 \pm 1,4 km ($n = 7$; rango 0,1–3,8) y la batimetría de esos sectores señala profundidades entre 20 y 30 m, e incluso una mayor profundidad en el caso de uno de los individuos (Figura 4.3.1.2).

Hembras y machos no difirieron en la distancia media de las áreas núcleo de alimentación a la costa más cercana (Welch, $t = -2,21$, $g.l. = 8,3$, $p = 0,06$).

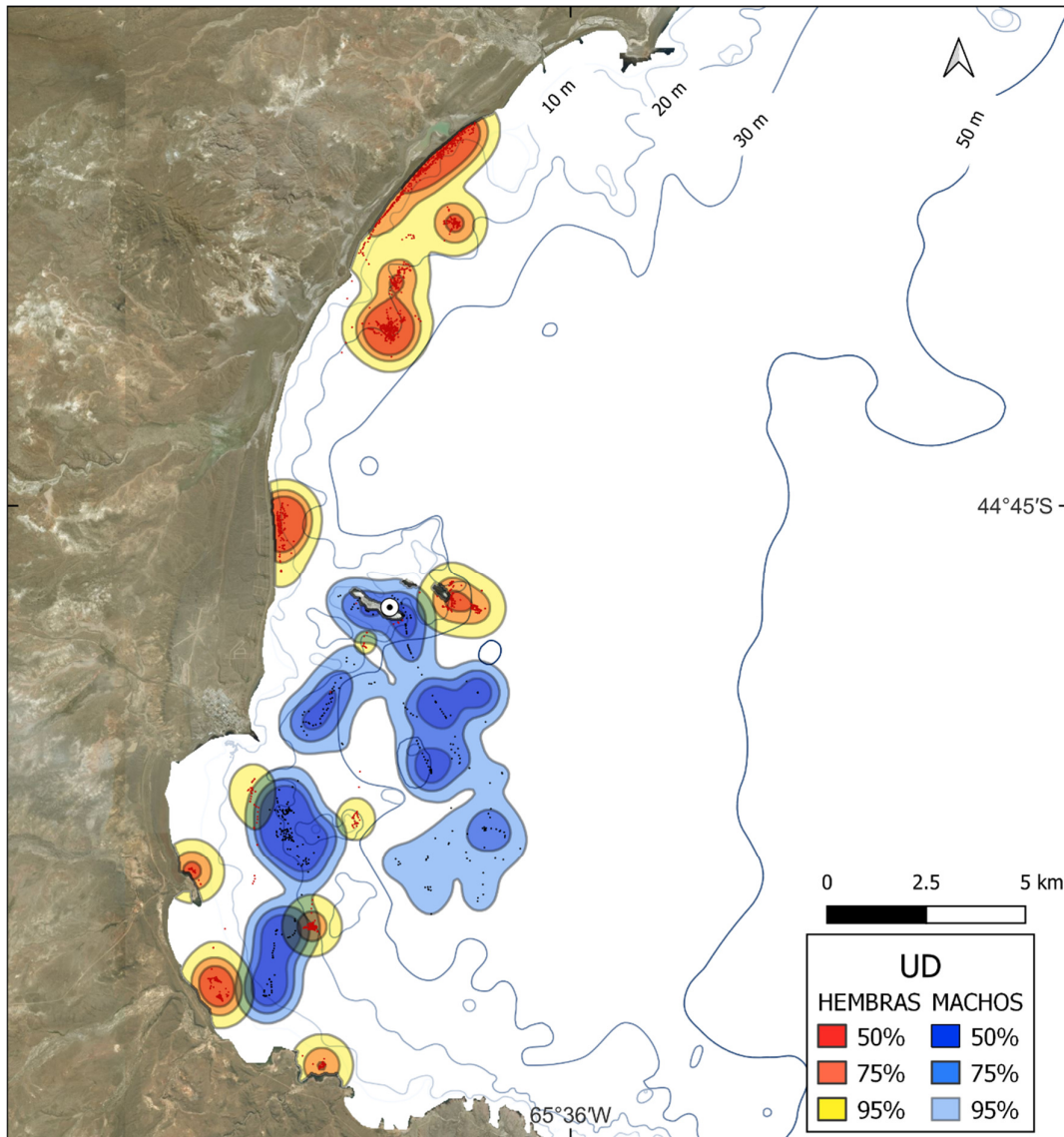


Figura 4.3.1.2 Distribución en el mar de hembras y machos de Cormorán Imperial equipados con GPS y TDR en Islas Blancas durante la etapa tardía de incubación en 2019. Las áreas se muestran como distribuciones de utilización (UD) del 50, 75 y 95 % del kernel. Los puntos rojos y azules corresponden a las localizaciones de los buceos. Se muestra la batimetría del área mediante isobatas en degradado de azul.

4.3.3 Patrones de buceo

El modelo para el número de buceos por día con mejor ajuste fue el que incluyó al sexo (Tabla 4.3.3.1). Las hembras realizaron una cantidad significativamente mayor de buceos por día que los machos, con medianas de 156 ($n = 2786$; rango 59–419) y 35 ($n = 767$; rango 9–146) buceos por día, respectivamente (MLGM, $\beta = -1,274$, $z = -4,109$, $p > 0,01$, Tabla 4.3.3.1). La mediana de la profundidad de buceo de las hembras fue de 19,6 m ($n = 2786$; rango 4,2–23,2), mientras que la de los machos fue de 36,3 m ($n = 767$; rango 2,4–45,1). Sin embargo, no hubo un efecto significativo del sexo sobre las profundidades de buceo (Tabla 4.3.3.1). Cabe aclarar que una de las hembras (N° 10) buceó a profundidades medianas de 4,2 m ($n = 881$; rango 4,2–7,2) durante los tres días de muestreo (Figura 4.3.3.1) y uno de los machos (N° 1) presentó valores de 3,1 m ($n = 102$; rango 2,4–12,1) en más de 60 de sus buceos (Figura 4.3.3.2) y posiblemente estos comportamientos influyeron sobre el resultado general obtenido dado el bajo número de individuos muestreados. Por otro lado, el modelo para la profundidad máxima con mejor ajuste fue el que incluyó al sexo (Tabla 4.3.3.1). Los machos realizaron en general buceos más profundos que las hembras (MLGM, $\beta = 16,53$, $z = 3,36$, $g.l. = 8$, $p = 0,01$, Tabla 4.3.3.1). La profundidad máxima registrada para los machos fue de 48 metros, registrando entre todos los individuos una mediana de 43,4 m ($n = 878$; rango 26,7–48,0), mientras que la máxima profundidad alcanzada por las hembras fue de 36,9 m, con una mediana de 25,4 m ($n = 3830$; rango 11,7–36,9).

Tabla 4.3.3.1 Parámetros de buceo de hembras y machos de Cormorán Imperial en la colonia de Islas Blancas en la etapa de incubación tardía durante tres días consecutivos durante la temporada 2019. Se presentan los resultados de la selección de los modelos lineales mixtos (MLM) entre el modelo nulo y el modelo con el efecto del sexo sobre los parámetros de buceo (basados en la mediana de los tres días de muestreo).

Id	Número de buceos por día	Mediana de profundidad (m)	Mediana de profundidad máxima (m)
Hembras			
6	79 (n = 241, 59–103)	19,6 (n = 241, 17,2–20,2)	35,6 (n = 250, 35,5–36,9)
7	156 (n = 438, 113–169)	21,1 (n = 438, 20,7–22,9)	27,4 (n = 446, 26,4–31,7)
8	114 (n = 332, 98–120)	22,7 (n = 332, 22,1–23,2)	25,4 (n = 337, 25,0–27,1)
9	311 (n = 894, 256–327)	10,4 (n = 894, 9,5–11,0)	16,1 (n = 906, 15,0–17,5)
10	301 (n = 881, 161–419)	4,2 (n = 881, 4,2–7,2)	14,6 (n = 1013, 11,7–16,1)
Machos			
1	26 (n = 102, 9–67)	3,1 (n = 102, 2,4–12,1)	43,4 (n = 140, 26,7–45,5)
2	47 (n = 129, 35–47)	41,2 (n = 129, 37,3–42,2)	44,1 (n = 144, 43,6–46,1)
3	35 (n = 107, 28–44)	44,7 (n = 107, 43,7–45,1)	47,7 (n = 126, 46,6–48,0)
4	31 (n = 104, 30–43)	36,3 (n = 104, 36,0–40,2)	41,0 (n = 136, 40,1–43,5)
5	112 (n = 325, 67–146)	20,4 (n = 325, 17,1–25,4)	32,5 (n = 332, 35,5–36,9)
Selección de modelos MLM	Anova, $\chi^2_{(3,4)} = 9,9$, p = 0,001	Anova, $\chi^2_{(3,4)} = 3,25$, p = 0,07	Anova, $\chi^2_{(3,4)} = 8,82$, p = 0,003

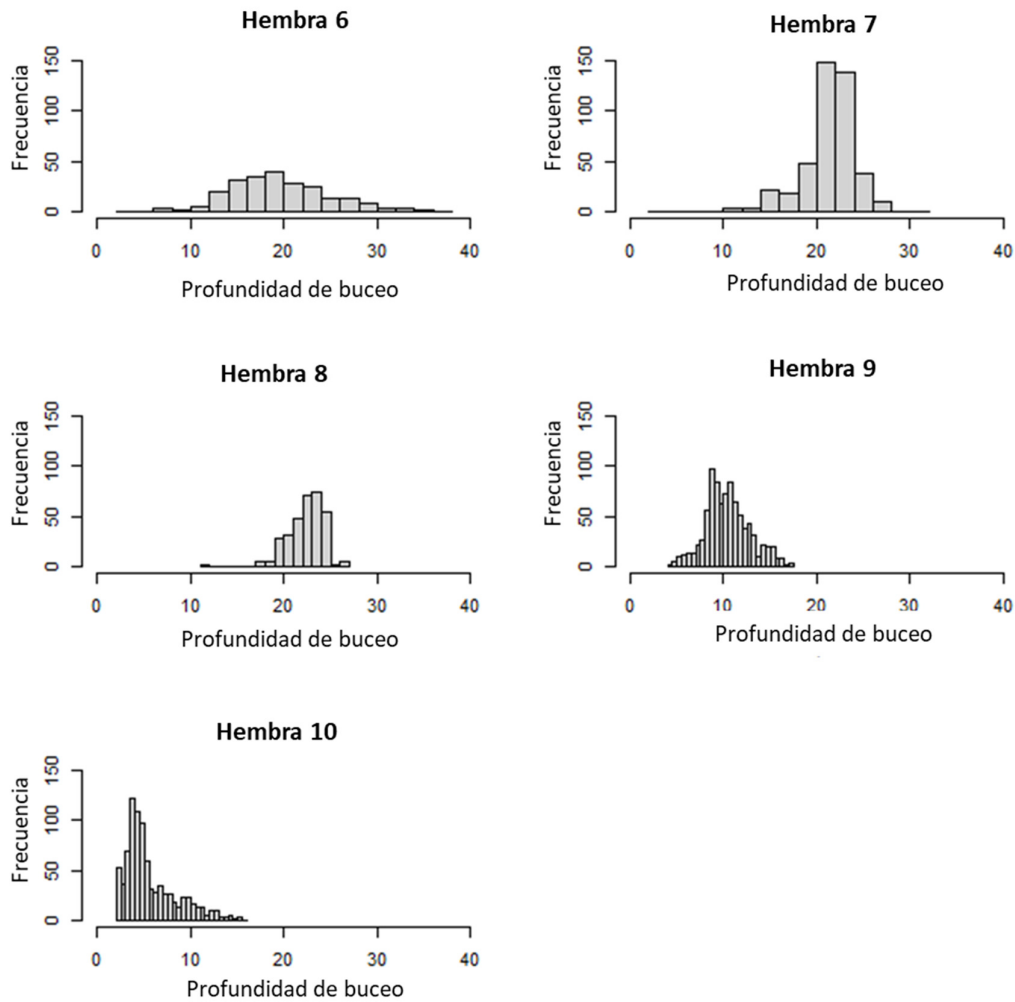


Figura 4.3.3.1 Histogramas de la profundidad de buceo (mediana de cada buceo) de hembras de Cormorán Imperial instrumentados con dispositivos TDR durante tres días consecutivos en la etapa de incubación tardía en la colonia de Islas Blancas en 2019.

Continuación

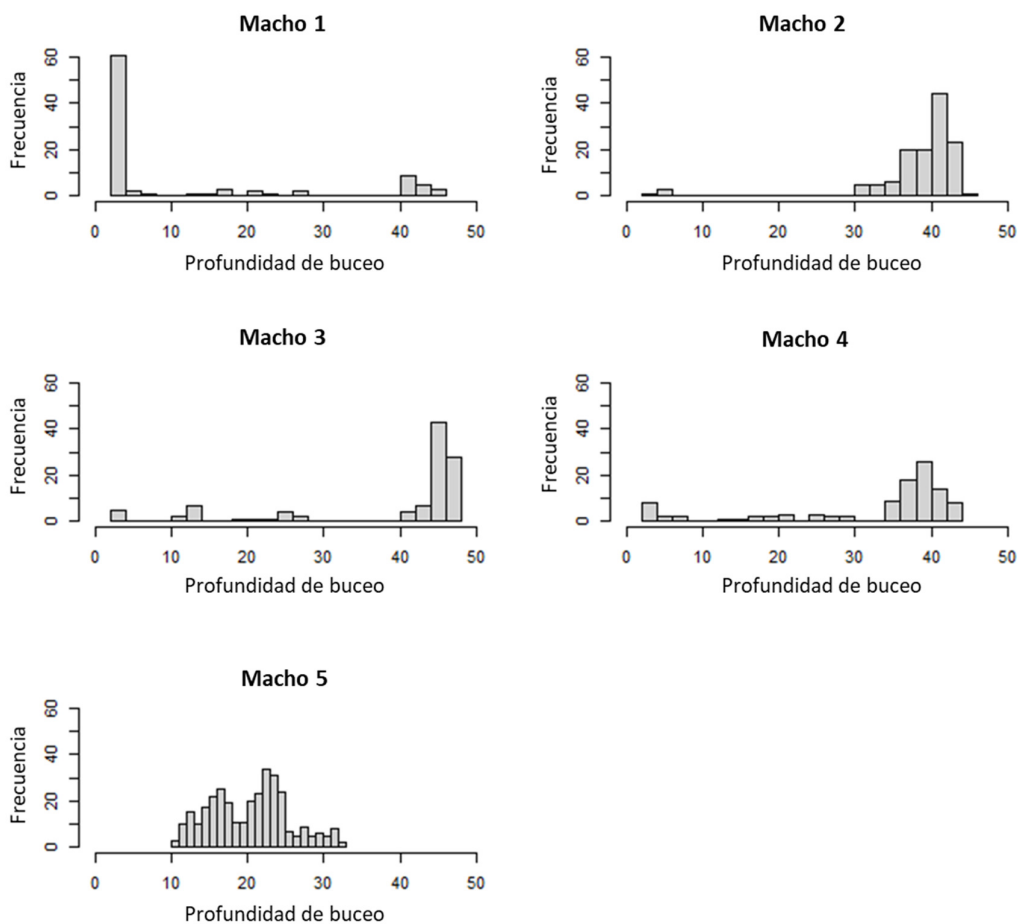


Figura 4.3.3.2 Histogramas de la profundidad de buceo (mediana de cada buceo) de machos de Cormorán Imperial instrumentados con dispositivos TDR durante tres días consecutivos en la etapa de incubación tardía en la colonia de Islas Blancas en 2019.

4.3.2 Nicho isotópico

El plasma de las hembras ($n = 5$) sin tratamiento tuvo valores medios de $\delta^{13}\text{C} = -18,76 \pm 0,32\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N} = 18,66 \pm 0,48\text{‰}$, con una relación promedio de C:N = $4,78 \pm 0,14\text{‰}$. El valor medio de $\delta^{13}\text{C}$ con corrección de lípidos fue $-16,94 \pm 0,26\text{‰}$. Por su parte, el plasma de los machos ($n = 5$) sin tratamiento tuvo valores de $\delta^{13}\text{C} = -18,26 \pm 0,22\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N} = 19,04 \pm 0,45\text{‰}$, con una relación de C:N = $4,53 \pm 0,16\text{‰}$. El valor medio de $\delta^{13}\text{C}$ con corrección de lípidos fue $-16,81 \pm 0,25\text{‰}$.

No se encontraron diferencias significativas entre hembras y machos en la posición media de su nicho isotópico ($DE = 0,404$, $p = 0,20$) ni en la amplitud del nicho isotópico ($DMC = 0,03$, $p = 0,79$) (Figura 4.3.2.1). El área de las elipses estándar corregidas para muestras pequeñas (AEE_C), así como los intervalos de confianza (IC 95%), también presentaron valores similares entre hembras y machos (Tabla 4.3.2.1). El grado de superposición del nicho entre ambos sexos representó el 61,2% para las hembras y el 69,5% para los machos ($\alpha = 95$, $n = 10000$).

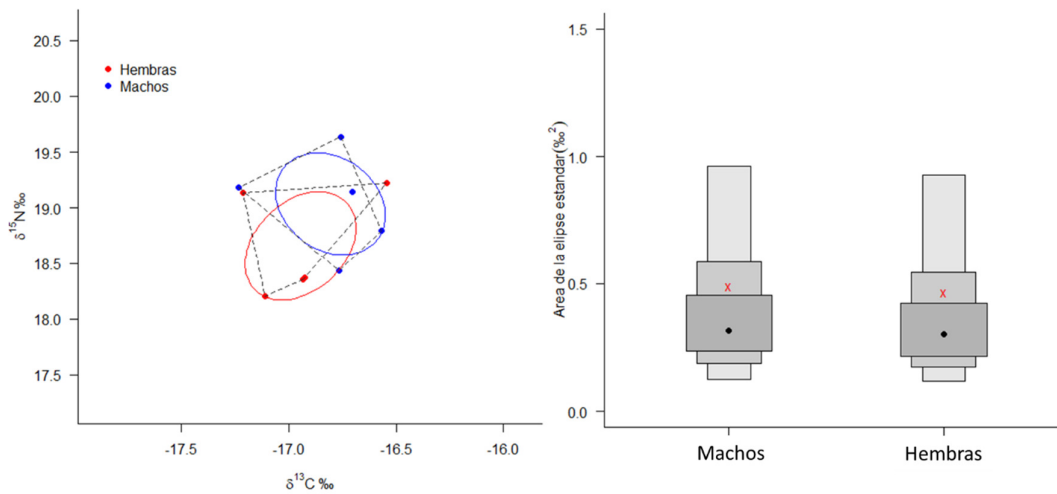


Figura 4.3.2.1 Nicho isotópico (40% de elipses Bayesianas, línea continua) y área total (AT, línea punteada) (izquierda), y área de las elipses estándar (derecha), basados en el plasma de Cormoranes Imperiales hembras y machos instrumentados con GPS y TDR durante el periodo de incubación tardía en la colonia de Islas Blancas en 2019. Panel derecho: intervalos de probabilidades de 50, 75 y 95% (escala de grises), valor medio de AEE_B (puntos negros) y valor medio de las AEE_C (cruces rojas).

Tabla 4.3.2.1 Valores de las posiciones de los centroides de hembras y machos de Cormorán Imperial, métricas de dispersión del nicho (DMC: distancia media de los individuos a la posición del centroide) y métricas del nicho isotópico (AEE_B: área de las elipses estándar, AEE_C: área de las elipses estándar corregidas para muestras pequeñas, IC 95% AEE_B: intervalo de confianza, AT: área total) basados en plasma durante el periodo de incubación tardía en Islas Blancas en 2019.

	Hembras (n = 5)	Machos (n = 5)
Plasma $\delta^{13}\text{C}$ (‰)	-16,94 ± 0,26	-16,81 ± 0,25
Plasma $\delta^{15}\text{N}$ (‰)	18,66 ± 0,48	19,04 ± 0,45
DMC	0,464	0,429
AEE _B	0,33	0,30
AEE _C	0,49	0,46
AEE _B 95 IC	0,11–0,90	0,11–0,93
AT	0,36	0,40

4.4 Discusión

El presente estudio presenta la primera información sobre aspectos espaciales y temporales de la ecología alimentaria del Cormorán Imperial en Islas Blancas, una de las principales colonias de la costa de Chubut, y la primera evaluación de la segregación sexual de la especie en diferentes dimensiones del nicho trófico durante la etapa de incubación tardía. Durante esta etapa, hembras y machos se alimentaron en áreas relativamente cercanas a la costa dentro de la Bahía Camarones. A pesar de que los individuos utilizaron un sector costero reducido, se encontró una clara segregación espacial entre ambos sexos. Hembras y machos también presentaron diferencias en los horarios los de alimentación y en el número de buceos y profundidad máxima, aunque no se detectaron diferencias en el nicho isotópico. Como fue expuesto en el Capítulo II, existen numerosos reportes de segregación sexual en distintos aspectos del nicho trófico en las aves marinas (Wearmouth y Sims 2008, Phillips *et al.* 2011, ver Capítulo II), incluidas algunas especies de cormoranes (Koffijberg y Van Eerden 1995, Kato *et al.* 1996, 2000, Favero *et al.* 1998, Casaux *et al.* 2001, Ishikawa y Watanuki 2002, Cook *et al.* 2007, Wilson *et al.* 2008, Fijn *et al.* 2022).

Los resultados mostraron una segregación espacial casi completa en las áreas de alimentación utilizadas por hembras y machos. Durante tres días consecutivos, las cinco hembras estudiadas se alimentaron a poca distancia de la costa, frecuentemente en áreas de menor profundidad que la isobata de 20 metros, mientras que los tres machos se alimentaron en áreas de mayor profundidad, frecuentemente entre las isobatas de 20 y 30 metros e incluso a mayor profundidad. El patrón en el uso de las áreas de alimentación fue similar al reportado para la especie durante la etapa temprana de pichones en otros sectores costeros, donde las hembras se alimentan en áreas más cercanas a la costa y los machos en áreas de aguas más abiertas y profundas (Masello *et al.* 2010, Quillfeldt *et al.* 2011, Quintana *et al.* 2011, 2021, Harris *et al.* 2016a). Sin embargo, en esas colonias y etapa los machos se alimentan a mayor distancia de la costa y realizan viajes de alimentación más prolongados que lo observado para los machos en Islas Blancas (Masello *et al.* 2010, Quillfeldt *et al.* 2011, Quintana *et al.* 2011, Harris *et al.* 2016a,b).

Los machos bucearon a una profundidad mayor que las hembras utilizando un amplio rango de profundidades, aunque no se detectaron diferencias significativas en la profundidad de buceo entre ambos sexos. En cambio, en términos de la profundidad máxima y número de buceos, las hembras bucearon a menor profundidad y un mayor número de veces por día que los machos. Estas últimas diferencias pueden estar relacionadas con la gran cantidad de presas bentónicas de pequeño tamaño halladas en los contenidos estomacales de las hembras durante la incubación (Capítulo II). El patrón de superposición en las profundidades explotadas por las hembras y machos y el buceo a mayores profundidades por parte de los machos ya ha sido reportado para la especie en diferentes localidades (Quillfeldt *et al.* 2011, Quintana *et al.* 2011) y en otras especies de cormoranes estrechamente relacionadas (Watanuki *et al.* 1996, Kato *et al.* 2000, Cook *et al.* 2007, 2013, Camprasse *et al.* 2017).

Los hábitos costeros de aguas poco profundas de las hembras coinciden con los resultados obtenidos para la misma temporada de cría sobre la composición taxonómica de la dieta durante la etapa de incubación y crianza de pichones chicos, que muestran que la alimentación estuvo basada principalmente en presas bentónicas como las Nototénias, Pulpos y juveniles de Escrófalo (ver Capítulo II). En el caso de los machos, los sectores que utilizaron presentan un mayor rango de profundidades y tipos de presas para explotar y, en coincidencia, los resultados basados en el análisis de contenidos estomacales obtenidos en el mismo año para la etapa de incubación muestran que los machos consumieron principalmente presas de hábitos demersales, como la Merluza y el Langostino (ver Capítulo II).

A pesar de las claras diferencias en las áreas de alimentación y profundidades de buceo, hembras y machos no difirieron en el nicho isotópico basado en el plasma. La superposición en el nicho isotópico podría ser resultado del aprovechamiento de algún recurso en común por parte de algunas hembras y machos. Cabe señalar que, al momento de la recaptura, dos de las hembras regurgitaron espontáneamente parte de sus contenidos estomacales compuestos únicamente por 38 y 82 ejemplares de Langostilla, respectivamente, y que en el área de estudio esta presa puede presentarse agregada a pocos metros de la superficie (N. Suárez, com. pers.). El morfotipo “gregaria” de este crustáceo suele formar agregaciones en la columna de agua que podrían funcionar como una fuente de energía más valiosa que los peces bentónicos (González-Miri y Malacalza 1999, Romero *et al.* 2006, Ciancio *et al.* 2007) y de más fácil captura que peces demersales y epipelágicos durante el tiempo que estén presentes cerca de la colonia. Su aprovechamiento ocasional y/o en proporciones relativas relevantes ha sido reportado en la dieta del Cormorán Imperial en otras localidades de Chubut (Punta *et al.* 2003a, Bulgarella *et al.* 2008, Yorio *et al.* 2010a, Ibarra *et al.* 2018) y en otras regiones (Thompson 1989, Ravalli 2006, Quillfeldt *et al.* 2011, Michalick *et al.* 2013, Harris *et al.* 2016b). La flexibilidad del Cormorán Imperial en sus hábitos alimentarios mostrada en los capítulos previos, indica la capacidad de hembras y machos de aprovechar un amplio espectro de presas en el gradiente bento-pelágico y capitalizar la ocurrencia temporal de presas como el morfotipo “gregaria” de la Langostilla. También, entre los individuos evaluados, una hembra y un macho realizaron un gran número de buceos en aguas superficiales durante los tres días evaluados, sugiriendo el posible uso de esta presa y confirmando el comportamiento flexible en sus hábitos de buceo reportado en otras localidades (Quillfeldt *et al.* 2011). Por otra parte, las Nototénias, que constituyen las principales presas de hábitos bentónicos de las hembras en el área de estudio, presentan amplios rangos en el carbono y posiciones isotópicas similares a la Merluza, la principal presa demersal consumida por los machos (ver Capítulo II), lo que, dependiendo de su contribución relativa en las fechas evaluadas, podría haber contribuido a la similitud encontrada en los nichos isotópicos de hembras y machos en el periodo de estudio.

Los resultados obtenidos y los estudios previos arriba mencionados muestran que las diferencias entre hembras y machos pueden depender de la colonia evaluada y, por lo tanto, de su contexto ecológico. Por ejemplo, se ha reportado que la especie presenta segregación sexual en los parámetros de duración del viaje y máxima distancia a la colonia (en Islas Malvinas, Masello *et al.* 2010, Quillfeldt *et al.* 2011; en la Patagonia argentina, Harris *et al.* 2016a), distancia a la costa más cercana (en Patagonia argentina, Quintana *et al.* 2011) o en la distancia total del viaje (en Islas Malvinas, Masello *et al.* 2010, Quillfeldt *et al.* 2011), mientras que en el presente estudio

los cormoranes de Islas Blancas no se segregaron en estos aspectos. Cabe señalar que en el presente estudio se trabajó con un número bajo de individuos, lo cual podría haber afectado la capacidad para detectar algunos patrones. Sin embargo, las diferencias geográficas en el grado de segregación sexual fueron reportados en muchas especies de aves marinas (p.ej. Kasinsky *et al.* 2021; ver revisiones en Wearmouth y Sims 2008 y Phillips *et al.* 2011). Esto pone de manifiesto la importancia de realizar estudios sobre las distintas dimensiones del nicho trófico de hembras y machos en diferentes localidades para lograr una adecuada evaluación de la segregación en la ecología alimentaria de las aves marinas.

Por otra parte, el estudio fue realizado en una etapa reproductiva diferente a los estudios en las otras localidades y los requerimientos espaciales en las aves marinas pueden cambiar a lo largo del ciclo reproductivo (Huin 2002, Boersma y Rebstock 2009, Suárez *et al.* 2012). Por lo tanto, los parámetros espaciales del Cormorán Imperial podrían variar a lo largo de la temporada reproductiva, aún más considerando que en una especie estrechamente emparentada, el Cormorán de Kerguelen, se ha reportado que las etapas del ciclo pueden tener efectos significativos sobre las distancias totales de viajes y rumbos de hembras y machos (Camprasse *et al.* 2017). Como ya fue discutido en los capítulos anteriores, la dieta de hembras y machos también puede variar temporalmente, por lo que futuros estudios deberían explorar los patrones espaciales de la especie en las distintas etapas del ciclo reproductivo. En el caso de Islas Blancas, por ejemplo, la Merluza fue una de las presas más relevantes de las hembras durante la etapa de cuidado de pichones grandes, mientras que no fue detectada durante la etapa de incubación (Capítulo II), lo cual plantea la posibilidad de que las hembras amplíen o cambien las zonas que utilizan para alimentarse dentro de la bahía al avanzar la temporada.

Hembras y machos de Cormorán Imperial también presentaron segregación en el horario de alimentación. Este comportamiento coincide con el reportado previamente para la especie en la colonia de Punta León y en Islas Malvinas (Masello *et al.* 2010, Quillfeldt *et al.* 2011, Harris *et al.* 2013), así como en otras especies de cormoranes (Favero *et al.* 1998, Kato *et al.* 2000, Cook *et al.* 2007, Camprasse *et al.* 2017). Se han propuesto múltiples beneficios ecológicos para la partición sexual del horario de alimentación. La segregación horaria que presentan hembras y machos durante la etapa de incubación tardía podría relacionarse con las restricciones impuestas sobre cada sexo en términos de requerimientos energéticos y defensa del nido debido al dimorfismo en tamaño, como ha sido sugerido por Quillfeldt *et al.* (2011) y Harris *et al.* (2013). Estos autores argumentan que, al tener reservas corporales más bajas, las hembras se beneficiarían más al reponer sus recursos por la mañana y la sincronización podría evitarles conflictos

con los machos más grandes de nidos vecinos. Entre los aspectos que conciernen al aprovechamiento de los recursos alimenticios, se ha argumentado que los patrones de movimiento a lo largo del día de las principales presas podrían causar una segregación temporal entre sexos (Favero *et al.* 1998). Como se indicó en capítulos anteriores, las principales presas de los machos presentan patrones de migración nictemeral. La Merluza y el Langostino, por ejemplo, se encuentran durante el día en la capa próxima al fondo y en horas nocturnas se detectan desplazamientos y dispersión de los cardúmenes hacia capas superiores (Angelescu y Cousseau 1969, Roux *et al.* 2012), mientras que, las Anchoítas responden a la luz formando bancos compactos a diferentes profundidades durante el día y se dispersan mucho durante la noche en capas de agua cercanas a la superficie del mar (Hansen *et al.* 2001). Por lo tanto, no se puede descartar que dichos movimientos verticales influyan sobre su patrón temporal de alimentación de los cormoranes. Más allá de las diferentes ventajas adaptativas, no mutuamente excluyentes, podría existir un fuerte componente genético dada su amplia ocurrencia entre las especies de cormoranes estrechamente emparentadas (ej., Wanless *et al.* 1995, Green y Williams 1997, Favero *et al.* 1998, Kato *et al.* 2000, Cook *et al.* 2007, Harris *et al.* 2013).

La evaluación simultánea de diferentes dimensiones del nicho trófico del Cormorán Imperial mediante métodos complementarios permitió determinar que durante la incubación las hembras y machos se segregan en la dimensión espacial y temporal, consistente con los resultados presentados en el Capítulo II sobre la composición de la dieta en la misma etapa del ciclo reproductivo. La falta de segregación en el nicho isotópico, a diferencia de lo encontrado en base al análisis de una mayor ventana temporal (ver Capítulo II), muestra el valor de considerar la escala temporal durante la evaluación del nicho trófico, teniendo en cuenta así la flexibilidad de la especie en su ecología alimentaria.

4.5 Anexo

Corrección de lípidos para el $\delta^{13}\text{C}$

Los animales almacenan lípidos en distintos tejidos, estos lípidos están deprimidos en el ^{13}C y típicamente tienen valores de $\delta^{13}\text{C}$ más negativos que los de proteínas y carbohidratos (DeNiro y Epstein 1977, McConnaughey y McRoy 1979), con el potencial de influir sobre los análisis de isótopos estables al utilizar el $\delta^{13}\text{C}$. A partir del centrifugado de la sangre completa, la fracción que contiene plasma queda enriquecida en lípidos y deprime las lecturas en las señales de $\delta^{13}\text{C}$, por lo cual debe aplicarse una corrección para interpretar adecuadamente los resultados. Para ello, es posible hacer una extracción química de los lípidos, aunque dicho procedimiento puede alterar los valores de nitrógeno, o aplicar una ecuación de corrección para las señales de $\delta^{13}\text{C}$ del plasma (Post *et al.* 2007). La ecuación de corrección de lípidos se basa en la técnica de normalización matemática que utiliza la relación C:N y una estimación de la diferencia (Δ) entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ con extracción y sin extracción de lípidos, para obtener un $\delta^{13}\text{C}$ “normalizado en lípidos” para cada muestra (McConnaughey y McRoy 1979). En los animales acuáticos existe una relación significativamente positiva entre la variación en la concentración de lípidos y la relación C:N (Post *et al.* 2007).

Para la construcción de la ecuación de corrección de plasma se utilizaron al azar 5 de las 10 muestras de plasma disponibles. A cada muestra se le realizó una extracción química utilizando una solución de Cloroformo-Metanol para remover los lípidos de la muestra según Folch *et al.* (1957) y reducir la concentración de los mismos uniformemente. Posteriormente, las muestras se secaron y procesaron según las metodologías detalladas en el Capítulo II para el análisis de isótopos estables.

Para cada muestra se midieron los valores de $\delta^{13}\text{C}$ antes y después de la extracción de lípidos y se calculó la relación de carbono a nitrógeno (C:N) en masa de cada muestra antes de la extracción de lípidos. El efecto de la extracción de lípidos sobre el $\delta^{13}\text{C}$ se midió como $\Delta\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_{\text{tratado}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{no tratado}}$. La relación C:N y el $\Delta\delta^{13}\text{C}$ se usó para evaluar la técnica de normalización matemática para el plasma del Cormorán Imperial mediante una regresión lineal del tipo:

$$\Delta\delta^{13}\text{C} = \beta_0 + \beta_1 * \text{C:N} \quad (\text{Ecuación 1})$$

siendo β_0 (intercepto) y β_1 (pendiente) los parámetros de la regresión lineal. Dado que $\Delta\delta^{13}\text{C} = \delta^{13}\text{C}_{\text{tratado}} - \delta^{13}\text{C}_{\text{no tratado}}$, la función puede utilizarse para obtener el $\delta^{13}\text{C}$ normalizado a posteriori de la siguiente manera:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{normalizado}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{no tratado}} + \beta_0 + \beta_1 * \text{C:N} \quad (\text{Ecuación 2})$$

Para construir la ecuación de regresión lineal se utilizó la función 'lm' (paquete *car*; Fox *et al.* 2007) mediante el software de acceso libre R 4.0.2 (R Core Team 2022). Tanto los supuestos para los datos como el ajuste del modelo fueron evaluados mediante la prueba de normalidad de Shapiro-Wilks, la prueba de homocedacea de Fisher para los datos y la prueba de Breusch-Pagan para el ajuste del modelo, asumiendo un nivel de significancia de 0,05. La función obtenida presentó la siguiente relación:

$$\Delta\delta^{13}\text{C} = -5,1447 + 1,4567*\text{C:N} \quad (\text{Ecuación 3, Figura 4.5.A1})$$

con un coeficiente de determinación (R^2) de 0,89 y significancia para la regresión ($F_{1,3} = 23,55$, $p = 0,017$) (Tabla 4.5.A1). La ecuación para obtener el valor de $\delta^{13}\text{C}$ normalizado a posteriori fue la siguiente:

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{normalizado}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{no tratado}} - 5,1447 + 1,4567*\text{C:N} \quad (\text{Ecuación 4})$$

Tabla 4.5.A1. Ecuación de la relación $\Delta\delta^{13}\text{C} - \text{C:N}$. Siendo β_0 (intercepto) y β_1 (pendiente) los parámetros de la regresión lineal simple, DE: desvío estándar, IC 95%: intervalo de confianza y la significancia de los parámetros. R^2 : coeficiente de determinación, p : probabilidad asociada para la regresión y sus supuestos.

$\beta_0 \pm \text{DE (IC 95\%)}$, significancia	$\beta_1 \pm \text{DE (IC 95\%)}$, significancia	R^2	Significancia de la regresión	Normalidad de los residuales	Homocedacea de los residuales
$-5,1447 \pm 1,367$ (-9,495 – -0,794), $t = -3,763$, $p = 0,033$	$1,4567 \pm 1,3$ (0,501–2,418), $t = 4,853$, $p = 0,017$	0,887	$F_{1,3} = 23,55$, $p = 0,017$	$W = 0,95$, $p = 0,75$	$BP = 2,37$, $g.l. = 1$, $p =$ 0,12

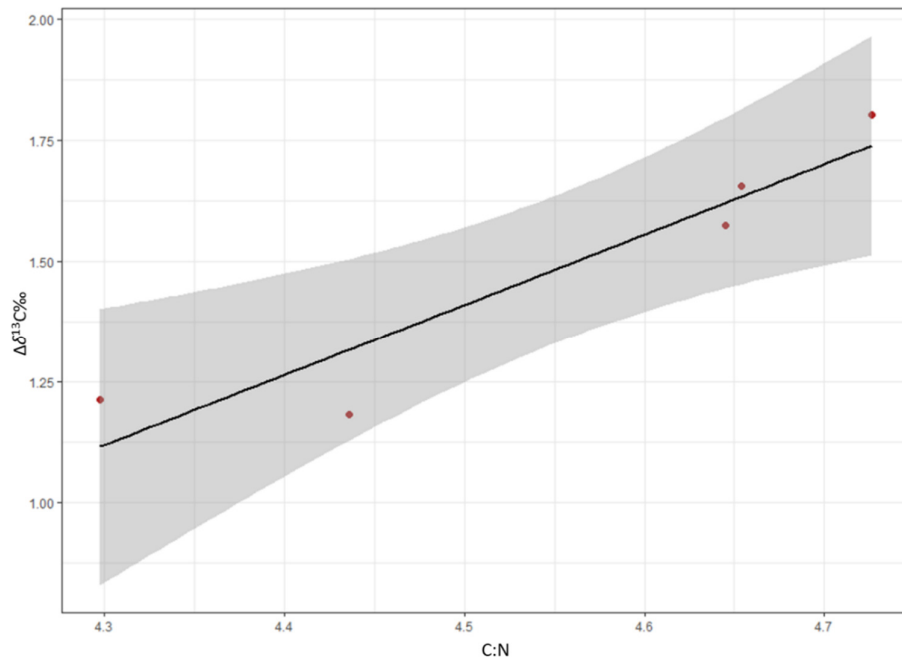


Figura 4.5.A1. Relación lineal (con intervalos de confianza del 95%) entre la relación C:N y el $\Delta\delta^{13}\text{C}$ para muestras de plasma de Cormorán Imperial de la colonia de Islas Blancas, Chubut.

Capítulo V: Conclusiones generales



El presente trabajo de tesis muestra que el Cormorán Imperial tiene una alimentación generalista flexible y que la especie presenta patrones de segregación sexual en varias dimensiones de su nicho trófico en dos colonias ubicadas en la Patagonia norte argentina. La información obtenida también confirma que la especie no se limita a utilizar presas de origen bentónico, y que dependiendo de la etapa y sexo sustenta su dieta principalmente con presas de origen demersal y/o epipelágico. Como fuera reportado en estudios previos, la alimentación de la especie fue principalmente piscívora, estando su dieta complementada con una amplia variedad de invertebrados marinos como poliquetos, crustáceos y cefalópodos (Malacalza *et al.* 1994, Gosztonyi y Kuba 1998, Punta *et al.* 2003a, Ferrari *et al.* 2004, Bulgarella *et al.* 2008, Yorio *et al.* 2010a, Ibarra *et al.* 2018, Morgenthaler *et al.* 2022). Los resultados sobre la segregación sexual en el nicho trófico del Cormorán Imperial destacan la importancia de evaluar por separado la ecología alimentaria de las hembras y los machos. Los resultados obtenidos en las colonias de Punta León e Islas Blancas representan una actualización de la información sobre la composición de la dieta de cormoranes que allí reproducen y en términos generales concuerdan con el espectro trófico encontrado en estudios previos en ambos sectores (Malacalza *et al.* 1994, Yorio *et al.* 2010a). La realización de esta tesis implicó la complementación de diferentes aproximaciones metodológicas para lograr una comprensión más completa de la composición de la dieta del Cormorán Imperial, fortaleciendo el conocimiento sobre sus requerimientos en la colonia de Punta León y aportando nueva información sobre su ecología alimentaria en Islas Blancas. En particular, la combinación del análisis de isótopos estables y el análisis de contenidos estomacales utilizando varias medidas para describir la composición taxonómica de la dieta, permitió una caracterización más adecuada del uso de recursos tróficos que la realizada en estudios previos (Malacalza *et al.* 1994, Yorio *et al.* 2010a, Harris *et al.* 2016a). El estudio de contenidos estomacales diferenciando por sexo y etapas en Punta León permitió comprender con mayor detalle el aporte de las principales presas al evaluar sus porcentajes en peso, ampliando el conocimiento del nicho trófico más allá de la frecuencia de ocurrencia previamente publicada en base al análisis de egagrópilas (Malacalza *et al.* 1994). El análisis de isótopos estables permitió observar los patrones del nicho isotópico durante etapas que no habían sido evaluadas previamente (ver Harris *et al.* 2016a). En el caso de la colonia de Islas Blancas, las evaluaciones por sexo y etapas permitieron comprender con mayor detalle el papel de la Merluza en la dieta de los machos y hembras, así como comprender la importancia de los pequeños peces bentónicos en la dieta de las hembras. Incluso, como se comenta más abajo, el presente estudio aporta nuevos conocimientos sobre el nicho isotópico del Cormorán Imperial en Islas Blancas. Además, se desarrollaron trabajos complementarios claves para determinar la talla y peso de dos especies presa muy relevantes en la dieta, Raneya (*Raneya brasiliensis*) y Nototenia (*Patagonotothen*

sima), mediante ecuaciones de regresión en base a sus huesos craneales, y se construyeron curvas de corrección de lípidos para el $\delta^{13}\text{C}$ que no existían para el plasma del Cormorán Imperial. Estos trabajos complementarios representan nuevos aportes para futuros estudios de ecología trófica.

En este trabajo se describen por primera vez los patrones de segregación sexual en el nicho trófico del Cormorán Imperial a lo largo de diferentes etapas del ciclo reproductivo en dos colonias de la provincia de Chubut. Los resultados muestran que es esencial considerar las diferencias sexuales tanto en el análisis de la composición de la dieta como del nicho isotópico para una interpretación adecuada de la ecología alimentaria de la especie. Además, se observó que la magnitud de la segregación varía en función del contexto temporal y espacial. En general, las hembras de Cormorán Imperial consumen una mayor variedad de presas con mayor presencia de presas bentónicas en comparación con los machos, un patrón que ha sido reportado en otras especies de cormoranes y posiblemente se deba a la amplia diversidad de especies que ofrecen los ambientes bentónicos. La dieta de los machos fue predominantemente demersal y su principal representante fue la Merluza, con un aporte variable de presas de origen bentónico y epipelágico dependiendo de la localidad y etapa del ciclo evaluadas. Para ambos sexos las especies dominantes variaron posiblemente como resultado de diferencias en la distribución y abundancia de las especies presa en cada sector. Además, en ambas localidades los machos consumieron especies de peces de mayor tamaño que las hembras. El uso diferencial de presas por parte de cada sexo podría reflejar la selección de diferentes parches de alimentación con una oferta diferente de tipos, tamaños y abundancias relativas de presas, sugiriendo que las diferencias sexuales observadas en los Cormoranes Imperiales en Islas Blancas y en Punta León podrían estar relacionadas con la segregación espacial en las zonas de alimentación entre hembras y machos. Los hallazgos sobre la dieta ofrecen una perspectiva valiosa para entender la ecología alimentaria del Cormorán Imperial y destacan la importancia de considerar la existencia de segregación sexual.

Este trabajo también describe por primera vez los cambios en el nicho trófico entre las etapas del ciclo reproductivo en hembras y machos de Cormorán Imperial en Punta León, mediante el complemento del análisis de la composición taxonómica de la dieta y del nicho isotópico. Durante la incubación y crianza de pichones chicos hembras y machos se alimentaron de presas principalmente bentónicas o bentónicas y demersales, respectivamente, pero durante la crianza de pichones grandes ambos sexos también incorporaron a su dieta la Anchoíta, mostrando los machos una mayor proporción en su consumo. En general, el nicho isotópico de las hembras indicó una consistencia en el uso de recursos bentónicos en los periodos de incubación y crianza

pichones, mientras que el de los machos indicó una dieta más diversa durante la incubación respecto a la crianza de pichones. En todos los casos, los cambios en las estrategias de alimentación observados se debieron a variaciones en el nitrógeno, posiblemente como resultado de una mayor inclusión de Anchoíta durante la crianza de pichones, en coincidencia con los resultados obtenidos en el estudio convencional de la dieta. La Anchoíta es una especie forrajera abundante y de alto valor energético, que se considera clave en los ecosistemas del Mar Argentino (González-Miri y Malacalza 1999, Hansen *et al.* 2001, Ciancio *et al.* 2007) y los resultados revelan que esta especie puede tener un importante rol en la dieta del Cormorán Imperial durante la crianza de los pichones en las colonias de Patagonia norte. Por otro lado, los resultados mostraron cambios claros en el tamaño de las presas consumidas por los Cormoranes Imperiales a lo largo de las etapas del ciclo reproductivo. En términos generales, el tamaño de las presas consumidas por ambos sexos aumentó a medida que avanzó la temporada. Las variaciones temporales en el nicho trófico del Cormorán Imperial pueden ser resultado de diferentes mecanismos que podrían actuar en simultáneo, pero la información obtenida sugiere que los adultos podrían estar seleccionando presas de mayor tamaño y valor energético durante la crianza de pichones grandes en función de las demandas impuestas por el ciclo reproductivo. En general, estos hallazgos subrayan la importancia de considerar la selección de presas en el contexto de la crianza de pichones.

Este estudio proporciona la primera información sobre varios aspectos de la ecología alimentaria del Cormorán Imperial en Islas Blancas mediante la evaluación simultánea de diferentes dimensiones del nicho, una de las colonias más importantes de la costa de Chubut. Además, es la primera vez que se ha evaluado la segregación sexual de la especie en el nicho trófico durante la etapa de incubación, lo que contribuye significativamente a la comprensión de la ecología de esta especie en la región. En este estudio se encontró una clara segregación espacial entre hembras y machos, a pesar de que los individuos utilizaron un sector costero reducido. Las hembras se alimentaron cerca de la costa y en aguas someras, mientras que los machos se alimentaron en áreas de mayor profundidad. Tanto machos como hembras presentaron comportamientos de buceo flexibles al igual que otras localidades (Quillfeldt *et al.* 2011). Las áreas de alimentación utilizadas por los machos les permitirían acceder a presas que viven en zonas profundas y de hábitos demersales, presas que fueron halladas en el análisis taxonómico de la dieta durante esta misma etapa y en concordancia con las mayores profundidades de buceos. En forma similar, la alimentación en aguas someras, las menores profundidades de buceos y el mayor número de buceos por día de las hembras coinciden con los resultados hallados sobre la composición de la dieta, la cual estuvo casi exclusivamente basada en presas bentónicas. A pesar de esto, no se

detectaron diferencias en el nicho isotópico entre hembras y machos. Es posible que la superposición en el uso de un recurso en común por parte algunos individuos, junto con la similitud en las señales isotópicas de las presas principales de ambos sexos, hayan influido en la similitud observada. Como resultado, se observó una similitud en la posición y amplitud del nicho de hembras y machos. Finalmente, hembras y machos de Cormorán Imperial presentaron segregación en el horario de alimentación, un patrón que coincide con el reportado previamente para la especie en la colonia de Punta León (Harris *et al.* 2013), así como en Islas Malvinas (Masello *et al.* 2010, Quillfeldt *et al.* 2011) y en otras especies de cormoranes (Wanless *et al.* 1995, Green y Williams 1997, Favero *et al.* 1998, Kato *et al.* 2000, Cook *et al.* 2007).

En general, los machos utilizaron en mayor proporción que las hembras presas como la Merluza, la Anchoíta y el Langostino, las cuales son especies de interés comercial en aguas de la provincia de Chubut. Hasta el presente estudio se desconocía cuál era la contribución relativa de estas especies de interés comercial en la dieta en cada sexo a lo largo de la temporada reproductiva. La Merluza, en particular, fue una presa muy relevante en la dieta del Cormorán Imperial, principalmente para los machos en ambas colonias durante todas las etapas. Dado que esta especie es tanto capturada como descartada por las flotas de arrastre que operan en aguas costeras de Chubut, incluidas las adyacentes a Punta León, las posibles interacciones con la actividad pesquera requieren de evaluaciones adicionales. Por otro lado, dado el actual interés en explotar la Anchoíta en aguas de la Provincia de Chubut, los requerimientos de alimento del Cormorán Imperial deberían ser considerados durante la toma de decisiones y en la planificación de esta pesquería.

Los resultados de la presente tesis revelan que el Cormorán Imperial exhibe flexibilidad en las estrategias de alimentación, siendo los machos más flexibles que las hembras en el uso de los recursos. Además, tanto hembras como machos, demostraron tener patrones de variación temporal en su nicho trófico, utilizando estrategias de alimentación flexibles que les permitieron aprovechar diferentes recursos de origen bentónico, demersal y epipelágico en cada etapa. Los patrones sobre la ecología alimentaria del Cormorán Imperial expuestos en esta tesis muestran el papel diferencial de los sexos en las redes alimentarias marinas, y podrían exponer a hembras y machos a diferentes presiones ambientales y antropogénicas.

Literatura citada

- Arrighi, A.C. y Navarro, J.L. 1998. Ecología reproductiva del Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en Isla Deseada (Santa Cruz, Argentina). *El Hornero*, 15: 64–67.
- Angelescu, V.A. y Cousseau, M. B. 1969. Alimentación de la merluza en la región del Talud Continental Argentino, época invernal (Merlucciidae, *Merluccius hubbsi*). *Boletín del Instituto de Biología Marina*, 19: 5–84.
- Angelescu, V., y Prenski, L.B. 1987. Ecología trófica de la merluza común del Mar Argentino (Merlucciidae, *Merluccius hubbsi*). Parte 2. Dinámica de la alimentación analizada sobre la base de las condiciones ambientales, la estructura y las evaluaciones de los efectivos en su área de distribución. *Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP)*, Contribución. No. 561, Mar del Plata, Argentina.
- Annett, C.A. y Pierotti, R. 1989. Chick hatching as a trigger for dietary switching in the Western Gull. *Colonial Waterbirds*, 12: 4–11.
- Annett, C.A. y Pierotti, R. 1999. Long-term reproductive output in western gulls: consequences of alternate tactics in diet choice. *Ecology*, 80: 288–297.
- Barger, C.P. y Kitaysky, A.S. 2012. Isotopic segregation between sympatric seabird species increases with nutritional stress. *Biology Letters*, 8(3): 442–445.
- Barquete, V., Strauss, V. y Ryan, P.G. 2013. Stable isotope turnover in blood and claws: a case study in captive African Penguins. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 448: 121–127.
- Barrett R.T., Camphuysen K., Anker-Nilssen, T., Chardine, J.W., Furness, R.W., Garthe, S., Hüppop, O., Leopold, M.F., Montevecchi, W.A. y Veit, R.R. 2007. Diet studies of seabirds: a review and recommendations. *ICES Journal of Marine Science*, 64(9): 1675–1691.
- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B. y Walker, S. 2015. Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1): 1–48.
- Bearhop, S., Thompson, D.R., Waldron, S., Russell, I.C., Alexander, G. y Furness, R.W. 1999. Stable isotopes indicate the extent of freshwater feeding by cormorants *Phalacrocorax carbo* shot at inland fisheries in England. *Journal of Applied Ecology*, 36: 75–84.
- Bearhop, S., Waldron, S., Thompson, D. y Furness, R.W. 2000. Bioamplification of mercury in Great Skua *Catharacta skua* chicks: the influence of trophic status as determined by stable isotope signatures of blood and feathers. *Marine Pollution Bulletin*, 40(2): 181–185.
- Bearhop, S., Waldron, S., Votier, S.C. y Furness, R.W. 2002. Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75: 451–458.
- Bearhop, S., Phillips, R.A., McGill, R., Cherel, Y., Dawson, D.A. y Croxall, J.P. 2006. Stable isotopes indicate sex-specific and long-term individual foraging specialisation in diving seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 311: 157–164.

- Berlincourt, M. y Arnould, J.P.Y. 2015. Breeding short-tailed shearwaters buffer local environmental variability in south-eastern Australia by foraging in Antarctic waters. *Movement Ecology*, 3(1): 1–11.
- Bernstein, N.P. y Maxson, S.J. 1985. Reproductive energetics of Blue-eyed Shags in Antarctica. *The Wilson Bulletin*, 450–462.
- Bianchini, K., Mallory, M.L., Braune, B.M., Muir, D.C. y Provencher, J.F. 2022. Why do we monitor? Using seabird eggs to track trends in Arctic environmental contamination. *Environmental Reviews*, 30(2): 245–267.
- Boersma, P.D. y Rebstock, G.A. 2009. Foraging distance affects reproductive success in Magellanic penguins. *Marine Ecology Progress Series*, 375: 263–275.
- Bolnick, D.I., Svanbäck, R., Fordyce, J.M., Yang, L.H., Davis, J.M., Hulse, C.D. y Forister, M.L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist*, 161: 1–28.
- Boschi, E.E., Fischbach, C.E. y Iorio, M.I. 1992. Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. *Frente Marítimo*, 10:7–94.
- Boström, M.K., Östman, Ö., Bergenius, M.A. y Lunneryd, S.G. 2012. Cormorant diet in relation to temporal changes in fish communities. *ICES Journal of Marine Science*, 69(2): 175–183.
- Bovcon, N.D., Cochia, P.D. y Gosztanyi A.E. 2007. Guía para el reconocimiento de los peces capturados en los barcos monitoreados por el programa de observadores. *Publicación especial de la Secretaría de Pesca de la provincia del Chubut, Rawson*.
- Bovcon, N.D., Góngora, M.E., Marinao, C. y González-Zevallos, D. 2013. Composición de las capturas y descartes generados en la pesca de merluza común *Merluccius hubbsi* y langostino patagónico *Pleoticus muelleri*: un caso de estudio en la flota fresquera de altura del Golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 48(2): 303–319.
- Bulgarella, M., Pizarro, L.C., Quintana, F., Sapoznikow, A., Gosztanyi, A., y Kuba, L. 2008. Diet of imperial cormorants (*Phalacrocorax atriceps*) and rock shags (*P. magellanicus*) breeding sympatrically in Patagonia, Argentina. *Ornitología Neotropical*, 19: 553–563.
- Burke, C.M. y Montevecchi, W.A. 2009. The foraging decisions of a central place foraging seabird in response to fluctuations in local prey conditions. *Journal of Zoology*, 278(4): 354–361.
- Burke, C.M., Montevecchi, W.A. y Regular, P.M. 2015. Seasonal variation in parental care drives sex-specific foraging by a monomorphic seabird. *PLoS One*, 10(11):e0141190.
- Burnham, K.P. y Anderson, D.R. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information theoretic approach*. Springer-Verlag, New York, NY.
- Calado, J.G., Matos, D.M., Ramos, J.A., Moniz, F., Ceia, F.R., Granadeiro, J.P. y Paiva, V.H. 2018. Seasonal and annual differences in the foraging ecology of two gull species breeding in sympatry and their use of fishery discards. *Journal of Avian Biology*, 49.
- Calenge, C. 2006. The package adehabitat for the R software: a tool for the analysis of space and habitat use by animals. *Ecological Modelling*, 197: 516–519.

- Camphuysen, K.C.J., Shamoun-Baranes, J., van Loon, E.E. y Bouten, W. 2015. Sexually distinct foraging strategies in an omnivorous seabird. *Marine Biology*, 162(7): 1417–1428.
- Camprasse, E.C., Cherel, Y., Arnould, J.P., Hoskins, A.J., Bustamante, P. y Bost, C.A. 2017. Mate similarity in foraging Kerguelen shags: a combined bio-logging and stable isotope investigation. *Marine Ecology Progress Series*, 578: 183–196.
- Carneiro, A.P., Bonnet-Lebrun, A.S., Manica, A., Staniland, I.J. y Phillips, R.A. 2017. Methods for detecting and quantifying individual specialisation in movement and foraging strategies of marine predators. *Marine Ecology Progress Series*, 578: 151–166.
- Casaux, R., Favero, M., Silva, P. y Baroni, A. 2001. Sex differences in diving depths and diet of Antarctic shags at the South Shetland Islands. *Journal of Field Ornithology*, 72(1):22–29.
- Casaux, R., Bertolin, M.L., Tartara, M.A., Alarcón, P. y Porro, G. 2010. The unexpected diet of breeding Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*) at the Nahuel Huapi Lake, Patagonia: implications on population trends. *Ornitología Neotropical*, 21: 457–462.
- Casaux, R., Bertolin, M.L., Deluchi, M., Betoño, M.I.G., Silvestro, A. y Juárez, M. 2022. The Diet of the Imperial Shag *Phalacrocorax atriceps* at Vintter Lake, Patagonia, Argentina. *Waterbirds*, 45(1): 117–121.
- Catry, P., Phillips, R.A., Croxall, J.P., Ruckstuhl, K. y Neuhaus, P. 2005. *Sexual segregation in birds: patterns, processes and implications for conservation*. En: Ruckstuhl, K., Neuhaus, P. (Eds), *Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes*. Cambridge University Press, Cambridge, 351–378.
- Catry, T., Ramos, J.A., Catry, I., Monticelli, D. y Granadeiro, J.P. 2013. Inter-annual variability in the breeding performance of six tropical seabird species: influence of life-history traits and relationship with oceanographic parameters. *Marine Biology*, 160: 1189–1201.
- Ceia, F.R., Xavier, J. C., Carreiro, A.R., Dos Santos, I. y Cherel, Y. 2022. *Conventional and modern approaches to study seabird trophic ecology and diet*. En: *Seabird Biodiversity and Human Activities*. CRC Press. 19–35 pp.
- Chambers, J.M. y Hastie, T.J. 1992. *Statistical Models in S*. Wadsworth and Brooks/Cole Advanced Books and Software, Pacific Grove, California. 608 pp.
- Chaurand, T. y Weimerskirch, H. 1994. The regular alternation of short and long foraging trips in the blue petrel *Halobaena caerulea*: a previously undescribed strategy of food provisioning in a pelagic seabird. *Journal of Animal Ecology*, 63: 275–282.
- Chébez, J. y D. Gómez. 1988. Notas zogeográficas sobre las aves de Tierra del Fuego. *El Hornero*, 13: 75–78.
- Cherel, Y., Hobson, K.A. y Hassani, S. 2005b. 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.
- Cherel, Y., Hobson, K.A., Bailleul, F. y Groscolas, R. 2005a. Nutrition, physiology, and stable isotopes: New information from fasting and molting penguins. *Ecology*, 86: 2881–2888.

- Chiaradia, A., Forero, M.G., Hobson, K.A., Swearer, S.E., Hume, F., Renwick, L. y Dann, P. 2012. Diet segregation between two colonies of Little Penguins *Eudyptula minor* in southeast Australia. *Austral Ecology*, 37: 610–619.
- Ciancio, J.E., Pascual, M.A. y 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.
- Clarke, K.R. 1993. Nonparametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18: 117–143.
- Clarke, J., Manly, B., Kerry, K., Gardner, H., Franchi, E., Corsolini, S. y Focardi, S. 1998. Sex differences in Adélie penguin foraging strategies. *Polar Biology*, 20(4): 248–258.
- Clarke, K.R. y Warwick, R.M. 2001. *Change in Marine Communities: an Approach to Statistical Analysis y Interpretation*, 2ª edición, PRIMER–E. Plymouth, Reino Unido.
- Clarke, K.R. y Gorley, R.N. 2006. PRIMER v6: User Manual/Tutorial. PRIMER–E, Plymouth. Reino Unido.
- Clarke, K.R., Gorley, R.N., Somerfield, P.J. y Warwick, R.M. 2014. *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 3ª edición. PRIMER–E: Plymouth.
- Clark, B.L., Cox, S. L., Atkins, K.M., Bearhop, S., Bicknell, A.W., Bodey, T.W., *et al.* 2021. Sexual segregation of gannet foraging over 11 years: movements vary but isotopic differences remain stable. *Marine Ecology Progress Series*, 661: 1–16.
- Clausen, A.P., Arkhipkin, A.I., Laptikhovsky, V.V. y Huin N. 2005. What is out there: diversity in feeding of gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) around the Falkland Islands (Southwest Atlantic). *Polar Biology*, 28: 652–662.
- Cleasby, I.R., Wakefield, E.D., Bodey, T.W., Davies, R.D., Patrick, S.C., Newton, J., Votier, S.C., Bearhop, S. y Hamer, K.C. 2015. Sexual segregation in a wide-ranging marine predator is a consequence of habitat selection. *Marine Ecology Progress Series*, 518: 1–12.
- Cook, T.R., Cherel, Y., Bost, C. y Tremblay, Y. 2007. Chick-rearing Crozet shags (*Phalacrocorax melanogenis*) display sex-specific foraging behaviour. *Antarctic Science*, 19: 55–63.
- Cook, T.R., Lescroël, A., Cherel, Y., Kato, A. y Bost, C.A. 2013. Can foraging ecology drive the evolution of body size in a diving endotherm?. *PLoS One*, 8(2): e56297.
- Cooper, J. 1985. A note on the diet of Cape Cormorant *Phalacrocorax capensis* at Mercury Island, South West Africa, in November 1978. *South African Journal of Marine Science*, 3: 129–130.
- Cousseau, M.B. y Rosso, J.J. 2019. *Peces [de] Argentina: aguas marinas*. Vazquez Mazzini.
- Crawford, R.J.M. y Dyer, B.M. 1995. Responses by four seabird species to a fluctuating availability of Cape anchovy *Engraulis capensis* off South Africa. *Ibis*, 137: 329–339.

- Crawford, R.J.M. 2004. Accounting for food requirements of seabirds in fisheries management: the case of the South African purse-seine fishery. *African Journal of Marine Science*, 26: 197–203.
- Croxall, J.P. y Prince, P.A. 1980. Food, feeding ecology and ecological segregation of seabirds at South Georgia. *Biological journal of the Linnean Society*, 14: 103–131.
- Croxall, J.P. 1987. *Seabirds: feeding ecology and role in marine ecosystems*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cursach, J., Simeone, A., Matus, R., Soto, O., Schlatter, R., Tobar, C. y Ojeda, J. 2010. Distribución reproductiva del cormorán imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en Chile. *Boletín Chileno de Ornitología*, 16: 9–16.
- Cury, P.M., Boyd, I.L., Bonhommeau, S., Anker-Nilssen, T., Crawford, R.J.M. y Furness, R.W. 2011. Global seabird response to forage fish depletion—one-third for the birds. *Science*, 334: 1703–1706.
- Dans, S.L., Koen-Alonso, M., Crespo, E.A., Pedraza, S.N. y García, N.A. 2003. *Interactions between marine mammals and high seas fisheries in Patagonia: an integrated approach*. Pp 100–115. En: N. Gales, M. Hindell, and R. Kirkwood (Eds). *Marine mammals: fisheries, tourism and management issues*. Collingwood: CSIRO Publishing, Victoria, Australia.
- Davoren, G.K. y Burger, A.E. 1999. Differences in prey selection and behaviour during self-feeding and chick provisioning in rhinoceros auklets. *Animal Behaviour*, 58(4): 853–863.
- Dehnhard, N., Ludynia, K., Masello, J.F., Voigt, C.C., McGill, R.A. y Quillfeldt, P. 2016. Plasticity in foraging behaviour and diet buffers effects of inter-annual environmental differences on chick growth and survival in southern rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome*. *Polar Biology*, 39: 1627–1641.
- DeNiro, M.J. y Epstein, S. 1977. Mechanism of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science*, 197: 261–263.
- DeNiro, M.J. y Epstein, S. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et cosmochimica acta*, 45: 341–351.
- dos Santos, I., Ramos, J.A., Ceia, F.R., Rodrigues, I., Almeida, N., Antunes, S., Carreiro A.R., Matos, D.M, Lopes, R.J., Geraldés, P. y Paiva, V.H. 2022. Sexual segregation in the foraging distribution, behaviour, and trophic niche of the endemic Boyd's shearwater (*Puffinus lherminieri boydi*). *Marine Biology*, 169: 144.
- Downe, N.M. y Heath, R.W. 1970. *Basic statistical methods*. Tercera edición, Harper y Row, New York.
- Duffy, D.C. y Laurenson, L.J.B. 1983. Pellets of Cape Cormorants as indicators of diet. *The Condor*, 85(3): 305–307.
- Duffy, D.C. y Jackson, S. 1986. Diet studies of seabirds: a review of methods. *Colonial Waterbirds*. 9: 1–17.

- Einoder, L.D. 2009. A review of the use of seabirds as indicators in fisheries and ecosystem management. *Fisheries Research*, 95(1): 6–13.
- Elliott, M.L., Bradley, R.W., Robinette, D.P. y Jahncke, J. 2015. Changes in forage fish community indicated by the diet of the Brandt's cormorant (*Phalacrocorax penicillatus*) in the central California Current. *Journal of Marine Systems*, 146: 50–58.
- Elliott, M.L., Schmidt, A.E., Acosta, S., Bradley, R., Warzybok, P., Sakuma, K.M., J.C. Field y Jahncke, J. 2016. Brandt's cormorant diet (1994–2012) indicates the importance of fall ocean conditions for northern anchovy in central California. *Fisheries Oceanography*, 25(5): 515–528.
- Enstipp, M.R., Grémillet, D. y Jones, D.R. 2006. The effects of depth, temperature and food ingestion on the foraging energetics of a diving endotherm, the double-crested cormorant (*Phalacrocorax auritus*). *Journal of Experimental Biology*, 209(5): 845–859.
- Favero, M., Casaux, R., Silva, P., Barrera–Oro, E. y Coria, N. 1998. The diet of the Antarctic shag during summer at Nelson Island, Antarctica. *The Condor*, 100: 112–118.
- Fernández, S.J., Yorio, P., y Ciancio, J.E. 2019. Diet composition of expanding breeding populations of the Magellanic Penguin. *Marine Biology Research*, 15(1): 84–96.
- Ferrari, S., Alegre, B. y Gandini, P. 2004. Dieta del cormorán imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en el sur de Santa Cruz (Patagonia, Argentina). *Ornitología Neotropical*, 15(1): 103–110.
- Fieberg, J. y Kochanny, C.O. 2005. Quantifying home–range overlap: the importance of the utilization distribution. *Journal of Wildlife Management*, 69: 1346–1359.
- Fijn, R.C., de Jong, J.W., Adema, J., van Horsen, P.W., Poot, M.J.M., van Rijn, S., van Eerden, M.R. y Boudewijn, T.J. 2022. GPS–tracking of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* reveals sex–specific differences in foraging behaviour. *Ardea*, 109(3): 491–505.
- Folch, J., Lees, M. y Sloane Stanley, G.H. 1957. A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues. *Journal of Biological Chemistry*, 226: 497–509.
- Fox, J., Friendly, G.G., Graves, S., Heiberger, R., Monette, G., Nilsson, H., Ripley, B., Weisberg, S., Fox, M.J. y Suggests, M. 2007. The car package. R Foundation for Statistical Computing, 1109: 1431.
- Frere, E., Quintana, F. y Gandini, P. 2005. Cormoranes de la costa patagónica: estado poblacional, ecología y conservación. *El Hornero*, 20(1): 35–52.
- Furness, R.W. y Monaghan, P. 1987. *Seabird ecology*. Blackie, Glasgow, 164.
- García, S. y López–Victoria, M. 2008. Diferencias entre sexos en el tamaño corporal y la dieta en el piquero de nazca (*Sula granti*): Sexual differences in body size and diet in the Nazca Booby (*Sula granti*). *Ornitología Colombiana*, (7): 59–65.
- Gatto, A. y Yorio, P. 2009. Provisioning of mates and chicks by Cayenne and Royal terns: resource partitioning in northern Patagonia, Argentina. *Emu–Austral Ornithology*, 109: 49–55.

- Genzano, G., Giberto, D. y Bremec, C. 2011. Benthic survey of natural and artificial reefs off Mar del Plata, Argentina, southwestern Atlantic. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 39: 553–566.
- Gianuca, D., Votier, S.C., Pardo, D., Wood, A.G., Sherley, R.B., Ireland, L., Choquet, R., Pradel, R., Townley, S., Forcada, J., Tuck, G.N. y Phillips, R.A. 2019. Sex-specific effects of fisheries and climate on the demography of sexually dimorphic seabirds. *Journal of Animal Ecology*, 88: 1366–1378.
- Giraudoux, P., Giraudoux, M.P. y Mass, S. 2018. Package 'pgirmess'. Spatial Analysis and Data Mining for Field Ecologists.
- Gómez-Laich, A., Wilson, R.P., Gleiss, A.C., Shepard, E.L. y Quintana, F. 2011. Use of overall dynamic body acceleration for estimating energy expenditure in cormorants: does locomotion in different media affect relationships?. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 399(2): 151–155.
- Gómez-Laich, A., Quintana, F., Shepard, E.L.C., Wilson, R.P. 2012. Intersexual differences in the diving behaviour of Imperial Cormorants. *Journal of Ornithology*, 153: 139–147.
- Gómez-Laich, A., Yoda, K., Zavalaga, C. y Quintana, F. 2015. Selfies of Imperial Cormorants (*Phalacrocorax atriceps*): what is happening underwater? *PLoS ONE*, 10:e0136980.
- Góngora, M.E., González-Zevallos, D., Pettovello, A. y Mendía, L. 2012. Caracterización de las principales pesquerías del golfo San Jorge, Patagonia, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 40: 1–11.
- González-Medina, E., Castillo-Guerrero, J.A., Herzka, S.Z. y Fernández, G. 2017. Flexibility in food resource allocation in parents and selectivity for offspring: variations in $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values during breeding of the blue-footed booby. *Marine Biology*, 164(3): 38.
- González-Miri L. y Malacalza, V. 1999. Perfil nutricional de las principales especies en la dieta del cormorán real (*Phalacrocorax albiventer*) en Punta León (Chubut, Argentina). *Ornitología Neotropical*, 10: 55–59.
- González-Zevallos, D. y Yorio, P. 2006. Seabird use of discards and incidental captures at the Argentine hake trawl fishery in the Golfo San Jorge, Argentina. *Marine Ecology Progress Series*, 316: 175–183.
- González-Zevallos, D., Kuba, L. y Gosztonyi, A.E. 2010. Estimación de la longitud utilizando relaciones morfométricas de huesos del cráneo, cintura escapular, otolitos y medidas específicas del cuerpo en *Merluccius hubbsi* en aguas patagónicas. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 45(2): 341–345.
- González-Zevallos, D., Yorio, P. y Svagelj, W.S. 2011. Seabird attendance and incidental mortality at shrimp fisheries in Golfo San Jorge, Argentina. *Marine Ecology Progress Series*, 432: 125–135.
- Gosztonyi, A.E. y Kuba, L. 1996. Atlas de huesos craneales y de la cintura escapular de peces costeros patagónicos. Informe Técnico: Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica. *Fundación Patagonia Natural*, 4: 1–32.

- Gosztonyi, A.E. y Kuba, L. 1998. Fishes in the diet of the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* at Punta Loberia Chubut, Argentina. *Marine Ornithology*, 26: 59–61.
- Green, K. y Williams, R. 1997. Biology of the Heard Island shag *Phalacrocorax nivalis*. 3. Foraging, diet and diving behaviour. *Emu–Austral Ornithology*, 97(1): 76–83.
- Grémillet, D., Dey, R., Wanless, S., Harris, M.P. y Regel, J. 1996. Determining food intake by Great Cormorants and European Shags with electronic balances. *Journal of Field Ornithology*, 67: 637–648.
- Grémillet, D., Argentin, G., Schulte, B. y Culik, B.M. 1998. Flexible foraging techniques in breeding cormorants *Phalacrocorax carbo* and shags *Phalacrocorax aristotelis*: benthic or pelagic feeding? *Ibis*, 140(1): 113–119.
- Grémillet, D., Wright, G., Lauder, A., Carss, D.N. y Wanless, S. 2003. Modelling the daily food requirements of wintering Great cormorants: a bioenergetics tool for wildlife management. *Journal of Applied Ecology*, 40(2): 266–277.
- Grémillet, D., Kuntz, G., Gilbert, C., Woakes, A.J., Butler, P.J. y Maho Y.L. 2005. Cormorants dive through the polar night. *Biology Letters*, 1(4): 469–471.
- Grosbois, V. y Thompson, P.M. 2005. North Atlantic climate variation influences survival in adult fulmars. *Oikos*, 109(2): 273–290.
- Halley, D.J., Minagawa, M., Nieminen, M. y Gaare, E. 2008. Preservation in 70% ethanol solution does not affect $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of Reindeer blood samples—relevance for stable isotope studies of diet. *Rangifer*, 28: 9–12.
- Hammerschlag–Peyer, C.M., Yeager, L.A., Araújo, M.S. y Layman, C.A. 2011. A hypothesis–testing framework for studies investigating ontogenetic niche shifts using stable isotope ratios. *PLoS ONE*, 6: e27104.
- Hansen, J.E., Martos, P. y Madirolas, A. 2001. Relationship between spatial distribution of the Patagonian stock of Argentine anchovy, *Engraulis anchoita*, and sea temperatures during late spring to early summer. *Fisheries Oceanography*, 10(2): 193–206.
- Harris, S., Raya Rey, A., Phillips, R.A. y Quintana, F. 2013. Sexual segregation in timing of foraging by imperial shags (*Phalacrocorax atriceps*): is it always ladies first?. *Marine Biology*, 160: 1249–1258.
- Harris, S., Raya Rey, A., Zavalaga, C. y Quintana, F. 2014a. Strong temporal consistency in the individual foraging behaviour of Imperial Shags *Phalacrocorax atriceps*. *Ibis*, 156: 523–533.
- Harris, S., Rey, A.R. y Quintana, F. 2014b. Breeding experience and foraging behaviour of Imperial Shags (*Leucocarbo atriceps*) in Argentina. *Emu–Austral Ornithology*, 114(3): 222–228.
- Harris, S., Quintana, F., Ciancio, J., Riccialdelli, L. y Raya Rey, A. 2016a. Linking foraging behaviour and diet in a diving seabird. *Marine Ecology*, 37(2): 419–432.

- Harris, S., Sáenz Samaniego, R.A. y 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. *The Wilson Journal of Ornithology*, 128(4): 811–820.
- Hedd, A., Ryder, J.L., Cowen, L.L., y Bertram, D.F. 2002. Inter–annual variation in the diet, provisioning and growth of Cassin's auklet at Triangle Island, British Columbia: responses to variation in ocean climate. *Marine Ecology Progress Series*, 229: 221–232.
- Hobson, K.A. y Welch, H.E. 1992. Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 84(1): 9–18.
- Hobson, K.A., Piatt, J.F. y Pitocchelli, J. 1994. Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *Journal of animal ecology*, 63(4): 786–798.
- Hobson, K.A., Gloutney, M.L. y Gibbs, H.L. 1997. Preservation of blood and tissue samples for stable–carbon and stable–nitrogen isotope analysis. *Canadian Journal of Zoology*, 75(10): 1720–1723.
- Huin, N. 2002. Foraging distribution of the black–browed albatross, *Thalassarche melanophris*, breeding in the Falkland Islands. *Aquatic Conservation*, 12: 89–99.
- Ibarra, C., Marinao, C., Suárez, N., y Yorio, P. 2018. Differences between colonies and chick–rearing stages in Imperial Cormorant (*Phalacrocorax atriceps*) diet composition: implications for trophic studies and monitoring. *The Wilson Journal of Ornithology*, 130(1): 224–234.
- Irigoyen, A., Trobbiani, G., Casalnuovo, M. y Alonso, M. 2018. *Peces y pesca deportiva argentina: Mar y Patagonia*. Remitente Patagonia, Trelew. 272p.
- Irigoyen, A., Trobbiani, G., y Galván D. 2019. *Peces de arrecife y ambientes de buceo argentinos*. Remitente Patagonia, Chubut, Argentina. 144 p.
- Ishikawa, K. y Watanuki, Y. 2002. Sex and individual differences in foraging behavior of Japanese cormorants in years of different prey availability. *Journal of Ethology*, 20: 49–54.
- Jackson, A.L., Inger, R., Parnell, A.C. y Bearhop, S. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER–Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3): 595–602.
- Johnsgard, P.A. 1993. *Cormorants, darters, and pelicans of the world*. Washington (DC): Smithsonian Institution Press.
- Karnovsky, N.J., Hobson, K.A., Iverson, S. y Hunt Jr, G.L. 2008. Seasonal changes in diets of seabirds in the North Water Polynya: a multiple–indicator approach. *Marine Ecology Progress Series*, 357: 291–299.
- Karnovsky, N.J., Hobson, K.A. y Iverson, S.J. 2012. From lavage to lipids: estimating diets of seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 451: 263–284.
- Kasinsky, T., Yorio, P., Dell'Arciprete, P., Marinao, C., y Suárez, N. 2021. Geographical differences in sex–specific foraging behaviour and diet during the breeding season in the opportunistic Kelp Gull (*Larus dominicanus*). *Marine Biology*, 168: 1–15.

- Kato, A., Croxall, J. P., Watanuki, Y. y Naito, Y. 1991. Diving patterns and performance in male and female blue-eyed cormorants *Phalacrocorax atriceps* at South Georgia. *Marine Ornithology*, 19(2): 117–129.
- Kato, A., Nishiumi, I. y Naito, Y. 1996. Sexual differences in the diet of king cormorants at Macquarie Island. *Polar Biology*, 16: 75–77.
- Kato, A., Watanuki, Y., Nishiumi, I., Kuroki, M., Shaughnessy, P. y Naito, Y.Y. 2000. Variation in foraging and parental behavior of king cormorants. *The Auk*, 117(3): 718–730.
- Koen Alonso, M., Crespo, E.A., García, N.A., Pedraza, S.N. y Coscarella, M.A. 1998. Diet of dusky dolphins, *Lagenorhynchus obscurus*, in waters off Patagonia, Argentina. *Fishery Bulletin*, 96(2): 366–374.
- Koen Alonso, M., Crespo, E.A., Pedraza, S.N., García, N.A. y Coscarella, M. 2000. Food habits of the South American sea lion, *Otaria flavescens*, off Patagonia, Argentina. *Fishery Bulletin*, 98: 250–263.
- Koen Alonso, M., Crespo, E.A., García, N.A., Pedraza, S.N., Mariotti, P.A., Berón-Vera, B. y Mora, N.J. 2001. Food habits of *Dipturus chilensis* (Pisces: Rajidae) off Patagonia, Argentina. *ICES Journal of Marine Science*, 58: 288–297.
- Koen Alonso, M., Crespo, E.A., García, N.A., Pedraza, S.N., Mariotti, P.A. y Mora, N.J. 2002. Fishery and ontogenetic driven changes in the diet of the spiny dogfish *Squalus acanthias* in Patagonian waters, Argentina. *Environmental Biology of Fishes*, 63: 193–202.
- Koffijberg, K. y Van Eerden, M.R. 1995. Sexual dimorphism in the cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*: possible implications for differences in structural size. *Ardea*, 83: 37–46.
- Kusch, A. y Marín, M. (2013). Distribución de sitios reproductivos de cormoranes *Phalacrocorax* spp. (Pelecaniformes) en el Estrecho de Magallanes y costas hacia el sur (52° – 56° S), Chile. *Anales Instituto Patagonia* (Chile), 41: 131–139.
- Lack, D. 1968. *Ecological adaptations for breeding in birds*. Methuen, London.
- Lascelles, B.G., Taylor, P.R., Miller, M.G.R., Dias, M.P., Opper, S., Torres, L., Hedd, A., Corre Le, M., Phillips, R.A., Shaffer, S.A., Weimerskirch, H. y Small, C. 2016. Applying global criteria to tracking data to define important areas for marine conservation. *Diversity and Distributions*, 22: 422–431.
- Layman, C.A., Arrington, D.A., Montaña, C.G. y Post, D.M. 2007. Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure?. *Ecology*, 88(1): 42–48.
- Lehikoinen, A. 2005. Prey-switching and diet of the Great Cormorant during the breeding season in the Gulf of Finland. *Waterbirds*, 28: 511–515.
- Lescroël, A., Ridoux, V. y Bost, C.A. 2004. Spatial and temporal variation in the diet of the Gentoo Penguin (*Pygoscelis papua*) at Kerguelen Islands. *Polar Biology*. 27: 206–216.
- Lewis, S., Benvenuti, S., Dall-Antonia, L., Griffiths, R., Money, L., Sherratt, T.N., Wanless, S. y Hamer, K.C. 2002. Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1501): 1687–1693.

- Libenson, L.V. 1996. La dieta del Cormorán cuello negro (*Phalacrocorax magellanicus*) y el Cormorán real (*P. albiventer*) en el puerto de Comodoro Rivadavia (Chubut, Argentina). *Naturalia Patagónica Serie Ciencias Biológicas*, 4: 85–94.
- Libenson, L.V. 1997. Aspectos de la biología reproductiva de *Phalacrocorax magellanicus* y *P. albiventer* en el puerto de Comodoro Rivadavia (Chubut: Argentina). *Neotropica*, 43: 73–77.
- Liordos, V. y Goutner, V. 2008. Habitat and temporal variation in diet of Great Cormorant nestlings in Greek Colonies. *Waterbirds*, 31(3): 424–437.
- Lorentsen, S.H., Grémillet, D. y Nymoén, G.H. 2004. Annual variation in diet of breeding great cormorants: does it reflect varying recruitment of gadoids?. *Waterbirds*, 27(2): 161–169.
- Ludynia, K., Dehnhard, N., Poisbleau, M., Demongin, L., Masello, J. F., Voigt, C. C., y Quillfeldt, P. 2013. Sexual segregation in rockhopper penguins during incubation. *Animal Behaviour*, 85(1): 255–267.
- Luque, S.P. 2007. Diving behaviour analysis in R. *R News*, 7(3): 8–14.
- Malacalza, V.E. 1984. Biología reproductiva de *Phalacrocorax albiventer*. I. Nidificación en Punta Tombo. Informe técnico, Centro Nacional Patagónico–CONICET.
- Malacalza, V. E. 1988. Ecología y biología de los cormoranes de la costa del Chubut (Aves, Phalacrocoracidae). Tesis doctoral, Facultad de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de La Plata.
- Malacalza, V.E. y Hall, M.A. 1988. Sexing adult King Cormorants (*Phalacrocorax albiventer*) by discriminant analysis. *Colonial Waterbird*, 11: 32–37.
- Malacalza, V.E., Poretti, T.I. y Bertellotti, N. 1994. La dieta de *Phalacrocorax albiventer* en Punta León (Chubut, Argentina) durante la temporada reproductiva. *Ornitología Neotropical*, 5: 91–97.
- Malacalza, V.E. y Navas, J.R. 1996. Biología y ecología reproductiva de *Phalacrocorax albiventer* (Aves: Phalacrocoracidae) en Punta León, Chubut, Argentina. *Ornitología Neotropical*, 7: 53–61.
- Mariano–Jelicich, R., Madrid, E., y Favero, M. 2007. Sexual dimorphism and diet segregation in the Black Skimmer *Rynchops niger*. *Ardea*, 95(1): 115–124.
- Marinao, C. y Yorio, P. 2011. Fishery discards and incidental mortality of seabirds attending coastal shrimp trawlers at Isla Escondida, Patagonia, Argentina. *The Wilson Journal of Ornithology*, 123: 709–719.
- Marinao, C., Kasinsky, T., Suárez, N. y Yorio, P. 2018. Contribution of recreational fisheries to the diet of the opportunistic Kelp Gull. *Austral Ecology*, 43(8): 861–875.
- Marinao, C., Suárez, N., Gatto, A. y Yorio, P. 2019. Forage fish to growing chicks: shared food resources between two closely related tern species. *Marine Biology*, 166: 1–12.

- Masello, J.F., Mundry, R., Poisbleau, M., Demongin, L., Voigt, C.C., Wikelski, M. y Quillfeldt, P. 2010. Diving seabirds share foraging space and time within and among species. *Ecosphere*, 1(6): 1–28.
- Masello, J.F., Wikelski, M., Voigt, C.C. y Quillfeldt, P. 2013. Distribution patterns predict individual specialization in the diet of dolphin gulls. *PLoS ONE*, 8: e67714
- Massaro, M., Ainley, D.G., Santora, J. A., Quillfeldt, P., Lescroël, A., Whitehead, A., Varsani A, Ballard G. y Lyver, P.O.B. 2020. Diet segregation in Adélie penguins: some individuals attempt to overcome colony-induced and annual foraging challenges. *Marine Ecology Progress Series*, 645: 205–218.
- McConnaughey, T. y McRoy, C.P. 1979. Food–web structure and the fractionation of carbon isotopes in the Bering Sea. *Marine Biology*, 53: 257–262.
- Michalik, A., van Noordwijk, H.J., Brickle, P., Eggers, T. y Quillfeldt, P. 2010. The diet of the Imperial Shag *Phalacrocorax atriceps* at a colony on New Island, Falkland/Malvinas Islands combining different sampling techniques. *Polar Biology*, 33: 1537–1546.
- Michalik, A., McGill, R.A., van Noordwijk, H.J., Masello, J.F., Furness, R.W., Eggers, T. y Quillfeldt, P. 2013. Stable isotopes reveal variable foraging behaviour in a colony of the Imperial Shag *Phalacrocorax atriceps*: differences between ages, sexes and years. *Journal of Ornithology*, 154: 239–249.
- Miller, M.G., Silva, F.R., Machovsky–Capuska, G.E. y Congdon, B.C. 2018. Sexual segregation in tropical seabirds: drivers of sex–specific foraging in the brown booby *Sula leucogaster*. *Journal of Ornithology*, 159: 425–437.
- Mills, W.F., Morley, T.I., Votier, S.C., y Phillips, R.A. 2021. Long–term inter– and intraspecific dietary variation in sibling seabird species. *Marine Biology*, 168(3): 1–12.
- Moody, A.T., Hobson, K.A. y Gaston, A.J. 2012. High–arctic seabird trophic variation revealed through long–term isotopic monitoring. *Journal of Ornithology*, 153: 1067–1078.
- Morgenthaler, A., Millones, A., Gandini, P. y 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.
- Morgenthaler, A., Millones, A., Gandini, P. y Frere, E. 2022. Diet of adult and immature imperial cormorants, *Leucocarbo atriceps*, from southern Patagonia. A combined dietary approach and an exploratory analysis of stable isotopes of pellet membrane. *Polar Biology*, 45(10): 1529–1539.
- Morrison, M.L., Ralph, C. J., Verner, J. y Jehl Jr, J.R. 1990. Avian foraging: theory, methodology and applications. *Studies in Avian Biology*, 13:1–515.
- Muzaffar, S.B., Gubiani, R., Benjamin, S., AlShihi, R., Al–Romithi, A. y Al Kaabi, F.H. 2017. Food consumption patterns of the Vulnerable Socotra cormorant *Phalacrocorax nigrogularis* indicate minimal overlap with fisheries in the eastern Arabian Gulf. *Oryx*, 51(1): 115–123.

- Navarro, J., Louzao, M., Igual, J. M., Oro, D., Delgado, A., Arcos, J. M., Genovart, M., Keith A. Hobson, K.A y Forero, M.G. 2009. Seasonal changes in the diet of a critically endangered seabird and the importance of trawling discards. *Marine Biology*, 156: 2571–2578.
- Navarro, J., Oro, D., Bertolero, A., Genovart, M., Delgado, A., y Forero, M. G. 2010. Age and sexual differences in the exploitation of two anthropogenic food resources for an opportunistic seabird. *Marine biology*, 157: 2453–2459.
- Navarro, J., Votier, S.C., Aguzzi, J., Chiesa, J.J., Forero, M.G., y Phillips, R.A. 2013. Ecological Segregation in Space, Time and Trophic Niche of Sympatric Planktivorous Petrels. *PLoS ONE*, 8(4): e62897.
- Navas, J.R. 1970. La identidad de los cormoranes del Lago Nahuel Huapi (Aves, Phalacrocoracidae). *Neotropica*, 16: 140–144.
- Navoa. 2018. Relaciones morfométricas de huesos y medidas corporales del Diablillo *Helcogrammoides cunninghami* y su aplicación a los estudios de dieta de aves marinas. Tesis de Licenciatura. Universidad Nacional de la Patagonia San Juan Bosco.
- Nelson, J. B. 2005. *Pelicans, cormorants, and their relatives: Pelecanidae, Sulidae, Phalacrocoracidae, Anhingidae, Fregatidae, Phaethontidae*. OUP Oxford.
- Neuman, J., Pearl, D.L., Ewins, P. J., Black, R., Weseloh, D. V., Pike M. y Karwowski, K. 1997. Spatial and temporal variation in the diet of double-crested cormorants (*Phalacrocorax auritus*) breeding on the lower Great Lakes in the early 1990s. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences*, 54: 1569–1584.
- Newsome, S.D., Martinez del Rio, C., Bearhop, S. y Phillips, D.L. 2007. A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8): 429–436.
- Orians, G.H. y Pearson, N.E. 1979. *On the theory of central place foraging*. En: Analysis of Ecological Systems. Editores: Horn D.J., Mitchell R.D. y Stairs G.R. Ohio State University Press, Columbus, Ohio. Pp 155–177.
- Oro, D., Álvarez, D. y Velando, A. 2018. Complex demographic heterogeneity from anthropogenic impacts in a coastal marine predator. *Ecological Applications*, 28(3): 612–621.
- Ortiz, N., y Re, M.E. 2014. *Cephalopoda*. En: Los Invertebrados Marinos, 1ra Edición. Editores: Calcagno, J. Vazquez Manzini Editores – Fundación de Historia Natural Felix Azara.
- Paiva, V.H., Pereira, J., Ceia, F.R. y Ramos, J.A. 2017. Environmentally driven sexual segregation in a marine top predator. *Scientific Reports*, 7(1): 1–11.
- Pájaro M. 2002. Alimentación de la anchoíta argentina (*Engraulis anchoita*, Hubbs y Marini 1935) (Pisces: Clupeiformes) durante la época reproductiva. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero*, 15: 111–125.
- Pájaro, M., Martos, P., Leonarduzzi, E., Macchi, G., Díaz, M.V. y Brown, D. 2008. Estrategia de puesta de la anchoíta (*Engraulis anchoita*) en el Mar Argentino y Zona Común de Pesca Argentino–Uruguay. *Informe Técnico Oficial INIDEP*, Mar del Plata, 11: 1-14.

- Patrick, S.C., y Weimerskirch, H. 2014. Consistency pays: sex differences and fitness consequences of behavioural specialization in a wide-ranging seabird. *Biology Letters*, 10(10): 20140630.
- Pelletier, L., Chiaradia, A., Kato, A. y Ropert-Coudert, Y. 2014. Fine-scale spatial age segregation in the limited foraging area of an inshore seabird species, the little penguin. *Oecologia*, 176: 399–408.
- Peterson, B.J. y Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1): 293–320.
- Phillips, R.A., Wakefield, E.D., Croxall, J.P., Fukuda, A. y Higuchi, H. 2009. Albatross foraging behaviour: no evidence for dual foraging, and limited support for anticipatory regulation of provisioning at South Georgia. *Marine Ecology Progress Series*, 391: 279–292.
- Phillips, R.A., McGill, R.A., Dawson, D.A. y Bearhop, S. 2011. Sexual segregation in distribution, diet and trophic level of seabirds: insights from stable isotope analysis. *Marine Biology*, 158: 2199–2208.
- Phillips, D.L., Inger, R., Bearhop, S., Jackson, A.L., Moore, J.W., Parnell, A.C., Semmens, B.X. y Ward, E.J. 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, 92(10): 823–835.
- Pinet, P., Jaquemet, S., Phillips, R.A. y Le Corre, M. 2012. Sex-specific foraging strategies throughout the breeding season in a tropical, sexually monomorphic small petrel. *Animal Behaviour*, 83(4): 979–989.
- Polito, M.J., Trivelpiece, W.Z., Patterson, W.P., Karnovsky, N.J., Reiss, C.S., y Emslie, S.D. 2015. Contrasting specialist and generalist patterns facilitate foraging niche partitioning in sympatric populations of *Pygoscelis* penguins. *Marine Ecology Progress Series*, 519: 221–237.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3): 703–718.
- Post, D.M., Layman, C.A., Arrington, D.A., Takimoto, G., Quattrochi, J., y Montana, C.G. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*, 152: 179–189.
- Punta, G. 1989. Guaneras de la Provincia del Chubut. Potencialidad productiva y fundamentos para su manejo racional. Dirección de Impresiones Oficiales: Rawson, Chubut.
- Punta, G.E., Saravia, J.R.C. y Yorio, P.M. 1993. The diet and foraging behaviour of two Patagonian cormorants. *Marine Ornithology*, 21: 27–36.
- Punta GE. 1996. Estado de situación del recurso guanero en la República Argentina. *Informes Técnicos del Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica Fundación Patagonia Natural*, 6: 1–17.
- Punta, G., Yorio, P., Herrera, G. y Saravia, J. 2003a. Biología reproductiva de los cormoranes Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) y Cuello Negro (*P. magellanicus*) en el Golfo San Jorge, Chubut, Argentina. *El Hornero*, 18(2): 103–111.

- Punta, G., Yorio, P. y Herrera, G. 2003b. Temporal patterns in the diet and food partitioning in Imperial Cormorants (*Phalacrocorax atriceps*) and Rock Shags (*P. Magellanicus*) breeding at Bahía Bustamante, Argentina. *The Wilson Bulletin*, 115(3): 307–315.
- Quillfeldt, P., Schroff, S., van Noordwijk, H.J., Michalik, A., Ludynia, K. y Masello, J.F. 2011. Flexible foraging behaviour of a sexually dimorphic seabird: large males do not always dive deep. *Marine Ecology Progress Series*, 428: 271–287.
- Quintana, F., Wilson, R.P. 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., Wilson, R., Dell'Arciprete, P., Shepard, E. y Gómez-Laich, A. 2011. Women from Venus, men from Mars: inter-sex foraging differences in the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* a colonial seabird. *Oikos*, 120(3): 350–358.
- Quintana, F., Wilson, R., Prandoni, N., Svagelj, W.S. y Gómez-Laich, A. 2021. *Long-term ecology studies in Patagonian seabirds: a review with the Imperial cormorant as a case study*. En: Global change in Atlantic coastal Patagonian ecosystems: a journey through time . Springer International Publishing. 233–262 pp.
- R Core Team, Team, M.R.C., Suggests, M. y Matrix, S. 2018. Package stats. *The R Stats Package*.
- R Core Team. 2022. R: A language y environment for statistica computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Ramos, J. A., y Furness, R. W. (2022). *Seabirds as indicators of forage fish stocks*. En: Seabird Biodiversity and Human Activities. CRC Press. 137–148 pp.
- Randall, D.J., Burggren, W.W., French, K. y Eckert, R. 2002. *Eckert Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations*, quinta edición. New York, W.H. Freeman and company.
- Rasmussen, P.C., Humphrey, P.S. y Muniz-Saavedra, J. 1992. Imperial Shags and other birds of the Lago General Vintter area, Chubut Province, Argentina. *Museum of Natural History, the University of Kansas*, 146: 1–16.
- Ratcliffe, N. y Trathan, P. 2012. A review of the diet and at-sea distribution of penguins breeding within the CAMLR Convention Area. *CCAMLR Science*, 19: 75–114.
- Ravalli, C. 2006. Espectro trófico del Cormorán imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en el Canal Beagle (Tierra del Fuego) durante el período de cría de pichones. Tesis. Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Argentina.
- Reyes-González, J. M., De Felipe, F., Morera-Pujol, V., Soriano-Redondo, A., Navarro-Herrero, L., Zango, L., García-Barcelona, S., Ramos, R. y González-Solís, J. 2021. Sexual segregation in the foraging behaviour of a slightly dimorphic seabird: Influence of the environment and fishery activity. *Journal of Animal Ecology*, 90(5): 1109–1121.
- Reynolds, P. 1934. Apuntes sobre aves de Tierra del Fuego. *El Hornero*, 5(03): 339–353.
- Ricklefs, R.E. y White, S.C. 1981. Growth and energetics of chicks of the sooty tern (*Sterna fuscata*) and common tern (*S. hirundo*). *The Auk*, 98(2): 361–378.

- Romero, M.C., Lovrich, G.A., y Tapella, F. 2006. Seasonal changes in dry mass and energetic content of *Munida subrugosa* (Crustacea: Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of Shellfish Research*, 25(1): 101–106.
- Rosciano, N., Svagelj, W. S. y Raya Rey, A. 2013. Effect of anthropic activity on the Imperial Cormorants and Rock Shags colonies in the Beagle Channel, Tierra del Fuego. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 48: 165–176.
- Rosciano, N.G., Polito, M.J. y Raya Rey, A. 2019. What's for dinner mom? Selective provisioning in southern rockhopper penguins (*Eudyptes chrysocome*). *Polar Biology*, 42: 1529–1535.
- Roux, A., De La Garza, J., Piñero, R. y Bertuche, D. 2012. La ruta de migración del langostino patagónico. *INIDEP Informe Técnico*, 7: 1–24.
- Rozbaczylo, N., Moreno, R. A. y Montes, M.J. 2006. Poliquetos bentónicos submareales de fondos blandos desde el seno reloncaví hasta boca del guafo, Chile (annelida, polychaeta). *Ciencia y Tecnología del Mar*, 29(2): 95–106.
- Ruppert, E.E., y Barnes, R.D. 1996. *Zoología de los Invertebrados*, sexta edición: Madrid. España, Facultad de Biología, Departamento de Biología Animal I (Invertebrados), Universidad Complutense de Madrid, Editorial McGraw Hill interamericana, 136p.
- Santora, J.A., Schroeder, I.D., Field, J.C., Wells, B.K. y Sydeman, W.J. 2014. Spatio-temporal dynamics of ocean conditions and forage taxa reveal regional structuring of seabird–prey relationships. *Ecological Applications*, 24(7): 1730–1747.
- 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.
- Schindelin, J., Rueden, C.T., Hiner, M.C. y Eliceiri, K.W. 2015. The ImageJ ecosystem: An open platform for biomedical image analysis. *Molecular Reproduction and Development*, 82(7–8): 518–529.
- Schreiber, E. A., y Burger, J. 2001. *Seabirds in the marine environment*. En: *Biology of Marine Birds*. CRC Press. 19–34 pp.
- Scioscia, G. 2011. Ecología trófica del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) y sus implicancias en la ecología reproductiva en el Canal Beagle, Tierra del Fuego. Tesis Doctoral, Universidad Nacional de Mar del Plata, Mar del Plata, Buenos Aires, Argentina.
- Scioscia, G., Raya Rey, A., Saenz Samaniego, R.A., Florentín, O. y Schiavini, A. 2014. Intra-and interannual variation in the diet of the Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) at Martillo Island, Beagle Channel. *Polar Biology*, 37: 1421-1433.
- Shaffer, S.A., Costa, D.P. y Weimerskirch, H. 2003. Foraging effort in relation to the constraints of reproduction in free–ranging albatrosses. *Functional Ecology*, 17: 66–74.
- Shealer, D.A. 1998. Size–selective predation by a specialist forager, the Roseate Tern. *The Auk*, 115(2): 519–525.

- Signorell, A. 2014. DescTools: Tools for descriptive statistics [Software]. URL [http://CRAN.R-project.org/package= DescTools](http://CRAN.R-project.org/package=DescTools) (R package version 0.99. 8).
- Skewgar, E.D., Boersma, P.D., Harris, G. y Caille, G. 2007. Anchovy fishery threat to patagonian ecosystem. *Science*, 315(5808): 45–45.
- Soberon, J. y Peterson, A. T. (2005). Interpretation of models of fundamental ecological niches and species' distributional areas. *Biodiversity Informatics*, 2: 1–10
- Sokal, R.R. y Rohlf, F.J. 1995. *Biometry*. 3ª Edición. W.H. Freeman and Company. New York. 887 pp.
- Sorensen, M. C., Hipfner, J. M., Kyser, T. K., y Norris, D. R. 2009. Carry-over effects in a Pacific seabird: stable isotope evidence that pre-breeding diet quality influences reproductive success. *Journal of Animal Ecology*, 78(2): 460–467.
- Spivak, E.D., Farias, N.E., Ocampo, E.H., Lovrich, G.A. y Luppi, T.A. 2019. Annotated catalogue and bibliography of marine and estuarine shrimps, lobsters, crabs and their allies (Crustacea: Decapoda) of Argentina and Uruguay (Southwestern Atlantic Ocean). *Frente Marítimo*, 26: 1–164.
- Stauss, C., Bearhop, S., Bodey, T. W., Garthe, S., Gunn, C., Grecian, W. J., Inger, R., Knight, M.E., Newton, J., Patrick, S.C., Phillips, R.A., Waggitt, J.J. y Votier, S.C. 2012. Sex-specific foraging behaviour in Northern Gannets *Morus bassanus*: Incidence and implications. *Marine Ecology Progress Series*, 457: 151–162.
- Suárez, N., Retana, V. y Yorío, P. 2011. Seasonal changes in diet and prey selection in the threatened Olrog's gull *Larus atlanticus* breeding in Patagonia, Argentina. *Ardeola*, 58: 35–47.
- Suárez, N., Retana, M.V. y Yorío, P. 2012. Spatial patterns in the use of foraging areas and its relationship with prey resources in the threatened Olrog's gull (*Larus atlanticus*). *Journal of Ornithology*, 153: 861–871.
- Suryan, R.M., Irons, D., Kaufman, M., Benson, J., Jodice, P.G., Roby, D.D., y Brown, E.D. 2002. Short-term fluctuations in forage fish availability and the effect on prey selection and brood-rearing in the black-legged kittiwake *Rissa tridactyla*. *Marine Ecology Progress Series*, 236: 273–287.
- Svigelj, W.S. y Quintana, F. 2007. Sexual size dimorphism and sex determination by morphometric measurements in breeding Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*). *Waterbirds*, 30(1): 97–102.
- Svigelj, W.S. y Quintana, F. 2011. Breeding performance of the Imperial Shag (*Phalacrocorax atriceps*) in relation to year, laying date and nest location. *Emu–Austral Ornithology*, 111(2): 162–165.
- Swanson, H.K., Lysy, M., Power, M., Stasko, A.D., Johnson, J.D., y Reist, J.D. 2015. A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology*, 96(2): 318–324.

- Sydeman, W.J., Hester, M.M., Thayer, J.A., Gress, F., Martin, P. y Buffa, J. 2001. Climate change, reproductive performance and diet composition of marine birds in the southern California Current system, 1969–1997. *Progress in Oceanography*, 49: 309–329.
- Tapella, F. y Lovrich, G. 2006. Morphological differences between ‘subrugosa’ and ‘gregaria’ morphs of adult *Munida* (Decapoda: Anomura: Galatheididae) from the Beagle Channel, southern South America. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 86(5): 1149–1155.
- Thalinger, B., Oehm, J., Zeisler, C., Vorhauser, J. y Traugott, M. 2018. Sex-specific prey partitioning in breeding piscivorous birds examined via a novel, noninvasive approach. *Ecology and Evolution*, 8(17): 8985–8998.
- Thaxter, C.B., Daunt, F., Hamer, K.C., Watanuki, Y., Harris, M.P., Grémillet, D., Peters, G. y Wanless, S. 2009. Sex-specific food provisioning in a monomorphic seabird, the common guillemot *Uria aalge*: nest defence, foraging efficiency or parental effort?. *Journal of Avian Biology*, 40(1): 75–84.
- Thayer, J.A. y Sydeman, W.J. 2007. Spatio-temporal variability in prey harvest and reproductive ecology of a piscivorous seabird, *Cerorhinca monocerata*, in an upwelling system. *Marine Ecology Progress Series*, 329: 253–265.
- Therrien, J.F., Fitzgerald, G., Gauthier, G. y 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(4): 343–347.
- Thompson, K.R. 1989. An assessment of the potential for competition between seabirds and fisheries in the Falkland Islands. Falkland Islands Foundation, Brighton, UK.
- Tobar, C.N., Carmona, D., Rau, J.R., Cursach, J.A. y Vilugrón, J. 2019. Dieta invernal del cormorán imperial *Phalacrocorax atriceps* (Aves: Suliformes) en Bahía Caulín, Chiloé, sur de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 54(2): 227–231.
- Tremblay, Y. y Cherel, Y. 2003. Geographic variation in the foraging behaviour, diet and chick growth of rockhopper penguins. *Marine Ecology Progress Series*, 251: 279–297.
- Turner, T.F., Collyer, M.L. y Krabbenhoft, T.J. 2010. A general hypothesis testing framework for stable isotope ratios in ecological studies. *Ecology*, 91: 2227–2233.
- van Donk, S., Camphuysen, K.C., Shamoun-Baranes, J., y van der Meer, J. 2017. The most common diet results in low reproduction in a generalist seabird. *Ecology and Evolution*, 7(13): 4620–4629.
- Velando, A. y Freire, J. 1999. Intercolony and seasonal differences in the breeding diet of European shags on the Galician coast (NW Spain). *Marine Ecology Progress Series*, 188: 225–236.
- Votier, S.C., Bearhop, S., MacCormick, A., Ratcliffe, N., y Furness, R.W. 2003. Assessing the diet of great skuas, *Catharacta skua*, using five different techniques. *Polar Biology*, 26: 20–26.

- Wanless, S. y Harris, M. P. 1993. Use of mutually exclusive foraging areas by adjacent colonies of blue-eyed shags (*Phalacrocorax atriceps*) at South Georgia. *Colonial Waterbirds*, 16(2): 176–182.
- Wanless, S., Harris, M.P. y Morris, J.A. 1995. Factors affecting daily activity budgets of South Georgian shags during chick rearing at Bird Island, South Georgia. *The Condor*, 97(2): 550–558.
- Watanabe, Y.Y., Takahashi, A., Sato, K., Viviant, M. y Bost, C.A. 2011. Poor flight performance in deep-diving cormorants. *Journal of Experimental Biology*, 214(3): 412–421.
- Watanuki, Y., Kato, A. y Naito, Y. 1996. Diving performance of male and female Japanese cormorants. *Canadian Journal of Zoology*, 74(6): 1098–1109.
- Watanuki, Y., Ishikawa, K., Takahashi, A. y Kato, A. 2004. Foraging behavior of a generalist marine top predator, Japanese cormorants (*Phalacrocorax filamentosus*), in years of demersal versus epipelagic prey. *Marine Biology*, 145: 427–434.
- Wearmouth, V.J. y Sims, D.W. 2008. Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals: behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. *Advances in Marine Biology*, 54: 107–170.
- Weimerskirch, H., Cherel, Y., Cuenot-Chaillet, F. y Ridoux, V. 1997. Alternative foraging strategies and resource allocation by male and female wandering albatrosses. *Ecology*, 78(7): 2051–2063.
- Weimerskirch, H., Bertry, S., Silva, J., Bost, C., y Peraltilla, S. 2012. Foraging in Guanay cormorant and Peruvian booby, the major guano-producing seabirds in the Humboldt Current System. *Marine Ecology Progress Series*, 458: 231–245.
- Wiens, J.A. 1989. *The Ecology of Bird Communities*. Vol. 1. Foundations and Patterns. Cambridge University Press. 539 pp.
- Wiley, A.E., Rossman, S., Ostrom, P.H., France, C.A., Penniman, J., Bailey, C., Duvall, F., Zipkin, E.F. y James, H. F. 2019. From ecologically equivalent individuals to contrasting colonies: quantifying isotopic niche and individual foraging specialization in an endangered oceanic seabird. *Marine Biology*, 166: 1–13.
- Wilson, R.P. 1984. An improved stomach pump for penguins and other seabirds. *Journal of Field Ornithology*, 55:109–112.
- Wilson, R.P., Putz, K., Peters, G., Culik, B.M., Scolaro, J.A., Charrassin, J.B. y RopertCoudert, Y. 1997. Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. *Wildlife Society Bulletin*, 25: 101–106
- Wilson, R.P. 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(11): 1789–1796.
- Wilson, R.P. 2010. Resource partitioning and niche hyper-volume overlap in free-living Pygoscelid penguins. *Functional Ecology*, 24(3): 646–657.

- Wilson, R.P., Vargas, F.H., Steinfurth, A., Riordan, P., Ropert-Coudert, Y. y Macdonald, D.W. 2008. What grounds some birds for life? Movement and diving in the sexually dimorphic Galapagos cormorant. *Ecological Monographs*, 78(4): 633–652.
- Woods, R.W., and Woods, A. 1997. *Atlas of Breeding Birds of the Falkland Islands.* Anthony Nelson: Oswestry, UK.
- Wood, A.G., Naef-Daenzer, B., Prince, P.A. y Croxall, J.P. 2000. Quantifying habitat use in satellite tracked pelagic seabirds: application of kernel estimation to Albatross locations. *Journal of Avian Biology*, 31: 278–286.
- Yorio, P., Quintana, F., Campagna, C. y Harris, G. 1994. Diversidad, abundancia y dinámica espacio-temporal de la colonia mixta de aves marinas en Punta León, Patagonia. *Ornitología Neotropical*, 5(2): 69–77.
- Yorio, P. y Quintana, F. 1996. Efectos del disturbio humano sobre una colonia mixta de aves marinas en Patagonia. *El Hornero*, 14: 89–96.
- Yorio, P. y Harris, G. 1997. Distribución reproductiva de aves marinas y costeras coloniales en Patagonia: Relevamiento aéreo Bahía Blanca–Cabo Vírgenes, noviembre 1990. *Informes Técnicos del Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica* – Fundación Patagonia Natural, 29: 1–31.
- Yorio, P., Frere, E., Gandini, P., and Harris, G. (Eds.) 1998. *Atlas de la Distribución Reproductiva de Aves Marinas en el Litoral Patagónico Argentino.* Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica. Fundación Patagonia Natural y Wildlife Conservation Society, Instituto Salesiano de Artes Gráficas: Buenos Aires.
- Yorio, P., Frere, E., Gandini, P. y Schiavini, A. 2001. Tourism and recreation at seabird breeding sites in Patagonia, Argentina: Current concerns and future prospects. *Bird Conservation International*, 11: 231–245.
- Yorio, P., Copello, S., Kuba, L., Gosztonyi, A. y Quintana, F. 2010a. Diet of Imperial Cormorants *Phalacrocorax atriceps* Breeding at Central Patagonia, Argentina. *Waterbirds*, 33(1): 70–78.
- Yorio, P., Quintana, F., Dell’Arciprete, P. y Gonzalez-Zevallos, D. 2010b. Spatial overlap between foraging seabirds and trawl fisheries: implications for the effectiveness of a marine protected area at Golfo San Jorge, Argentina. *Bird Conservation International*, 20(3): 320–334.
- Yorio, P., Ibarra, C. y Marinao, C. 2017a. Induced regurgitation versus stomach sampling: assessing their value for the characterization of Imperial Cormorant (*Phalacrocorax atriceps*) diet. *Waterbirds*, 40(2): 162–167.
- Yorio, P., González-Zevallos, D., Gatto, A., Biagioni, O. y Castillo, J. 2017b. Relevance of forage fish in the diet of Magellanic penguins breeding in northern Patagonia, Argentina. *Marine Biology Research*, 13(6): 603–617.

- Yorio, P., Pozzi, L., Herrera, G., Punta, G., Svagelj, W. S. y Quintana, F. 2020. Population trends of Imperial Cormorants (*Leucocarbo atriceps*) in northern coastal Argentine Patagonia over 26 years. *Emu–Austral Ornithology*, 120(2): 114–122.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. Pearson Education, India.
- Zavalaga, C.B., Benvenuti, S., Dall’Antonia, L. y Emslie, S.D. 2007. Diving behavior of blue-footed boobies *Sula nebouxii* in northern Peru in relation to sex, body size and prey type. *Marine Ecology Progress Series*, 336: 291–303.
- Zimmer, I., Ropert-Coudert, Y., Poulin, N., Kato, A. y Chiaradia, A. 2011. Evaluating the relative importance of intrinsic and extrinsic factors on the foraging activity of top predators: a case study on female little penguins. *Marine Biology*, 158: 715–722.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. y Smith, G.M. 2009. *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer, New York. 574 pp.

Trabajo de respaldo





Patterns of sexual segregation in the use of trophic resources in breeding Imperial Cormorants

Cynthia Ibarra¹ · Cristian Marinao¹ · Nicolás Suárez¹ · Tatiana Kasinsky¹ · Pablo Yorio^{1,2}

Received: 25 August 2022 / Accepted: 1 November 2022

© The Author(s), under exclusive licence to Springer-Verlag GmbH Germany, part of Springer Nature 2022

Abstract

Many seabirds show sexual differences in different aspects of their trophic ecology. The Imperial Cormorant (*Leucocarbo atriceps*) presents sexual size dimorphism, with males being larger and heavier than females. They show sexual differences in feeding behaviour, but no studies have yet comprehensively quantified the sexual segregation in the use of food resources. Diet composition through the analysis of stomach content samples and isotopic niches of female and male individuals were assessed during the incubation and chick rearing stage of 2019 at Islas Blancas (44°46'S, 65°38'W) and Punta León (43°04'S, 64°29'W), Argentina. A total of 117 stomach content samples and 80 whole blood samples were analysed. The sexes differed significantly in their overall prey composition. Females consumed mostly benthic prey in all cases, while males consumed demersal, pelagic or benthic prey depending on the breeding stage and colony. Males presented a lower diet diversity and consumed larger prey items than females in all stages. The isotopic niche of females and males differed in position and/or amplitude, presenting variations in the axes, in agreement with the results based on conventional diet analysis. Females and males exhibited trophic resource partitioning, although patterns of segregation varied depending on the stages of the breeding cycle and the location of the colony. These patterns show the differential role of the sexes in marine food webs, and may expose females and males to different environmental and anthropogenic pressures.

Keywords Trophic ecology · Sexual segregation · Seabirds · Cormorants · Diet composition · Isotopic niche

Introduction

Environmental factors can shape the trophic niche of seabirds, and their influence is reflected in the feeding behaviour of each population (Santora et al. 2014). The use of food resources may be affected by extrinsic factors, such as temporal fluctuations in prey abundance (Karnovsky et al. 2008; Burke and Montevecchi 2009), different prey availability among breeding sites (Liordos and Goutner 2008; Chiaradia et al. 2012), or restrictions imposed by the reproductive cycle, when individuals must cover their own energy needs and those of their chicks (Suryan et al. 2002; Thayer and

Sydeman 2007; Burke et al. 2015). Similarly, environmental conditions can influence the use of food resources differently in males and females (Massaro et al. 2020; Reyes-Gonzalez et al. 2020). The resulting patterns may expose males and females to different environmental and anthropogenic pressures that may differentially affect the survival of each sex (Catry et al. 2006; Oro et al. 2018; Gianuca et al. 2019), indicating the need to assess sexual segregation in trophic ecology to understand seabird role in marine ecosystems and their vulnerability to human activities (Grosbois and Thompson 2005; Stauss et al. 2012).

Many seabird species show sexual differences in different aspects of their trophic ecology (Wearmouth and Sims 2008). Sexual segregation has been mostly attributed to sexual size dimorphism (Phillips et al. 2011), but it may also result from different parental roles and nutritional requirements (Thaxter et al. 2009; Pinet et al. 2012; Lewis et al. 2002). Regardless of the different hypotheses that have been proposed to explain sexual segregation, several mechanisms have been reported among breeding seabirds across all major taxonomic groups (see review Catry et al. 2006; Wearmouth

Responsible Editor: V. Paiva.

✉ Cynthia Ibarra
cibarra@cenpat-conicet.gov.ar

¹ Centro Para El Estudio de Sistemas Marinos, CONICET, Puerto Madryn, Chubut, Argentina

² Wildlife Conservation Society Argentina, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina

and Sims 2008). Among cormorants, for example, females and males may differ in the use of foraging space, both foraging area and depth (Kato et al. 2000; Wilson et al. 2008; Fijn et al. 2022), may feed at different times of the day (Favero et al. 1998; Kato et al. 2000; Cook et al. 2007), and/or may consume different prey species (Ishikawa and Watanuki 2002; Casaux et al. 2001) or prey sizes (Kato et al. 1996; Favero et al. 1998; Koffijberg and Van Eerden 1995). It has been argued that in diving seabirds, such as cormorants, niche specialisation through differences in habitat selection, morphology and diving capacity may be driving sexual segregation in diet (Bearhop et al. 2006; Cleasby et al. 2015).

The Imperial Cormorant (*Leucocarbo atriceps*) breeding in Patagonia, Argentina, constitutes an excellent study case to assess sexual segregation in the use of food resources. The species presents sexual size dimorphism, with males being larger and heavier than females (Svigelj and Quintana 2007; Quillfeldt et al. 2011). While breeding Imperial Cormorant females use shallow coastal areas, males mostly use more open and deeper waters (Quintana et al. 2010; Masello et al. 2010; Quillfeldt et al. 2011; Gómez Laich et al. 2012; Harris et al. 2014). Imperial Cormorants also exhibit temporal segregation in foraging, with females making their foraging trips in the morning and males in the afternoon (Masello et al. 2010; Quillfeldt et al. 2011; Harris et al. 2013). The studies presented above provide clear evidence of sexual segregation in the foraging parameters of the species, and it has been argued that sex differences in the use of foraging areas and diving depths may also account for differences in prey selection (Quintana et al. 2010). Despite several studies have documented Imperial Cormorant diet composition

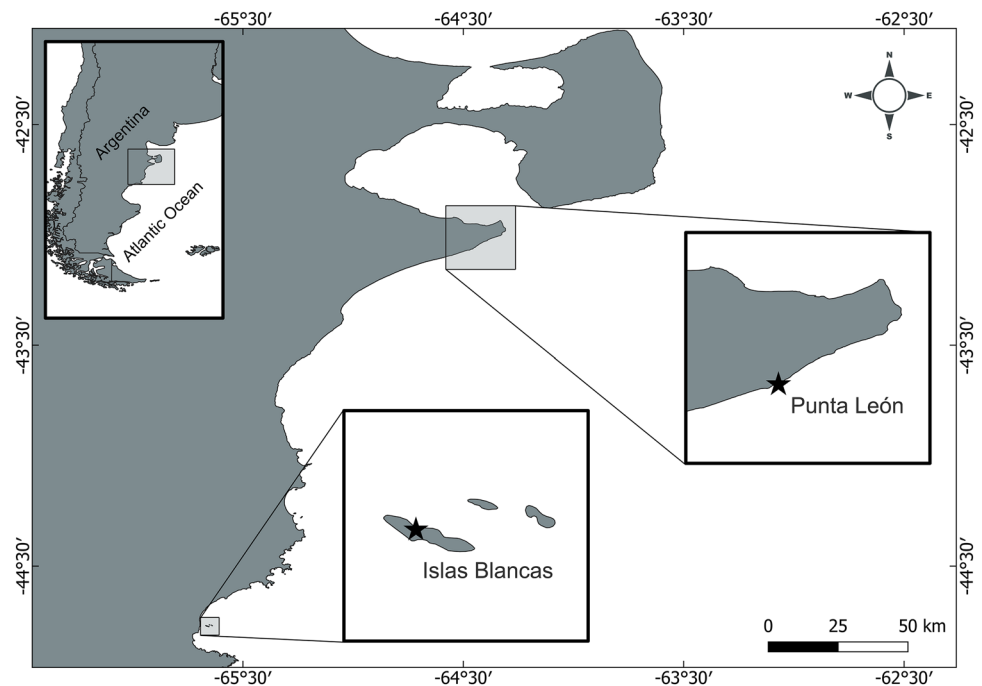
in Patagonia, indicating the existence of differences among locations and stages of the breeding cycle (Malacalza et al. 1994; Punta et al. 2003a; Ferrari et al. 2004; Yorio et al. 2010; Ibarra et al. 2018; Morgenthaler et al. 2022), no studies have yet quantified the segregation of food resources between female and male breeding individuals. In the present study, sexual differences in the use of food resources in Imperial Cormorants were analysed during the incubation and chick rearing stages at two breeding locations. To achieve this goal, (a) diet composition in female and male breeding adults, including prey type, size, richness and diversity, were quantified through the analysis of stomach content samples, and (b) female and male isotopic niches were assessed using stable isotope composition ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$) of whole blood.

Materials and methods

Study area and species

The study was conducted at Islas Blancas (44°46'S, 65°38'W) and Punta León (43°04'S, 64°29'W), two coastal colonies separated by ~200 km, located in Chubut Province, Argentine Patagonia (Fig. 1). Islas Blancas is a complex of three near shore islands (2.5 km from the mainland) located within a semi-enclosed bay. The Imperial Cormorant colony, consisting of approximately 2,300 breeding pairs (Yorio et al. 2020) is located on the largest island. Punta León is a mainland location characterized by cliffs 30–100 m high and a silt platform of ~5 ha lying to the seaward side of the

Fig. 1 Study area with the location of Imperial Cormorant colonies (black stars) at Islas Blancas and Punta León, Argentina



cliffs. The Imperial Cormorant colony is located close to the beach and, with over 5,600 breeding pairs, is the largest in Chubut Province (Yorio et al. 2020).

Imperial Cormorants breeding at Islas Blancas start laying eggs between mid-November and the first week of December, depending on the season (C. Ibarra, unpubl. data). Imperial Cormorants breeding at Punta León settle at the colony site in August and start laying eggs between early and mid-October, depending on the season (Yorio et al. 1994; Svagelj and Quintana 2011). Incubation in Imperial Cormorants lasts about a month (Malacalza 1984; Punta et al. 2003b), and chicks start fledging at 90 days (Punta et al. 2003b).

Handling and sexing of individuals

All individuals were captured from the peripheral areas of the colony to minimize disturbance using a hook placed at the end of a 2 m pole. Only adults that had recently arrived from the sea were captured, identifying them by their wet plumage and their behavior toward their mate and/or chicks. Only individuals that had a partner in the nest were captured, which ensured that nest contents would not be left unprotected while sampling the individual outside the colony. Individuals were sexed based on vocalizations, which differ between sexes (Malacalza and Hall 1988) and, in most cases, standard morphometric measurements of bill height, wing length and tarsus length were also taken to sex individuals applying discriminant functions developed by Svagelj and Quintana (2007).

Conventional diet analysis

To assess differences between sexes in diet composition, samples were obtained at both colonies during the 2019 breeding season in three stages of the breeding cycle. At the Islas Blancas colony, 10 stomach content samples of each sex were obtained during 3–6 December, 17–21 December and 5–7 January 2020, corresponding to the incubation, young chick (< 15 days of age) and old chick (> 15 days of age) stages, respectively (C. Ibarra, unpubl. data). At the Punta León colony, samples were obtained from 10 females and 5 males on 26 November, from 11 females and 10 males on 10 December, and from 10 females and 11 males on 23 December, corresponding to the incubation, young chick and old chick stages, respectively (Malacalza 1984; Yorio et al. 1994).

Diet samples were obtained through induced regurgitation (Cooper 1985), which consists of holding the individual upside down over a bucket and gently massaging its abdomen and throat to induce regurgitation. A previous study showed that this technique collects complete stomach

contents (Yorio et al. 2017). Samples obtained were preserved in 70% alcohol for later analysis.

Diet samples were analyzed macroscopically the day after their collection, which allowed recording the size and mass of prey individuals that were whole. Later on, each complete stomach content sample was dissected under a zoom binocular microscope (5–20 X magnification) to identify the rest of food remains to the lowest possible taxonomic level based on diagnostic structures, such as fish otoliths and cranial bones, cephalopod beaks, crustacean carapaces and polychaete mandibles. Prey items were identified with the aid of a reference collection and published information (Boschi et al. 1992; Gosztonyi and Kuba 1996; Rozbaczylo et al. 2006; Bovcon et al. 2007). As it was not possible to discriminate remains between the rock cod species *Patagonotothen sima* and *P. cornucola* present in the study areas, they were grouped as *Patagonotothen* spp.

Frequency of occurrence ($F\%$) and numerical importance ($N\%$) were calculated for each prey type (Duffy and Jackson 1986). The relative importance by mass ($W\%$) was calculated for most of the prey found, with the exception of some small or low frequent specimens of *Acanthistius patachonicus*, *Eurypodius latreillii*, Paralichthyidae, *Pachycheilus chubutensis* and Polychaetes. The length and weight of fish were calculated using cranial bones and otoliths that showed low or no erosion, which were measured under a zoom binocular microscope (5–20 X magnifications) or with a digital caliper (± 0.01 mm). The length and mass of *Merluccius hubbsi* were calculated applying the equations presented in González-Zevallos et al. (2010) and Koen Alonso et al. (1998) and those of *Engraulis anchoita* and *Raneya brasiliensis* using unpublished equations (S. Fernández et al. and C. Ibarra et al., unpubl. data, respectively). The length and mass of *Patagonotothen* spp., was calculated using unpublished equations for *P. sima* (C. Ibarra et al., unpubl. data) given its relationship and similarity with *P. cornucola*. For species for which there are no linear regressions, the size and weight of a sample of whole individuals were obtained and then used to estimate an average size, mass and confidence intervals. The length was taken with an ichthyometer (± 1 mm) or with a digital caliper (± 0.01 mm) and weight was taken with a digital scale (± 0.002 g). The carapace length of *Munida gregaria* was calculated from the weight of whole individuals applying the equations presented in Tapella and Lovrich (2006).

Differences between sexes in importance by mass in all three stages at each colony were tested using the analysis of similarities procedure (ANOSIM) with the PRIMER 6.1.6 package (Clarke and Gorley 2006). Differences between sexes in the diversity of prey consumed by each sex were tested using ANOSIM based on prey frequency of occurrence. Differences between sexes in the number of prey items and prey species per stomach content sample for each

breeding stage and colony were tested using Mann–Whitney *U* tests (Zar 1999). Median, standard deviation and range are presented for each variable.

Stable isotope analysis

To evaluate the isotopic niche (Newsome et al. 2007) of female and male Imperial Cormorants, whole blood samples were collected from each individual captured (see above) to assess the carbon and nitrogen isotopic composition, which typically provide information on the general source of feeding and trophic position in marine ecosystems, respectively (DeNiro and Epstein 1981; Hobson and Welch 1992; Hobson et al. 1994). Whole blood samples of female and male adults were collected during two consecutive stages of their breeding season at the colonies of Islas Blancas (overall $N=43$) and Punta León (overall $N=37$). In diving seabirds, whole blood stable isotope values integrate dietary information for approximately 20 previous days (Barquete et al. 2013; Bearhop et al. 2002). Most of these sampled birds were the same as those sampled for conventional diet analysis, but five additional birds were captured at neighbouring nests to increase sample size. At the Islas Blancas colony, samples from 10 females and 10 males were obtained during 4–6 December (late incubation stage) and from 13 females and 10 males during 4–6 January (in nests with chicks > 28 days), which reflected cormorant diet during the incubation and chick rearing stages, respectively. At the Punta León colony, samples from 10 females and 6 males were obtained on 26 November and from 10 females and 11 males on December 23, which also reflected cormorant diet during the incubation and chick rearing stages, respectively.

Whole blood (0.1–0.5 mL) was extracted from the brachial vein of adults and preserved in 70% ethanol before processing in the laboratory (Hobson et al. 1997). No mathematical corrections were made for the effect of ethanol, since most authors have not found significant effects on the carbon signal in different bird species (Hobson et al. 1997; Halley et al. 2008; Therrien et al. 2011). The samples were dried at 60 °C for 24–48 h and then ground in a micro mortar (Hobson et al. 1997). A subsample of 1 ± 0.2 mg was set in a tin capsule for stable isotope analysis. Sample analyses were performed by the Stable Isotope Facility of the University of California, Davis (USA). Stable isotope abundance is expressed using standard δ notation relative to carbonate Vienna PeeDee Belemnite and atmospheric nitrogen. The internal laboratory standards used for carbon and nitrogen were Alfalfa Flour, Amaranth Flour, Bovine Liver, Caffeine, Chitin, Enriched Alanine, Glutamic Acid (GLAC), Glutamic Acid (GLU), Keratin and Nylon Powder (NYPOW). Mean observed analytical errors were $\pm 0.05\%$ and $\pm 0.04\%$, for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, respectively.

The isotopic niches of female and male Imperial Cormorants were evaluated using the hypothesis-testing framework proposed by Turner et al. (2010) using nested linear models and residual permutation procedures and the Bayesian approach based on multivariate ellipse metrics (Jackson et al. 2011). Differences between female and male isotopic niche positions, which are an indication of the resources consumed, was evaluated using the centroid location (Turner et al. 2010). If differences in niche position were found, a univariate analysis was used to determine the isotopic driver of differences. The mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values were compared using Welch's *t* test for independent samples (for normally distributed data) to detect which isotopic axis contributed to the observed differences (Hammerschlag-Peyer et al. 2011).

The niche width, which indicates the variety of resources consumed, was evaluated through multivariate analysis, and then conventional univariate tests were performed to determine which niche axis drove the observed niche shift (Hammerschlag-Peyer et al. 2011). To describe the spread of data points, the parameters proposed by Layman et al. (2007) were calculated. The mean distance to the centroid (MDC) is a niche width indicator and shows the diversity of prey consumed, and the mean nearest-neighbour distance (MNN) shows a measure of the overall density of species packing (Turner et al. 2010). If differences in MDC were found, the Bartlett's test was used to determine which axis contributed to the observed differences in isotopic niche width (Hammerschlag-Peyer et al. 2011). Convex hulls were constructed to estimate the smallest total isotopic niche area (TA) that contained all individuals in the isotopic space and can be interpreted as a measure of the total isotopic niche of a population (Layman et al. 2007). The isotopic niche width for each sex was estimated using the multivariate ellipse-based metrics (SIBER package, Jackson et al. 2011). Standard ellipse areas (SEA) were generated as bivariate equivalents to standard deviations in univariate analyses, and SEA values corrected for small sample size (SEA_c), which can be interpreted as the core isotopic foraging niche of a population, were calculated. To test for differences in isotopic niche spread between sexes, Bayesian estimates of SEA (SEA_b) were generated by comparing their 95% credible intervals (CI). The probability of niche overlap between ellipses was estimated as the probability that an individual of a given sex is found in the niche region of the other with an alpha of 95% (nicheROVER package, Swanson et al. 2015). All analyses were conducted in the free software R 4.0.2 (R Core Team 2020). Prior to analysis, all data were examined for normality using the Shapiro–Wilks test and examined for homogeneity of variance using the Levene's test, assuming a significance level of $\alpha=0.05$ (CAR package; Fox and Weisberg 2009).

Results

Conventional diet

A total of 117 stomach samples were gathered from breeding adults, corresponding to 30 females and 30 males from the colony of Islas Blancas and 31 females and 26 males from the colony of Punta León. With the exception of one group (i.e., males in the incubation stage at Punta León), all prey species accumulation curves reached a plateau, indicating that sampling was enough to characterize diet composition in both sexes.

Islas Blancas

At the Islas Blancas colony, *Patagonotothen* spp. were the most frequent prey consumed by females in all stages ($F\% = 30\text{--}70\%$), and showed a numerical contribution larger than 21.9% (Supplementary information, Tables S1 and S2), followed by *Helcogrammoides cunninghami* ($N\% = 20.7\%$) during the incubation stage and *Munida gregaria* during the young and old chick stages ($N\% = 26.1\%$ and 18.1%, respectively). *Merluccius hubbsi* was the most frequent prey consumed by males during the three stages evaluated ($F\% = > 70\%$), and showed the largest numerical contribution during the young and old chick stages (79.4% and 77.8%, respectively), while *Pleoticus muelleri* showed the largest numerical contribution during the incubation stage (Supplementary information, Tables S1 and S2).

During the incubation stage, *Patagonotothen* spp. were the dominant prey in terms of importance by mass consumed by females ($M\% = 23.8\%$) followed by Octopodidae ($M\% = 15.8\%$) (Fig. 2). During the young chick stage, *Patagonotothen* spp. showed the highest contribution in females ($M\% = 29.1\%$), followed by *M. hubbsi* ($M\% = 24.9\%$). During the old chick stage *M. hubbsi* showed the highest contribution in females ($M\% = 68.3\%$). *M. hubbsi* was the dominant prey in terms of importance by mass in males during all stages evaluated ($M\% = 77.5\text{--}93.8\%$) (Fig. 2). There were significant differences between male and female diet composition in terms of importance by mass in all stages (two-way crossed ANOSIM, Global $R = 0.397$ $P < 0.01$).

The diversity of prey consumed by each sex differed significantly in all stages (two-way crossed ANOSIM based on the frequency of occurrence, Global $R = 0.42$, $P < 0.01$). Males presented a significantly lower number of prey species (Mann–Whitney U test, $U_{\text{INC}} = 92$, $P < 0.01$, $U_{\text{YC}} = 85.5$, $P < 0.01$; $U_{\text{OC}} = 74$, $P = 0.02$; Table 1) and lower number of prey items (Mann–Whitney U test, $U_{\text{INC}} = 100$, $P < 0.01$, $U_{\text{YC}} = 89.5$, $P < 0.01$; $U_{\text{OC}} = 74.5$,

$P = 0.03$; Table 1) per stomach content than females in all stages.

The general average size of fish consumed by each sex in each stage was different, resulting in the consumption by females of significantly smaller items (Mann–Whitney U test, $U_{\text{INC}} = 1686$, $P < 0.01$; $U_{\text{YC}} = 3968.5$, $P < 0.01$; $U_{\text{OC}} = 1815$, $P < 0.01$; Fig. 3 and Supplementary information, Table S3). An adequate sample size to test for differences in the length of prey species consumed by both males and females was only obtained for *M. hubbsi* during the old chick stage. The mean length of *M. hubbsi* individuals consumed by males (25.3 ± 4.5 cm, range = 16.4–33.8) was similar to those preyed upon by females (24.7 ± 3.7 cm, range = 19.3–33.2) (one-way ANOVA, $F(1,43) = 0.21$, $P = 0.65$).

Punta León

At the Punta León colony, *Ribeiroclinus eigenmanni* was the most frequent prey consumed by females in all stages ($F\% = 80\text{--}100\%$) and also showed the largest numerical contribution in all stages (52.3–76.8%), followed by *Raneya brasiliensis* ($N\% = 4.2\text{--}8.1\%$) (Supplementary information, Tables S4 and S5). The prey with the largest numerical importance in male diet during the incubation stage was *R. eigenmanni* ($N\% = 32.9\%$), followed by *Triathalassothia argentina* ($N\% = 26.0\%$) and *R. brasiliensis* ($N\% = 16.4\%$) (Supplementary information, Table S5). *R. eigenmanni* ($N\% = 25.6\%$) also showed the largest numerical contribution during the young chick stage, followed by *R. brasiliensis* ($N\% = 16.7\%$), while *Engraulis anchoita* ($N\% = 68.5\%$) and *R. brasiliensis* ($N\% = 14.6\%$) showed the highest numerical importance during old chick stage (Supplementary information, Table S5).

During the incubation stage, *R. eigenmanni* was the dominant prey in terms of importance by mass consumed by females ($M\% = 38.9\%$), followed by *R. brasiliensis* ($M\% = 32.6\%$) and *T. argentina* ($M\% = 12.9\%$) (Fig. 4). During the young and old chick stages *R. brasiliensis* was the dominant prey ($M = 48.6\%$ and 40.2%, respectively), followed by *R. eigenmanni* ($M\% = 26.5\%$) during the young chick stage and *M. hubbsi* during the old chick stage ($M = 18.7\%$) (the value of this prey are due to the consumption of only two items). *R. brasiliensis* was the dominant prey in terms of importance by mass consumed by males during the incubation stage ($M\% = 31.5\%$), followed by *M. hubbsi* ($M\% = 20.2\%$) (the value of this prey is due to the consumption of one item) (Fig. 4). *M. hubbsi* was the dominant prey in males during the young and old chick stages ($M\% = 59.7\%$ and 48.4%, respectively), followed by *R. brasiliensis* during the young chick stage ($M\% = 23.3\%$) and *E. anchoita* during the old chick stage ($M\% = 41.3\%$). There were significant differences between female and male diet

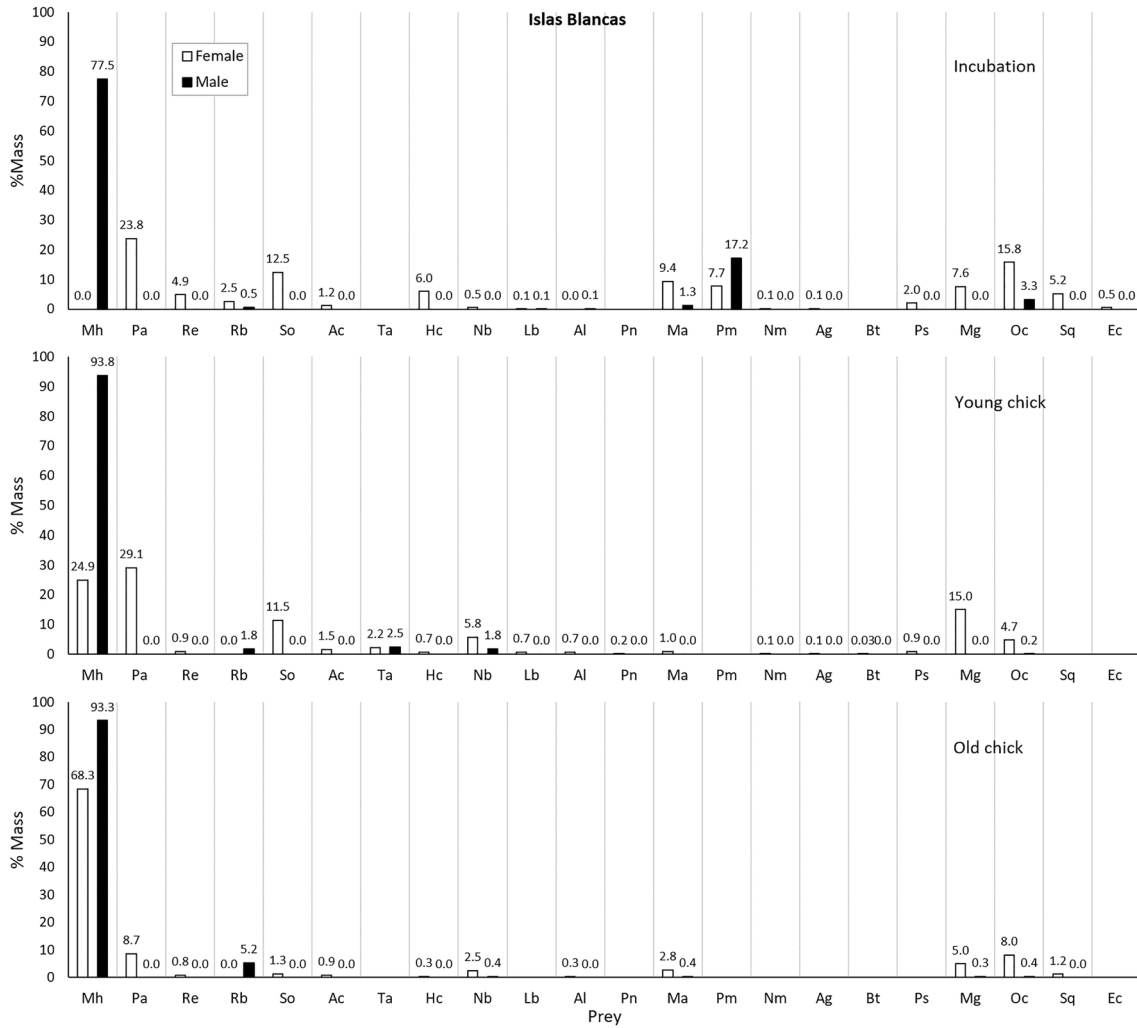


Fig. 2 Importance by mass (M%) of the main prey recorded in stomach content samples of female and male Imperial Cormorants during three breeding stages at Islas Blancas, Argentina, in 2019. Mh *Merluccius hubbsi*, Pa, *Patagonotothen* spp., Re *Ribeiroclinus eigenmanni*, Rb *Raneya brasiliensis*, So *Sebastes oculatus* Ac *Agonopsis chilensis*, Ta *Triathalassothia argentina*, Hc *Helcogrammoides cun-*

ninghami; Nb *Nemadactylus bergi*, Lb *Leptonotus blainvillleanus*, Al *Austrolycus laticinctus*, Pn *Prionotus nudigula*, Ma *Myxine australis*, Pm *Pleoticus muelleri*, Nm *Nauticaris magellanica*, Ag *Austropandalus grayi*; Bt *Betaeus truncatus*, Ps *Peltarion spinosulum*, Mg *Munida gregaria*, Oc Octopodidae, Sq Squids, Eu Eunicidae

Table 1 Diversity of prey species and mean number of prey items per stomach content of female and male Imperial Cormorants breeding at Islas Blancas, Argentina, in 2019

	Sex	N	Incubation	Young chick	Old chick
Number of prey species	Female	10	22	20	17
	Male	10	7	4	6
Number of prey species per stomach content	Female	10	5.7 ± 3 [3–10]	4.8 ± 3.3 [1–10]	4.3 ± 3.5 [1–10]
	Male	10	2.1 ± 1.5 [1–6]	1.3 ± 0.7 [1–3]	1.5 ± 1.3 [1–5]
Number of prey items per stomach content	Female	10	46.7 ± 43.3 [10–129]	28 ± 18.2 [2–63]	21.3 ± 21.6 [1–65]
	Male	10	3.8 ± 1.5 [2–7]	3.4 ± 2.4 [2–9]	3.6 ± 2.7 [1–11]

Mean ± SD with the range in square brackets. N = number of stomach samples

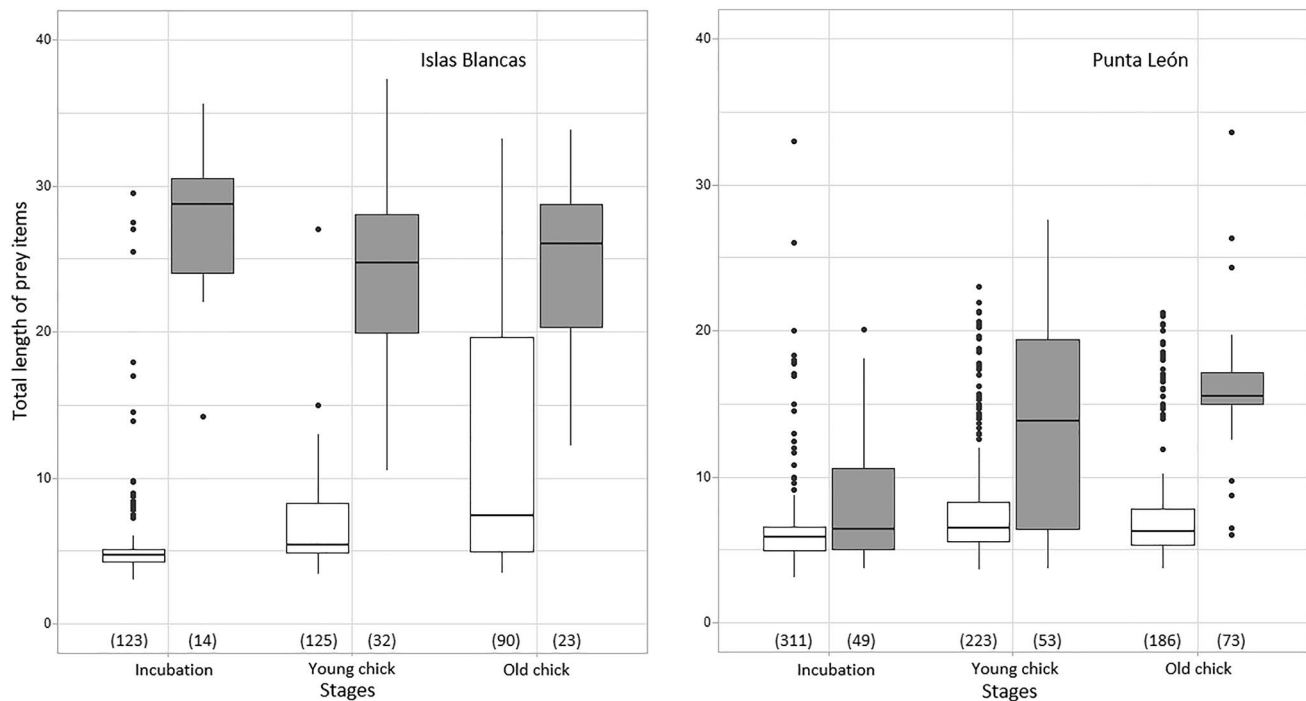


Fig. 3 Mean length of prey consumed by female (white boxes) and male (grey boxes) Imperial Cormorants during three stages of the breeding cycle at Islas Blancas and Punta León, Argentina, in 2019. Number of prey items in parenthesis

composition in terms of importance by mass in all stages (two-way crossed ANOSIM, Global $R=0.38$ $P<0.01$).

As in the Islas Blancas colony, the diversity of prey consumed by each sex differed significantly in all stages (two-way crossed ANOSIM based on the frequency of occurrence, Global $R=0.37$, $P<0.01$). The number of prey species per stomach content was only different between sexes in the old chick stage (Mann–Whitney U test, $U_{INC}=37$, $P=0.07$, $U_{YC}=72$, $P=0.12$; $U_{OC}=94.5$, $P>0.01$, Table 2). Males presented a lower number of prey items per stomach content than females in all stages (Mann–Whitney U test, $U_{INC}=45$, $P<0.01$, $U_{YC}=98$, $P<0.01$; $U_{OC}=93.5$, $P<0.01$; Table 2).

As in Islas Blancas, the general average size of fish consumed by each sex during each stage was different, resulting in the consumption by females of significantly smaller items (Mann–Whitney U test, $U_{INC}=9444$, $P<0.01$; $U_{YC}=8327$, $P<0.01$, $U_{OC}=12,262$, $P<0.01$, Fig. 3, Supplementary information, Table S6). Adequate sample sizes to test for differences in the length of prey species consumed by both females and males was obtained for only some species and stages. Females consumed smaller *R. brasiliensis* than males during the young chick stage (one-way ANOVA, $F(1.38)=5.45$, $P=0.02$), but no differences were found in the mean length of *R. eigenmanni* individuals consumed during the young chick stage (one-way ANOVA, $F(1.172)=1.82$, $P=0.18$) or of *R. brasiliensis* during old chick stage (one-way ANOVA, $F(1.35)=1.07$, $P=0.3$).

Stable isotopes analysis

Islas Blancas

In females, $\delta^{13}C$ values varied between -18.33 and -16.35 , whereas $\delta^{15}N$ values varied between 18.51 and 20.05 . In males, $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values ranged between -17.15 and -16.63 and between 18.7 and 19.44 , respectively.

The mean position of the isotopic niche, given by the position of the centroid, differed between females and males in the incubation period (MD=0.57 $P=0.01$; Table 3), and this difference was driven by a lower $\delta^{13}C$ mean value in females relative to males (Welch's t test, $t=-2.29$, $d.f.=1$, $P=0.04$). The centroid position did not differ between sexes during the chick rearing period (MD=0.12, $P=0.64$; Table 3).

In both breeding stages, the niche of males was considerably smaller and included within that of females (Fig. 5). The niche width, given by the absolute value of the difference of mean distance to centroid (MDC), was significantly different in the incubation period (MDC=0.58, $P=0.01$), being higher for females due to a higher range in $\delta^{13}C$ values (Bartlett's $K^2=18.9$, $d.f.=1$, $P<0.01$) (Fig. 5A). There were also significant differences during the chick rearing period (MDC=0.3, $P<0.01$), being higher for females due to both $\delta^{13}C$ (Bartlett's $K^2=18.9$, $d.f.=1$, $P<0.01$) and $\delta^{15}N$ values (Bartlett's $K^2=18.9$, $d.f.=1$, $P<0.01$) (Fig. 5B).

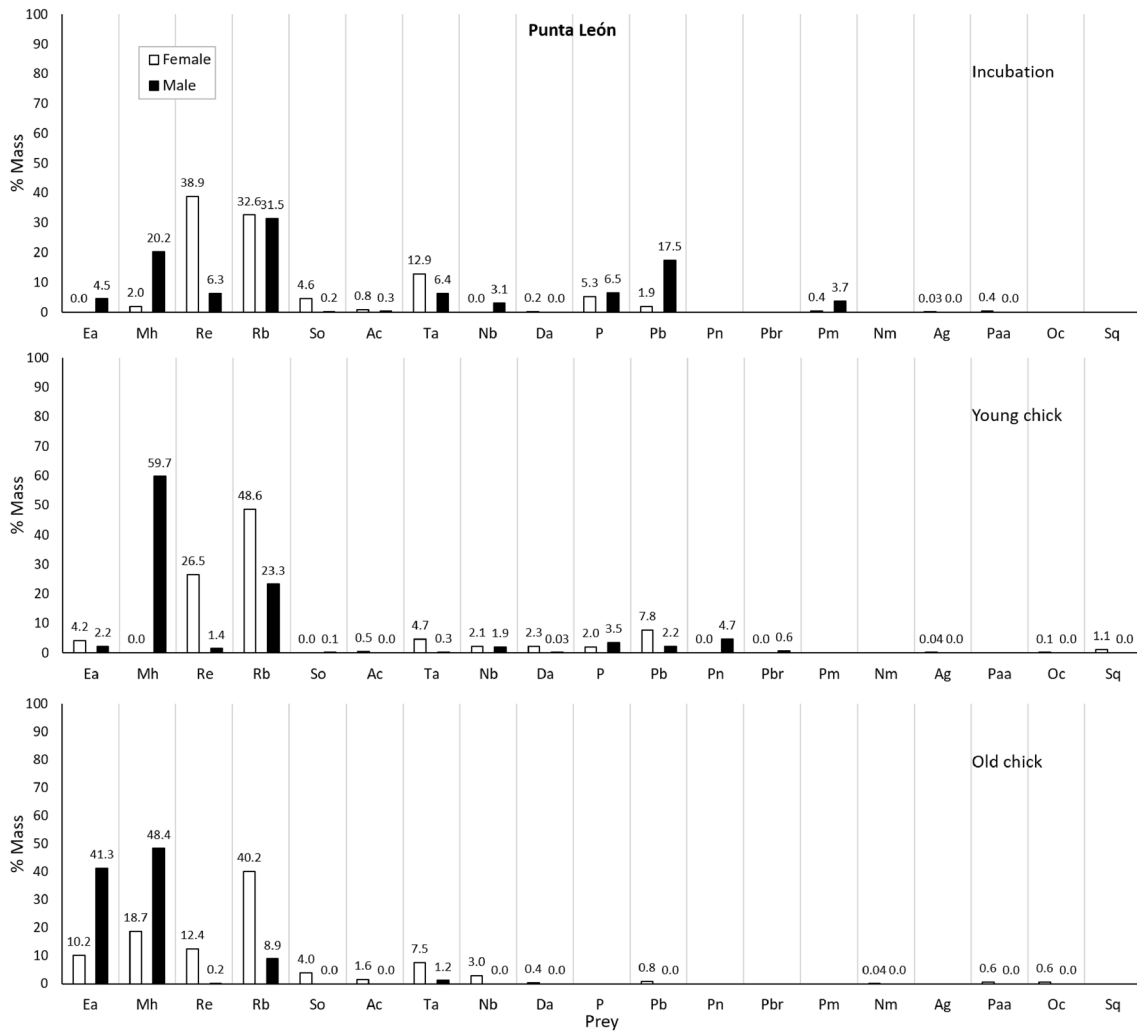


Fig. 4 Importance by mass (*M%*) of the main prey recorded in stomach content samples of female and male Imperial Cormorants during three breeding stages at Punta León, Argentina, in 2019. Ea *Engraulis anchoita*, Mh *Mertuuccius hubbsi*, Re *Ribeiroclinus eigenmanni*, Rb *Raneya brasiliensis*, So *Sebastes oculatus*, Ac *Agonopsis chilensis*,

Ta *Triathalassothia argentina*, Nb, *Nemadactylus bergi*, Da *Dules auriga*, P Paralicthyidae, Pb *Pinguipes brasilianus*, Pn *Prionotus nudigula*, Pbr *Percophis brasiliensis*, Pm *Pleoticus muelleri*, Nm *Nauticaric magellanica*, Ag *Austropandalus grayi*, Paa *Pterygosquilla armata armata*, Oc Octopodidae, Sq Squids

Table 2 Diversity of prey species and mean number of prey items per stomach content of female and male Imperial Cormorants breeding at Punta León, Argentina, in 2019

	Sex	N	Incubation	Young chick	Old chick
Number of prey species	Female	10	18	15	19
	Male	5	11	15	8
Number of prey species per stomach content	Female	11	4.6 ± 1.3 [3–6]	5.4 ± 2.0 [3–10]	5.0 ± 2.2 [1–7]
	Male	10	3.0 ± 2.1 [1–6]	3.8 ± 2.8 [1–8]	2.0 ± 1.8 [1–6]
Number of prey items per stomach content	Female	10	55.6 ± 25.1 [23–95]	44.1 ± 44.2 [10–158]	38.6 ± 30.8 [4–86]
	Males	11	15.4 ± 23.2 [1–56]	8.8 ± 9.4 [1–31]	7.4 ± 5.4 [1–17]

Mean ± SD with the range in square brackets. N = number of stomach samples

Table 3 Differences between female and male Imperial Cormorant centroid location (\pm SD) values and isotopic niche dispersion measures (*MDC* mean distance of individuals to centroid position, *MNN* mean nearest-neighbour distance) and isotopic niche metrics (*SEA_B* standard ellipse area; *SEA_C* standard ellipse area corrected for small

sample sizes, *SEA_B* 95 *CI* confidence interval and *TA* total area) calculated by multivariate ellipse-based metrics and Bayesian estimates during the incubation and chick rearing stages at Islas Blancas, Argentina, in 2019

	Incubation			Chick rearing		
	Female	Male	Hotelling's <i>T</i> ² (P)	Female	Male	Hotelling's <i>T</i> ² (P)
<i>N</i>	10	10		13	10	
Centroid locations ($\delta^{13}C$; $\delta^{15}N$)	-17.46 (0.78); 19.09 (0.33)	-16.89 (0.13); 19.13 (0.20)	0.57 (<i>P</i> < 0.01)	-16.94 (0.35); 19.18 (0.41)	-16.96 (0.14); 19.06 (0.15)	0.12 (<i>P</i> = 0.64)
<i>MDC</i>	0.77	0.19	0.58 (<i>P</i> < 0.01)	0.45	0.16	0.30 (<i>P</i> < 0.01)
<i>MNN</i>	0.32	0.11	0.20 (<i>P</i> < 0.01)	0.23	0.10	0.13 (<i>P</i> = 0.05)
<i>SEA_B</i>	0.69	0.07		0.40	0.06	
<i>SEA_C</i>	0.83	0.09		0.47	0.07	
<i>SEA_B</i> 95 <i>CI</i>	0.37–1.4	0.04–0.15		0.23–0.73	0.03–0.12	
<i>TA</i>	1.39	0.16		0.88	0.13	

N = number of samples

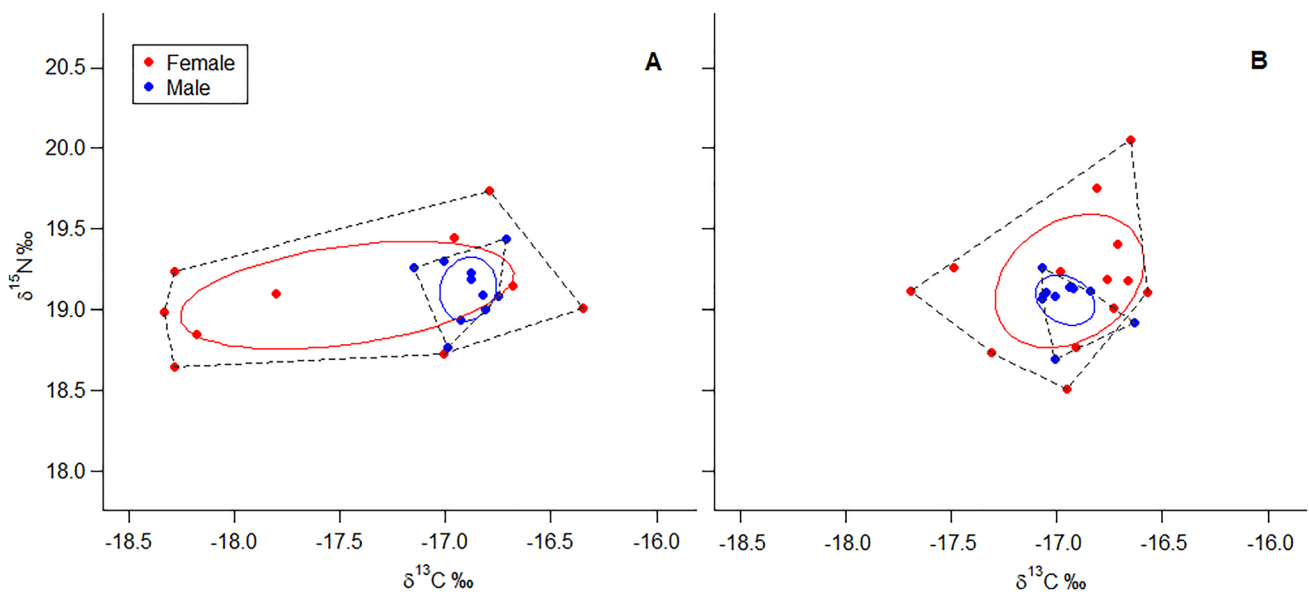


Fig. 5 Isotopic niche core (40% Bayesian ellipses) and total area (convex hull) of female and male Imperial Cormorants during the **A** incubation and **B** chick rearing stages at Islas Blancas Argentina, in 2019

The isotopic niche width of males, estimated through the area of the *SEA_C* standard ellipses and the total area (*TA*), was lower than that of females during the two breeding stages (Table 3, Fig. 5). The among-individual variability in feeding ecology, given by the measurement of the average distance to the nearest neighbour (*MNN*), was different between sexes in both stages, with males presenting a higher grouping with respect to females (Table 3). During the incubation period, the overlap in *SEA_B* between sexes

was asymmetric, being 16% for females ($\alpha=95\%$, $n=1000$) and 98% for males. During the chick rearing period, overlap was 30% for females ($\alpha=95\%$, $n=1000$) and 99% for males.

Punta León

In females, $\delta^{13}C$ values varied between -16.92 and -16.37 , whereas $\delta^{15}N$ values varied between 19.72 and

20.85. In males, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values ranged between -17.01 and -16.23 and between 19.22 and 21.27 , respectively.

The isotopic niche position was similar between sexes during the incubation stage ($\text{MD}=0.29$ $P=0.227$) but differed during the chick rearing stage ($\text{MD}=0.5$, $P<0.01$),

given mainly by higher $\delta^{15}\text{N}$ values in females (Welch's t test, $t=-4.36$, $d.f.=18.8$, $P<0.01$) (Table 4).

The isotopic niche width was larger for males in the incubation stage ($\text{MDC}=0.29$, $P=0.03$), given by a larger range of $\delta^{15}\text{N}$ values (Bartlett's $K^2=5.12$, $d.f.=1$, $P=0.02$), while it was similar in the chick rearing stage ($\text{MDC}=0.04$,

Table 4 Differences between female and male Imperial Cormorant centroid location ($\pm\text{SD}$) values and isotopic niche dispersion measures (MDC mean distance of individuals to centroid position, MNN mean nearest-neighbour distance) and isotopic niche metrics (SEA_B standard ellipse area, SEA_C standard ellipse area corrected for small

sample sizes, SEA_B 95 CI confidence interval, TA total area) calculated by multivariate ellipse-based metrics and Bayesian estimates during the incubation and chick rearing stages at Punta León, Argentina, in 2019

	Incubation			Chick rearing		
	Female	Male	Hotelling's T^2 (P)	Female	Male	Hotelling's T^2 (P)
N	10	6		10	11	
Centroid locations ($\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{15}\text{N}$)	-16.62 (0.13); 20.34 (0.25)	-16.47 (0.22); 20.13 (0.63)	0.29 $P=0.23$	-16.58 (0.15); 20.12 (0.26)	-16.72 (0.23); 19.64 (0.43)	0.50 $(P<0.01)$
MDC	0.22	0.51	0.29 $(P=0.03)$	0.22	0.26	0.04 $(P=0.53)$
MNN	0.14	0.30	0.16 $(P=0.22)$	0.12	0.10	0.02 $(P=0.58)$
SEA_B	0.09	0.30		0.09	0.11	
SEA_C	0.11	0.35		0.11	0.11	
SEA_B 95 CI	0.05–0.19	0.12–0.79		0.05–0.19	0.05–0.2	
TA	0.20	0.37		0.20	0.19	

N =number of samples

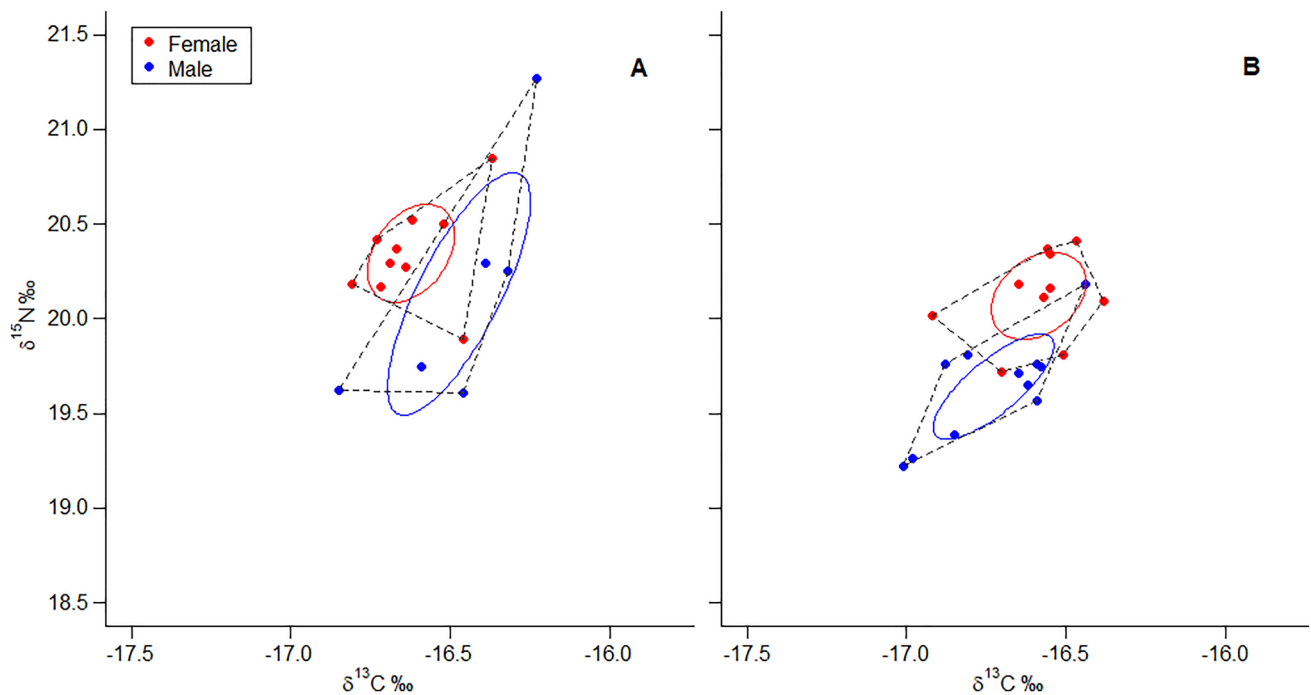


Fig. 6 Isotopic niche core (40% Bayesian ellipses) and total area (convex hull) of female and male Imperial Cormorants during the **A** incubation and **B** chick rearing stages at Punta León, Argentina, in 2019

$P = 0.528$) (Fig. 6). The SEA_C and the total area (TA) of males were higher than those of females during the incubation stage but similar during the chick rearing stage (Table 4, Fig. 6). The absolute value of mean nearest-neighbour distance (MNN) was similar between males and females in the two stages (Table 4). The overlap in SEA_B between sexes was asymmetric in the incubation period, being 69% for females SEA_B ($\alpha = 95\%$, $n = 1000$) and 36.3% for males. During the chick rearing stage, there was a lower overlap between sexes, being 49% for females ($\alpha = 95\%$, $n = 1000$) and 45.7% for males.

Discussion

Female and male Imperial Cormorants nesting in coastal Patagonia segregated in the use of food resources regardless of the stages of the reproductive cycle and the location of the colony, but the degree of niche segregation differed depending on the spatial and temporal context. This is the first study to provide evidence of sexual segregation based on the taxonomic patterns in diet composition of Imperial Cormorants breeding in the Southwest Atlantic, patterns that were consistent with those determined through stable isotope analyses. Results show, in general, that females and males differed in the prey species or proportion of prey species consumed, a pattern reported in other cormorant species, such as the Macquarie Shag (*Leucocarbo purpurascens*; Kato et al. 1996), the Japanese Cormorant (*L. capillatus*; Ishikawa and Watanuki 2002), the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*; Thalinger et al. 2018), the Antarctic Shag (*L. bransfieldensis*; Casaux et al. 2001, but see Favero et al. 1998), and several other seabirds, particularly dimorphic species (Bearhop et al. 2006; Phillips et al. 2011).

At Islas Blancas, there was a clear segregation in the use of food resources during the earlier stages of the breeding cycle, but the overlap between sexes increased during the chick stage. Male diet composition throughout the breeding cycle was dominated by the demersal schooling fish *Merluccius hubbsi*, while females based their diet mostly on benthic fish such as *Patagonotothen* spp. during incubation but increased the consumption of *M. hubbsi* during the chick stages. In addition, females captured throughout the breeding cycle a large number of prey species that were not found in male samples. Likewise, the isotopic niche position during the incubation differed between sexes, and niche width in males was considerably narrower and included within that of females, in line with both the wide diversity of prey found in female diet (see below) and the high consistency in the use of *M. hubbsi* by males. The large range of $\delta^{13}C$ exhibited by females during the incubation stage may be a consequence of the consumption of *Patagonotothen* spp., which has shown a wide range in $\delta^{13}C$ values at other locations

in coastal Argentina ($\delta^{13}C = -15.22 \pm 1.63$ at Ría Deseado, Santa Cruz, Morgenthaler et al. 2016; $\delta^{13}C = -16.59 \pm 2.18$ at Caleta Malaspina, Chubut, C. Ibarra, unpubl. data), and has similar $\delta^{15}N$ values to demersal prey (*Patagonotothen* spp. $\delta^{15}N = 18.22 \pm 0.62$, C. Ibarra, unpubl. data; *M. hubbsi* $\delta^{15}N = 18.18 \pm 0.52$ near of Punta León, C. Ibarra, unpubl. data).

At Punta León, diet composition during incubation also differed between sexes, as females consumed benthic prey, while males included in their diet those same benthic prey—though in different proportions—complemented with demersal fish. Despite the isotopic niche position was similar between sexes, likely because females and males shared benthic prey with similar isotopic values, niche overlap was asymmetric in agreement with the results based on conventional diet. In contrast to the pattern observed at Islas Blancas, males showed during this earlier stage a wider niche than females, given by a broader range in $\delta^{15}N$ values, in agreement with findings reported for Imperial Cormorants at southern latitudes (Michalik et al. 2013; Harris et al. 2016). In accordance with conventional diet results, this variation in the niche of males mainly reflects the shifts along the benthic–pelagic gradient, since in the study region, epipelagic species are depleted in both $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values (e.g., *Engraulis anchoita*) as compared with benthic and demersal species (e.g., *Raneya brasiliensis*, *Ribeiroclinus eigenmanni* and *M. hubbsi*) (Harris et al. 2015; Kasinsky et al. 2021). During both chick stages at Punta León, females mainly consumed the benthic *R. brasiliensis*, while male diet mainly comprised the demersal *M. hubbsi* with an important contribution during the old chick stage of the epipelagic schooling fish *E. anchoita*. These differences were reflected in sex-differences in the isotopic niche position, as while females were enriched in both $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ values due to a large consumption of benthic prey, males were depleted in $\delta^{15}N$ values possibly due to a high consumption of the epipelagic *E. anchoita*.

In both colonies, the diversity of prey consumed by females was greater than that of males throughout the breeding season, a similar pattern reported among other cormorant species (Kato et al. 1996; Casaux et al. 2001; Thalinger et al. 2018). During all stages, females complemented their diet with a high diversity of mainly benthic prey, such as small fish, crustaceans, polychaetes and cephalopods, with variation in relevance depending on the breeding stage, while secondary prey species in males were few at all stages and with a little mass contribution. The diversity of prey consumed by females included mostly components of fish assemblages inhabiting bottom habitats. For example, *Triathalassothia argentina* and *R. eigenmanni* are small cryptic fish almost exclusively associated with macroalgal habitats and other small structures used as refuges (e.g., mollusc shells), which does not form schools but can be found in

high density patches, while *R. brasiliensis* is found mainly buried on soft sand bottoms (A. Irigoyen, pers. comm.). Other small sized secondary prey consumed by females, such as *Sebastes oculatus* and *Pinguipes brasilianus*, corresponded to recently recruited post-larval individuals of rocky reefs fishes that form schools on rocky bottoms (Irigoyen et al. 2018; A. Irigoyen, pers. comm.). On the other hand, males consumed mostly schooling prey species with greater mobility and whose abundances can fluctuate spatially and/or temporally, such as the demersal *M. hubbsi* and *Pleoticus muelleri* or the epipelagic *E. anchoita*. These three schooling prey also show daily vertical movements in the water column (Angelescu and Cousseau 1969; Hansen et al. 2001; Roux et al. 2012). It should be noted that these three prey species are of commercial value, and the first two are the main target of trawlers in the region.

The type of prey species that predominated in Imperial Cormorant diet had a large influence on the overall average size of the prey that each sex consumed. At both breeding locations, males selected fish species of larger size, such as *M. hubbsi*, *R. brasiliensis* and *E. anchoita*, while females consumed in general smaller fish, such as *Patagonotothen* spp. and *R. eigenmanni* complemented in some breeding stages with larger fish, such as *M. hubbsi* and *R. brasiliensis*. Consequently, males consumed a lower number and larger prey items than females in both colonies and stages. Among cormorants, sex-differences in the number and size of prey consumed have been frequently observed (Kato et al. 1996; Favero et al. 1998; Casaux et al. 2001; Cook et al. 2013; Thalinger et al. 2018). It has been argued that heavier males with larger bills may have a better handling performance of larger prey than females (Koffijberg and Van Eerden 1995; Favero et al. 1998; Kato et al. 1996, 2000). However, when the same fish species were caught, such as *M. hubbsi* and *R. brasiliensis*, both sexes consumed similar sized prey, indicating that females apparently have no problem eating fish as large as males. This is consistent with the findings by Cook et al. (2013) for Kerguelen Shags (*L. verrucosus*), and suggests that other factors may be also implicated in the segregation by prey size.

The differences found between the prey species consumed by female and male Imperial Cormorants at Islas Blancas and in the proportion of prey species consumed at Punta León may be due to spatial segregation in feeding between the sexes. Like in other dimorphic seabirds (Wearmouth and Sims 2008), Imperial Cormorants exhibit sexual differences in the use of feeding areas. At the Islas Blancas colony, both sexes feed within the Camarones bay, with females using nearshore areas and males feeding in central areas of the bay (N. Suárez et al., unpubl. data). Similarly, at the Punta León colony females feed closer to the coast in shallower waters and males use offshore areas, close to the 50 m isobath (Quintana et al. 2010, 2022). In addition, larger Imperial Cormorant males can dive deeper, and the

partitioning of foraging depths between sexes, with males diving deeper, has been recorded at both breeding sites (Quintana et al. 2010; Gómez Laich et al. 2012; N. Suárez et al., unpubl. data). It has been proposed that niche divergence could be the result of sexual dimorphism in body size, since this character provides each sex with different diving capabilities due to its influence on oxygen reserves and metabolism and consequently access to different resources (Randall et al. 2002; Cook et al. 2013). Offshore waters may provide male access to a wider range of depths and epipelagic resources, as being larger and faster they may be better suited to handle this type of prey (Quillfeldt et al. 2011). As suggested for other seabird species, each sex may target a prey patch and, therefore, a depth zone, with birds locally adapting to different distributions and densities of benthic and demersal prey and/or the use of occasional epipelagic schools (Cook et al. 2013; Cleasby et al. 2015; Miller et al. 2018). The differential use of prey could be, therefore, a direct consequence of the use by females and males of feeding patches with different prey species, sizes and/or relative abundances. Finally, the possible influence on the differences observed in the use of food resources of the segregation in temporal foraging found in this cormorant species (Masello et al. 2010; Quillfeldt et al. 2011; Harris et al. 2013) cannot be ruled out, since prey composition and availability could vary throughout the day.

Sexual segregation in the trophic niche of seabirds may be context dependent, and its existence or magnitude may be affected by the location of the colony and the stage of the breeding cycle (Ishikawa and Watanuki 2002; Massaro et al. 2020; Reyes-Gonzalez et al. 2020; Kasinsky et al. 2021). Differences in the magnitude of sexual segregation in trophic resources between Imperial Cormorants breeding at Islas Blancas and Punta León may have resulted from differences in marine habitats and prey composition among sites. Differences in diet of Imperial Cormorants have been reported even between nearby breeding locations (Yorio et al. 2010; Ibarra et al. 2018), likely reflecting spatial differences in the composition of prey assemblages and availability of potential prey. Variations in the magnitude of diet segregation among stages of the breeding cycle can also be expected, as previous studies in coastal Patagonia have reported seasonal changes in diet (Punta et al. 2003a; Yorio et al. 2010; Ibarra et al. 2018). The inclusion of the larger *M. hubbsi* by females at Islas Blancas and *E. anchoita* by males during the old chick stage at Punta León, may be related to an increase in the demands of growing chicks, with a consequent increase in foraging on higher quality prey. It is also possible that the availability of this resource increases later in the season in near shore waters.

In summary, Imperial Cormorants showed sexual segregation in the use of trophic resources at the two studied colonies in northern Patagonia. At both study locations, females contributed to the high diversity in the diet composition of the breeding population, and mostly based their diet on small

benthic prey. Males, on the other hand, consumed mainly demersal and epipelagic prey complemented with benthic fish, suggesting a higher flexibility in the use of foraging strategies. The combination of stomach content analysis, which provides detailed taxonomic use of prey species, and stable isotope analysis, which provides information on the main prey assimilated over several weeks, allowed a better characterization of the sexual segregation in the use of trophic resources and helped overcome the biases from both methods that could have masked the observed differences. These dietary patterns show the differential role of the sexes in marine food webs and may expose females and males to different environmental and anthropogenic pressures, effects that may not be apparent when all individuals are considered together.

Supplementary Information The online version contains supplementary material available at <https://doi.org/10.1007/s00227-022-04143-7>.

Acknowledgements We thank X. Navoa, P. Spagnolatti, J. Cortés and C. Silva for field-work assistance, A. Spago, C. Reinoso, N. Bovcon and P. Coccia for helping in the construction of regression equations for fish prey, N. Rosciano for helping in statistical analyses, and V. San Martín for designing the map. We also thank Centro Para el Estudio de Sistemas Marinos (CCT CONICET–CENPAT) for institutional support. We thank two anonymous reviewers for comments on the manuscript.

Author contributions CI and PY contributed to the study conception and design. Data collection was performed by CI, TK, CM and NS and data analysis was performed by CI. The first draft of the manuscript was written by CI and PY, and all authors commented on the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

Funding This research was funded by the Wildlife Conservation Society. Cynthia Ibarra was supported by a doctoral scholarship from CONICET. The permits to access the protected areas were provided by the “Secretaría de Turismo y Áreas Protegidas” of Chubut (Disposición N° 069-SsCyAP/19) and “Dirección de Fauna y Flora Silvestre” of Chubut (Disposición N° 81/19 DFyFS).

Data availability The data sets generated during and/or analysed during the current study are available from the corresponding author on reasonable request.

Declarations

Conflict of interest This research was funded by the Wildlife Conservation Society. All authors declare that they have no conflict of interests.

Ethical approval Animal handling and blood sampling were permitted under appropriate permits (Disposiciones N° 069-SsCyAP/19 and 81/19 DFyFS). All applicable international, national, and institutional guidelines for the care and use of animals were followed.

References

Angelescu VA, Cousseau MB (1969) Alimentación de la merluza en la región del Talud Continental Argentino, época invernal

- (Merlucciidae, *Merluccius merluccius hubbsi*). Boletín Del Instituto De Biología Marina 19:5–84
- Barquete V, Strauss V, Ryan PG (2013) Stable isotope turnover in blood and claws: a case study in captive African Penguins. *J Exp Mar Bio Ecol* 448:121–127. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.06.021>
- Bearhop S, Waldron S, Votier SC, Furness RW (2002) Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiol Biochem Zool* 75:451–458. <https://doi.org/10.1086/342800>
- Bearhop S, Phillips RA, McGill R, Cheryl Y, Dawson DA, Croxall JP (2006) Stable isotopes indicate sex-specific and long-term individual foraging specialisation in diving seabirds. *Mar Ecol Prog Ser* 311:157–164. <https://doi.org/10.3354/meps311157>
- Boschi EE, Fischbach CE, Iorio MI (1992) Catálogo ilustrado de los crustáceos estomatópodos y decápodos marinos de Argentina. *Frente Marítimo* 10:7–94
- Bovcon ND, Cochia PD, Gosztonyi AE (2007) Guía para el reconocimiento de los peces capturados en los barcos monitoreados por el programa de observadores. Publicación especial de la Secretaría de Pesca de la provincia del Chubut, Rawson
- Burke CM, Montevecchi WA (2009) The foraging decisions of a central place foraging seabird in response to fluctuations in local prey conditions. *J Zool* 278(4):354–361. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.2009.00584.x>
- Burke CM, Montevecchi WA, Regular PM (2015) Seasonal variation in parental care drives sex-specific foraging by a monomorphic seabird. *PLoS One* 10(11):e0141190. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0141190>
- Casaux R, Favero M, Silva P, Baroni A (2001) Sex differences in diving depths and diet of Antarctic shags at the south Shetland islands. *J Field Ornithol* 72(1):22–29. <https://doi.org/10.1648/0273-8570-72.1.22>
- Catry P, Phillips RA, Croxall JP (2006) Sexual segregation in birds: Patterns, processes and implications for conservation. In: Ruckstuhl KE, Neuhaus P (eds) *Sexual segregation in vertebrates*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 351–378
- Chiaradia A, Forero MG, Hobson KA, Swearer SE, Hume F et al (2012) Diet segregation between two colonies of Little Penguins *Eudyptula minor* in southeast Australia. *Austral Ecol* 37:610–619. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2011.02323.x>
- Clarke KR, Gorley RN (2006) *PRIMER v6: User Manual/Tutorial*. Plymouth (UK): PRIMER-E Ltd
- Cleasby IR, Wakefield ED, Bodey TW, Davies RD, Patrick SC, Newton J, Votier SC, Bearhop S, Hamer KC (2015) Sexual segregation in a wide-ranging marine predator is a consequence of habitat selection. *Mar Ecol Prog Ser* 518:1–12. <https://doi.org/10.3354/meps11112>
- Cook TR, Cheryl Y, Bost C, Tremblay Y (2007) Chick-rearing Crozet shags (*Phalacrocorax melanogenis*) display sex-specific foraging behaviour. *Antarct Sci* 19:55–63. <https://doi.org/10.1017/S0954102007000089>
- Cook TR, Lescroel A, Cheryl Y, Kato A, Bost CA (2013) Can foraging ecology drive the evolution of body size in a diving endotherm? *PLoS One* 8(2):e56297. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0056297>
- Cooper J (1985) A note on the diet of Cape Cormorant *Phalacrocorax capensis* at Mercury Island, South West Africa, in November 1978. *S Afr J Mar Sci* 3:129–130. <https://doi.org/10.2989/025776185784461289>
- DeNiro MJ, Epstein S (1981) Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochim Cosmochim Acta* 45:341–351. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(81\)90244-1](https://doi.org/10.1016/0016-7037(81)90244-1)
- Duffy DC, Jackson S (1986) Diet studies of seabirds: a review of methods. *Colon Waterbirds* 9:1–17. <https://doi.org/10.2307/1521138>

- Favero M, Casaux R, Silva P, Barrera-Oro E, Coria N (1998) The diet of the Antarctic shag during summer at Nelson Island, Antarctica. *Condor* 100:112–118. <https://doi.org/10.2307/1369902>
- Ferrari S, Alegre B, Gandini P (2004) Dieta del cormorán imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en el sur de Santa Cruz (Patagonia, Argentina). *Ornitología Neotropical* 15(1):103–110
- Fijn RC, de Jong JW, Adema J, van Horssen PW, Poot MJM, van Rijn S, van Eerden MR, Boudewijn TJ (2022) GPS-tracking of Great Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* reveals sex-specific differences in foraging behaviour. *Ardea* 109(3):491–505. <https://doi.org/10.5253/arde.v109i2.a19>
- Fox J, Weisberg S (2009) CAR: Companion to applied regression, R Package version 1.2–16. <http://cran.r-project.org/web/packages/car/>
- Gianuca D, Votier SC, Pardo D, Wood AG, Sherley RB, Ireland L, Choquet R, Pradel R, Townley S, Forcada J, Tuck GN, Phillips RA (2019) Sex-specific effects of fisheries and climate on the demography of sexually dimorphic seabirds. *J Anim Ecol* 88:1366–1378. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13009>
- Gómez Laich A, Quintana F, Shepard ELC, Wilson RP (2012) Intersexual differences in the diving behaviour of Imperial Cormorants. *J Ornithol* 153:139–147. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0714-1>
- González-Zevallos D, Kuba L, Gosztonyi AE (2010) Estimación de la longitud utilizando relaciones morfométricas de huesos del cráneo, cintura escapular, otolitos y medidas específicas del cuerpo en *Merluccius hubbsi* en aguas patagónicas. *Rev Biol Mar Oceanogr* 45(2):341–345. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572010000200017>
- Gosztonyi AE, Kuba L (1996) Atlas de huesos craneales y de la cintura escapular de peces costeros patagónicos. Informe Técnico: Plan de Manejo Integrado de la Zona Costera Patagónica. Fundación Patagonia Natural 4:1–32
- Grosbois V, Thompson PM (2005) North Atlantic climate variation influences survival in adult fulmars. *Oikos* 109(2):273–290. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.13774.x>
- Halley DJ, Minagawa M, Nieminen M, Gaare E (2008) Preservation in 70% ethanol solution does not affect d13C and d15N values of Reindeer blood samples—relevance for stable isotope studies of diet. *Rangifer* 28:9–12. <https://doi.org/10.7557/2.28.1.146>
- 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* 6:e27104. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0027104>
- Hansen JE, Martos P, Madirolas A (2001) Relationship between spatial distribution of the Patagonian stock of Argentine anchovy, *Engraulis anchoita*, and sea temperatures during late spring to early summer. *Fish Oceanogr* 10(2):193–206. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2001.00166.x>
- Harris S, Raya Rey A, Phillips RA, Quintana F (2013) Sexual segregation in timing of foraging by imperial shags (*Phalacrocorax atriceps*): is it always ladies first? *Mar Biol* 160:1249–1258. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2177-9>
- Harris S, Raya Rey A, Zavalaga C, Quintana F (2014) Strong temporal consistency in the individual foraging behaviour of Imperial Shags *Phalacrocorax atriceps*. *Ibis* 156:523–533. <https://doi.org/10.1111/ibi.12159>
- Harris S, Quintana F, Ciancio J, Riccialdelli L, Raya Rey A (2015) Linking foraging behaviour and diet in a diving seabird. *Mar Ecol* 37:419–432. <https://doi.org/10.1111/maec.12327>
- Harris S, Sáenz Samaniego RA, Raya Rey A (2016) 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(4):811–820. <https://doi.org/10.1676/15-141.1>
- Hobson KA, Welch HE (1992) Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using d-13C and d-15N analysis. *Mar Ecol Prog Ser* 84:9–18
- Hobson KA, Piatt JF, Pitocchelli J (1994) Using stable isotopes to determine seabird trophic relationships. *J Anim Ecol* 63(4):786–798. <https://doi.org/10.2307/5256>
- 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. <https://doi.org/10.1139/z97-799>
- 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(1):224–234. <https://doi.org/10.1676/16-184.1>
- Irigoyen A, Trobbiani G, Casalnuovo M, Alonso M (2018) Peces y pesca deportiva argentina: Mar y Patagonia. Remitente Patagonia, Trelew, p P272
- Ishikawa K, Watanuki Y (2002) Sex and individual differences in foraging behavior of Japanese cormorants in years of different prey availability. *J Ethol* 20(1):49–54. <https://doi.org/10.1007/s10164-002-0053-z>
- Jackson AL, Inger R, Parnell A, Bearhop S (2011) Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER—stable isotope Bayesian ellipses in R. *J Anim Ecol* 80:595–602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Karnovsky NJ, Hobson KA, Iverson HGL Jr (2008) Seasonal changes in diets of seabirds in the North Water Polynya: a multiple-indicator approach. *Mar Ecol Prog Ser* 357:291–299. <https://doi.org/10.3354/meps07295>
- Kasinsky T, Yorio P, Dell’Arciprete P, Marinao C, Suárez N (2021) Geographical differences in sex-specific foraging behaviour and diet during the breeding season in the opportunistic Kelp Gull (*Larus dominicanus*). *Mar Biol* 168:14. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03812-9>
- Kato A, Nishiumi I, Naito Y (1996) Sexual differences in the diet of king cormorants at Macquarie Island. *Polar Biol* 16:75–77. <https://doi.org/10.1007/BF01876832>
- Kato A, Watanuki Y, Nishiumi I, Kuroki M, Shaughnessy P, Naito Y (2000) Variation in foraging and parental behavior of king cormorants. *Auk* 117(3):718–730. <https://doi.org/10.1093/auk/117.3.718>
- Koen Alonso M, Crespo EA, García NA, Pedraza SN, Coscarella MA (1998) Diet of dusky dolphins, *Lagenorhynchus obscurus*, in waters off Patagonia. *Argentina Fishery Bulletin* 96(2):366–374
- Koffijberg K, Van Eerden MR (1995) Sexual dimorphism in the cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*: possible implications for differences in structural size. In *Ardea* 83:37–46
- 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. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2007\)88\[42:CSIRPF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2007)88[42:CSIRPF]2.0.CO;2)
- Lewis S, Benvenuti S, Antonia LD, Griffiths R, Money L, Sherratt TN, Wanless S, Hamer KC (2002) Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird. *Proc R Soc B* 269:1687–1693. <https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2083>
- Liordos V, Goutner V (2008) Habitat and temporal variation in diet of Great Cormorant nestlings in Greek Colonies. *Waterbirds* 31:424–437. <https://doi.org/10.1675/1524-4695-31.3.424>
- Malacalza VE, Hall MA (1988) Sexing adult King Cormorants (*Phalacrocorax albiventer*) by discriminant analysis. *Colonial Waterbird* 11:32–37
- Malacalza VE, Poretti TI, Bertellotti N (1994) La dieta de *Phalacrocorax albiventer* en Punta León (Chubut, Argentina) durante la temporada reproductiva. *Ornitología Neotropical* 5:91–97

- Malacalza VE (1984) Biología reproductiva de *Phalacrocorax albiventris*. I. Nidificación en Punta Tombo. Centro Nacional Patagónico-CONICET
- Masello JF, Mundry R, Poisbleau M, Demongin L, Voigt CC, Wikelski M, Quillfeldt P (2010) Diving seabirds share foraging space and time within and among species. *Ecosphere*. <https://doi.org/10.1890/ES10-00103.1>
- Massaro M, Ainley DG, Santora JA, Quillfeldt P, Lescroël A, Whitehead A, Varsani A, Ballard G, Lyver PO'B. (2020) Diet segregation in Adélie penguins: some individuals attempt to overcome colony-induced and annual foraging challenges. *Mar Ecol Prog Ser* 645:205–218. <https://doi.org/10.3354/meps13370>
- Michalik A, McGill RA, van Noordwijk HJ, Masello JF, Furness RW, Eggers T, Quillfeldt P (2013) Stable isotopes reveal variable foraging behaviour in a colony of the Imperial Shag *Phalacrocorax atriceps*: differences between ages, sexes and years. *J Ornithol* 154(1):239–249. <https://doi.org/10.1007/s10336-012-0890-7>
- Miller MG, Silva FR, Machovsky-Capuska GE, Congdon BC (2018) Sexual segregation in tropical seabirds: drivers of sex-specific foraging in the brown booby *Sula leucogaster*. *J Ornithol* 159(2):425–437. <https://doi.org/10.1007/s10336-017-1512-1>
- 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 Ornithol* 116(4):360–369. <https://doi.org/10.1071/MU15101>
- Morgenthaler A, Millones A, Gandini P, Frere E (2022) Diet of adult and immature imperial cormorants, *Leucocarbo atriceps*, from southern Patagonia. A combined dietary approach and an exploratory analysis of stable isotopes of pellet membrane. *Polar Biol* 45:1529–1539. <https://doi.org/10.1007/s00300-022-03086-5>
- Newsome SD, Martínez del Río C, Bearhop S, Phillips DL (2007) A niche for isotopic ecology. *Front Ecol Environ* 5(8):429–436. <https://doi.org/10.1890/060150.1>
- Oro D, Álvarez D, Velando A (2018) Complex demographic heterogeneity from anthropogenic impacts in a coastal marine predator. *Ecol Appl* 28(3):612–621
- Phillips RA, McGill RAR, Dawson DA, Bearhop S (2011) Sexual segregation in distribution, diet and trophic level of seabirds: insights from stable isotope analysis. *Mar Biol* 158(10):2199–2208. <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1725-4>
- Pinet P, Jaquet S, Phillips RA, Le Corre M (2012) Sex-specific foraging strategies throughout the breeding season in a tropical, sexually monomorphic small petrel. *Anim Behav* 83(4):979–989. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.01.019>
- 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(3):307–315. <https://doi.org/10.1676/02-119>
- Punta G, Yorio P, Herrera G, Saravia J (2003b) Breeding biology of Imperial Cormorant (*Phalacrocorax atriceps*) and Rock Shag (*P. magellanicus*) at Golfo San Jorge, Chubut. Argentina. *El Hornero* 18(02):103–111
- Quillfeldt P, Schroff S, van Noordwijk HJ, Michalik A, Ludynia K, Masello JF (2011) Flexible foraging behaviour of a sexually dimorphic seabird: large males do not always dive deep. *Mar Ecol Prog Ser* 428:271–287. <https://doi.org/10.3354/meps09058>
- Quintana F, Wilson R, Dell'Arciprete P, Shepard E, Laich AG (2010) Women from Venus, men from Mars: inter-sex foraging differences in the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* a colonial seabird. *Oikos* 120(3):350–358. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18387.x>
- Quintana F, Wilson R, Prandoni N, Svagelj WS, Gómez-Laich A (2022) Long-term ecology studies in Patagonian seabirds: a review with the Imperial cormorant as a case study. In: Helbling EW, Narvarte MA, González RA, Villafañe VE (eds) *Global Change in Atlantic Coastal Patagonian Ecosystems Natural and Social Sciences of Patagonia*. Springer, Cham, pp 233–262
- R Development Core Team (2020) R: a language and environment for statistical computing. rev.4.0.2. r foundation for statistical computing. Vienna, Austria. <http://r-project.org>
- Randall DJ, Burggren WW, French K, Eckert R (2002) *Eckert Animal Physiology: Mechanisms and Adaptations*, Ed. 5 ed. New York, W.H. Freeman and company
- Reyes-González JM, De Felipe F, Morera-Pujol V, Soriano-Redondo A, Navarro-Herrero L, Zango L, García-Barcelona S, Ramos R, González-Solís J (2020) Sexual segregation in the foraging behaviour of a slightly dimorphic seabird: influence of the environment and fishery activity. *J Anim Ecol* 90(5):1109–1121. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13437>
- Roux A, De La Garza J, Piñero R, Bertuche D (2012) La ruta de migración del langostino patagónico. INIDEP Informe Técnico 7:1–24
- Rozbaczylo N, Moreno RA, Díaz-Díaz O (2006) Poliquetos bentónicos submareales de fondos blandos de la región de Aysén, Chile: Clados Amphinomida, Eunicida, Spionida, Sabellida y Scolecida (Annelida, Polychaeta) [Benthic subtidal polychaetes on soft bottoms in Aysén, Chile: clades Amphinomida, Eunicida, Spionida, Sabellida and Scolecida (Annelida, Polychaeta)]. *Investigaciones Marinas, Valparaíso* 34:43–62. <https://doi.org/10.4067/S0717-71782006000100004>
- Santora JA, Schroeder ID, Field JC, Wells BK, Sydeman WJ (2014) Spatio-temporal dynamics of ocean conditions and forage taxa reveal regional structuring of seabird–prey relationships. *Ecol Appl* 24(7):1730–1747. <https://doi.org/10.1890/13-1605.1>
- Stauss C, Bearhop S, Bodey TW, Garthe S, Gunn C, Grecian WJ, Inger R, Knight ME, Newton J, Patrick SC, Phillips RA, Waggitt JJ, Votier SC (2012) Sex-specific foraging behaviour in Northern Gannets *Morus bassanus*: Incidence and implications. *Mar Ecol Prog Ser* 457:151–162. <https://doi.org/10.3354/meps09734>
- Suryan RM, Irons DB, Kaufman M, Benson J, Jodice PG, Roby DD, Brown ED (2002) Short-term fluctuations in forage fish availability and the effect on prey selection and brood-rearing in the black-legged kittiwake *Rissa tridactyla*. *Mar Ecol Prog Ser* 236:273–287. <https://doi.org/10.3354/meps236273>
- Svagelj WS, Quintana F (2007) Sexual size dimorphism and sex determination by morphometric measurements in breeding Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*). *Waterbirds* 30(1):97–102. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2007\)030\[0097:SSDASD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2007)030[0097:SSDASD]2.0.CO;2)
- Svagelj WS, Quintana F (2011) Breeding performance of the Imperial Shag (*Phalacrocorax atriceps*) in relation to year, laying date and nest location. *Emu Austral Ornithology* 111(2):162–165. <https://doi.org/10.1071/MU10062>
- Swanson HK, Lysy M, Power M, Stasko AD, Johnson JD, Reist JD (2015) A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology* 96(2):318–324. <https://doi.org/10.1890/14-0235.1>
- Tapella F, Lovrich G (2006) Morphological differences between 'subrugosa' and 'gregaria' morphs of adult Munida (Decapoda: Anomura: Galatheidae) from the Beagle Channel, southern South America. *J Mar Biol Ass UK* 86(5):1149–1155. <https://doi.org/10.1017/S0025315406014123>
- Thalinger B, Oehm J, Zeisler C, Vorhauser J, Traugott M (2018) Sex-specific prey partitioning in breeding piscivorous birds examined via a novel, noninvasive approach. *Ecol Evol* 8(17):8985–8998. <https://doi.org/10.1002/ece3.4421>
- Thaxter CB, Daunt F, Hamer KC, Watanuki Y, Harris MP, Grémillet D, Peters G, Wanless S (2009) Sex-specific food provisioning in a monomorphic seabird, the common guillemot *Uria aalge*:

- nest defence, foraging efficiency or parental effort? *J Avian Biol* 40(1):75–84. <https://doi.org/10.1111/j.1600-048X.2008.04507.x>
- Thayer JA, Sydeman WJ (2007) Spatio-temporal variability in prey harvest and reproductive ecology of a piscivorous seabird, *Cerorhinca monocerata*, in an upwelling system. *Mar Ecol Prog Ser* 329:253–265. <https://doi.org/10.3354/meps329253>
- Therrien JF, Fitzgerald G, Gauthier G, Bêty J (2011) Diet–tissue discrimination factors of carbon and nitrogen stable isotopes in blood of Snowy Owl (*Bubo scandiacus*). *Can J Zool* 89:343–347. <https://doi.org/10.1139/z11-008>
- Turner TF, Collyer ML, Krabbenhoft TJ (2010) A general hypothesis testing framework for stable isotope ratios in ecological studies. *Ecology* 91:2227–2233. <https://doi.org/10.1890/09-1454.1>
- Wearmouth VJ, Sims DW (2008) Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals: behaviour patterns, mechanisms and conservation implications. *Adv Mar Biol* 54:107–170. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)00002-3](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)00002-3)
- Wilson RP, Vargas FH, Steinfurth A, Riordan P, Ropert-Coudert Y, Macdonald DW (2008) What grounds some birds for life? Movement and diving in the sexually dimorphic Galapagos cormorant. *Ecol Monogr* 78(4):633–652. <https://doi.org/10.1890/07-0677.1>
- 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 Ornitología Neotropical* 5(2):69–77
- Yorio Y, Copello S, Kuba L, Gosztonyi A, Quintana F (2010) Diet of Imperial Cormorants *Phalacrocorax atriceps* Breeding at Central Patagonia. *Argentina Waterbirds* 33(1):70–78. <https://doi.org/10.1675/063.033.0108>
- Yorio P, Ibarra C, Marinao C (2017) Induced regurgitation versus stomach sampling: assessing their value for the characterization of Imperial Cormorant (*Phalacrocorax atriceps*) diet. *Waterbirds* 40(2):162–167. <https://doi.org/10.1675/063.040.0208>
- Yorio P, Pozzi L, Herrera G, Punta G, Svagelj WS, Quintana F (2020) Population trends of Imperial Cormorants (*Leucocarbo atriceps*) in northern coastal Argentine Patagonia over 26 years. *Emu Austral Ornithol* 120(2):114–122. <https://doi.org/10.1080/01584197.2020.1730192>
- Zar JH (1999) *Biostatistical Analysis*. Pearson Education, India
- Publisher's Note** Springer Nature remains neutral with regard to jurisdictional claims in published maps and institutional affiliations.
- Springer Nature or its licensor (e.g. a society or other partner) holds exclusive rights to this article under a publishing agreement with the author(s) or other rightsholder(s); author self-archiving of the accepted manuscript version of this article is solely governed by the terms of such publishing agreement and applicable law.