



UNIVERSIDAD NACIONAL DE LA PATAGONIA

SAN JUAN BOSCO

Facultad de Ciencias Naturales y Ciencias de la Salud

**Indicadores de condición física del Cormorán Antártico
(*Phalacrocorax bransfieldensis*) en la Península Antártica e Islas
Shetland del Sur: una evaluación en relación con la
disponibilidad de los recursos tróficos y la pesca comercial**

Lic. Marianela Beltran

Directores:

Dr. Ricardo Casaux

Dr. Marcelo Bertellotti

Trabajo de tesis para optar al título de Doctora en Ciencias Biológicas

Comodoro Rivadavia

2020

“Dedicado a la pacha, a la mar y a las hermosas aves que le pusieron el cuerpo a este trabajo”

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecer a todas las personas que me ayudaron y acompañaron con la realización de esta Tesis doctoral:

- A mis papas, por darme la vida, y por no haberse conformado con eso, sino que además me dieron la libertad y el sostén necesario para ir siempre en busca de lo que me hace sonreír por dentro.
- A mi hermana y mi abuela por su inmensa sabiduría que me regalaron una oreja y sabias palabras durante todo el recorrido del doctorado y me aguantaron en su casa en cada viaje a bs.as por trabajo!
- A mis directores, Marcelo Bertellotti y Pipo Casaux, por haber aceptado un compromiso juntos durante varios años, por brindarme los recursos necesarios para el desarrollo de este trabajo y por proponerme distintas visiones y maneras de investigar y trabajar.
- A mi amigas-familia madrynense a las cual no tengo palabras para agradecerles todo el aguante, cuidado y amor de estos años, ¡son mi núcleo indestructible!
- A todo el personal del Instituto Antártico Argentino, ya que sin ellos no hubiese sido posible las campañas en Antártida. También gracias a los compañeros militares y científicos de las bases y refugios base de este proyecto, gracias por el apoyo logístico y humano y por las hermosísimas horas vividas en ese remoto y mágico lugar. En especial agradezco a Carla Fiorito, Gabriela Tavella y Pedro Massabie por ser mis colaboradores principales, junto con mi director Pipo, en la recolección de muestras en el campo.
- Al CONICET por otorgarme la beca que me permitió desarrollar este doctorado.
- Gracias a todos mis compañeros de oficina en el CENPAT: Anahí, Julio, Caro, Gustavo, Cris por haberme echo reír y disfrutar tanto de ir a la oficina a trabajar.

- Y gracias a muchas hermosas personas más que me regalaron amor, amistad, compañía, cuidados, risas, llantos, consejos, etc durante el desarrollo de este proyecto.

INDICE

RESUMEN	1
ABSTRACT	3
CAPITULO I	5
INTRODUCCIÓN GENERAL	5
INTRODUCCION	5
<i>MARCO TEORICO</i>	5
<i>ESPECIE DE ESTUDIO</i>	7
<i>JUSTIFICACION Y RELEVANCIA DEL TRABAJO</i>	10
<i>AREA DE ESTUDIO</i>	12
OBJETIVOS.....	17
<i>OBJETIVO GENERAL</i>	17
ORGANIZACIÓN Y ESTRUCTURA DE LA TESIS.....	18
CAPITULO II.....	19
COMPOSICIÓN DE LA DIETA DEL CORMORÁN ANTÁRTICO EN COLONIAS CON DISTINTA HISTORIA DE EXPLOTACIÓN COMERCIAL	19
INTRODUCCION	19
OBJETIVOS.....	22
METODOLOGÍA	22
<i>RECOLECCIÓN DE DATOS</i>	23
<i>ANÁLISIS DE DATOS</i>	25
RESULTADOS	26
<i>COMPOSICIÓN DE LA DIETA EN PUNTA ARMONÍA, ISS</i>	26
<i>COMPOSICIÓN DE LA DIETA EN COSTA DANCO, PA</i>	34
<i>DIFERENCIAS EN LA COMPOSICIÓN DE LA DIETA ENTRE PUNTA ARMONÍA, ISS, Y COSTA DANCO, PA</i>	45
DISCUSION.....	55
<i>COMPOSICIÓN DE LA DIETA Y SU VARIACION A LO LARGO DEL CICLO REPRODUCTIVO</i>	55
CAPITULO III	60
VALORES DE REFERENCIA DE PARÁMETROS BIOQUÍMICOS Y HEMATOLÓGICOS DEL CORMORÁN ANTÁRTICO EN COLONIAS CON DISTINTA EXPLOTACIÓN COMERCIAL.....	60
INTRODUCCION	60
OBJETIVOS.....	65

METODOLOGÍA	66
<i>RECOLECCION DE DATOS</i>	66
<i>OBTENCION Y PROCESAMIENTO DE MUESTRAS SANGUINEAS</i>	67
<i>ANÁLISIS DE LABORATORIO</i>	68
<i>ANÁLISIS DE DATOS</i>	69
RESULTADOS	70
<i>PARÁMETROS HEMATOLÓGICOS DEL CORMORÁN ANTARTICO EN PUNTA ARMONÍA, ISS</i>	70
<i>PARÁMETROS HEMATOLÓGICOS DEL CORMORÁN ANTARTICO EN COSTA DANCO, PA</i>	76
<i>COMPARACIÓN PARÁMETROS SANGUÍNEOS CORMORÁN ANTÁRTICO DE PUNTA ARMONÍA, ISS, Y COSTA DANCO, PA.</i>	80
DISCUSION.....	84
<i>PARÁMETROS BIOQUÍMICOS DEL CORMORÁN ANTÁRTICO</i>	84
<i>PARÁMETROS INMUNOLÓGICOS DEL CORMORÁN ANTÁRTICO</i>	88
<i>COMPARACIÓN DE PARÁMETROS HEMATOLÓGICOS DEL CORMORÁN ANTÁRTICO DE PUNTA ARMONIA, ISS Y COSTA DANCO, PA</i>	91
CAPITULO IV	96
EFFECTO DE LA REPRODUCCIÓN SOBRE LA CONDICIÓN FÍSICA EN COLONIAS CON DISTINTA EXPLOTACIÓN COMERCIAL	96
INTRODUCCION	96
OBJETIVOS.....	99
METODOLOGÍA	100
<i>OBTENCIÓN DE PARÁMETROS REPRODUCTIVOS</i>	100
<i>OBTENCIÓN DE MUESTRAS SANGUÍNEAS</i>	102
<i>ANÁLISIS DE DATOS</i>	103
RESULTADOS	105
<i>DESCRIPCIÓN DEL CICLO REPRODUCTIVO</i>	105
<i>RELACION ENTRE PARÁMETROS BIOQUÍMICOS DEL PLASMA Y REPRODUCTIVOS DEL CORMORÁN ANTÁRTICO</i>	107
<i>RELACIÓN ENTRE PARÁMETROS HEMATOLÓGICOS Y REPRODUCTIVOS DEL CORMORÁN ANTÁRTICO</i>	114
<i>EFFECTO DE LA COLONIA REPRODUCTIVA SOBRE LA RELACIÓN ENTRE LOS METABOLITOS DEL PLASMA Y LA REPRODUCCIÓN</i>	129
<i>EFFECTO DE LA COLONIA REPRODUCTIVA SOBRE LA RELACIÓN ENTRE LOS PARÁMETROS HEMATOLÓGICOS Y LA REPRODUCCIÓN</i>	131

DISCUSION.....	138
<i>PARÁMETROS SANGUÍNEOS Y REPRODUCTIVOS DEL CORMORÁN ANTÁRTICO</i>	<i>138</i>
<i>COMPARACIÓN DE PARÁMETROS REPRODUCTIVOS Y SANGUINEOS DEL CORMORÁN ANTÁRTICO ENTRE ZONAS CON DISTINTA EXPLOTACIÓN COMERCIAL.....</i>	<i>146</i>
CAPITULO V	149
CONCLUSIONES GENERALES	149
COMPOSICIÓN DE LA DIETA	150
PARÁMETROS HEMATOLÓGICOS.....	151
PARÁMETROS HEMATOLÓGICOS Y REPRODUCTIVOS	152
CONSIDERACIONES FINALES	154
BIBLIOGRAFÍA	155

RESUMEN

La pesca comercial es una actividad que causa gran impacto sobre los ecosistemas marinos, alterando la estructura de las comunidades de peces y, por ende, las dinámicas de las redes alimentarias, entre otros impactos. De esta manera, es necesario investigar como estas perturbaciones antrópicas se propagan a través de las redes tróficas con el fin de comprender y cuantificar las consecuencias ecológicas de esta actividad sobre los ecosistemas marinos. El Cormorán Antártico (*Phalacrocorax bransfieldensis*) juega un rol ecológico importante debido a que, además del Cormorán de Georgias (*Phalacrocorax georgianus*), es el único predador tope en Antártida que se alimenta exclusivamente de peces bentónicos/demersales, siendo considerado por la Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos (CCAMLR, por sus siglas en inglés) como una especie indicadora del estado de los stocks de peces litorales (CCAMLR 2003). En este contexto, el objetivo de este trabajo fue determinar la condición de salud del Cormorán Antártico en relación con los cambios en la oferta alimentaria provocados por la explotación comercial en las cercanías de las colonias reproductivas. También nos propusimos evaluar como la variación en la disponibilidad de alimento afecta la relación entre el estado corporal y nutricional de los cormoranes con parámetros de fitness como el éxito reproductivo. Para ello, se evaluó la dieta de cormoranes que reproducen en áreas afectadas (Punta Armonía, Islas Shetland del Sur, ISS) y no afectadas (Costa Danco, Península Antártica, PA) por la pesca comercial, y se obtuvieron parámetros reproductivos y fisiológicos en cada área. En primer lugar, se observó que los cormoranes que se alimentaron en zonas con y sin efecto de la pesca presentaron una composición de la dieta diferente. Mientras la presa principal fue la misma para ambas zonas, la segunda presa que más contribuyó en peso y masa difirió con la localidad de muestreo. En segundo lugar, por primera vez se determinaron parámetros bioquímicos del plasma (glucosa, lípidos y proteínas) y parámetros inmunológicos (H/L, conteo leucocitario, hematocrito) para esta especie. Algunos de estos parámetros, como por ejemplo el índice de estrés fisiológico (H/L), pusieron de manifiesto una peor condición inmunológica en los cormoranes de Punta Armonía, ISS. Por otro lado, los metabolitos

plasmáticos no difirieron entre áreas. En tercer lugar, en ambas zonas se observó un incremento en la proporción H/L con el progreso de la temporada reproductiva, en tanto que los metabolitos plasmáticos tendieron a mantenerse estables con el crecimiento de los pichones. El estrés asociado a la reproducción observado en cada zona fue mayor en los reproductores de Punta Armonía, los que además independizaron un menor número de pichones por nido en comparación con los cormoranes de la Costa Danco. Por último, en los reproductores de Punta Armonía se observó un incremento en el hematocrito con el aumento en los requerimientos de la nidada, lo que no fue observado en la Costa Danco.

Estos resultados indicarían un mayor costo de la reproducción sobre la condición del adulto en los cormoranes de Punta Armonía, posiblemente asociado a diferencias en la disponibilidad de alimento de las distintas zonas de estudio. Sin embargo, la ausencia de variación a lo largo del ciclo reproductivo de los metabolitos plasmáticos podría estar relacionada con un mecanismo de amortiguación (“buffer”), mediante el cual estas aves reasignarían los recursos al mantenimiento de su propia condición, transmitiendo los costos extras a la progenie. De este modo, el incremento en los costos de reproducción por un mayor esfuerzo de forrajeo, se manifestaría mediante una reducción en el éxito reproductivo.

ABSTRACT

Fishing is an anthropic activity that causes a great impact on marine ecosystems, for example, altering the structure of fish stocks and, therefore, the dynamics of food webs. In this way, it is necessary to investigate how these anthropic disturbances spread through trophic networks in order to understand and quantify the ecological consequences of the fishing on marine ecosystems. The Antarctic Cormorant (*Phalacrocorax bransfieldensis*) plays an important ecological role because, in addition to the Georgian Cormorant (*Phalacrocorax georgianus*), it is the only top predator in Antarctica that feeds exclusively on benthic / demersal fish, being considered by the Commission for the Conservation of Antarctic Marine Living Resources (CCAMLR) as an indicator species of the status of coastal fish stocks (CCAMLR 2003). In this context, the objective of this thesis was to determine the health condition of the Antarctic Cormorant in relation to the changes in the food supply caused by commercial exploitation in the vicinity of the reproductive colonies. We also evaluate how the variation in food availability affects the relationship between the body and nutritional status of cormorants with fitness parameters such as reproductive success. To do this, we evaluated the diet of cormorants that reproduce in affected areas (Harmony Point, South Shetland Islands, ISS) and not affected (Danco Coast, Antarctic Peninsula, PA) by commercial fishing, and we evaluated reproductive and physiological parameters in each area. First, we observed that the cormorants that fed in areas with and without the effect of fishing presented a different composition of the diet. While the main prey was the same for both zones, the second prey that contributed the most in weight and mass differed with the sampling location. Second, for the first time, plasma biochemical parameters (glucose, lipids and proteins) and immunological parameters (H/L, leukocyte count, hematocrit) were determined for this species. Some of these parameters, such as the physiological stress index (H/L), showed a worse immunological condition in the Harmony Point cormorants. On the other hand, plasma metabolites did not show a clear trend between areas, with Harmony Point cormorants even presenting an apparent better body condition. Third, in both areas an increase in the H/L ratio was observed with the progress of the

reproductive season, while the plasma metabolites tended to remain stable through the growth of the chicks. The stress associated with reproduction observed in each zone was higher in the Harmony Point reproducers, who also released a lower number of chicks per nest compared to the Danco Coast cormorants. Finally, individuals in Harmony Point showed an increased hematocrit with the increasing of brood requirements, which was not observed in Danco Coast.

These results would indicate a higher cost of reproduction on the condition of the adult in cormorants of the ISS, possibly associated with a change in the diet of these populations. However, the maintenance of plasma metabolites could possibly be related to a “buffer” mechanism, by which these birds would reallocate resources to maintain their own condition, transmitting the extra costs to the progeny. In this way, the increase in reproduction costs due to a greater foraging effort is manifested by a reduction in reproductive success.

CAPITULO I

Introducción General

INTRODUCCIÓN

MARCO TEÓRICO

Factores antropogénicos tales como el cambio climático y la sobrepesca tienen un gran impacto sobre la estructura y dinámica de los ecosistemas marinos (Halpern et al., 2008; Hoegh-Guldberg & Bruno, 2010). En Antártida, las pesquerías comenzaron en 1969 alrededor de las Islas Georgias del Sur (IGS) y se extendieron a las Islas Orcadas del Sur (IOS) e Islas Shetland del Sur (ISS) durante el periodo 1977-1989 (Kock, 1992). Durante este periodo, los stock de peces se redujeron a menos del 20% del tamaño original (Kock, 1992; Ainley & Blight, 2008) y a pesar de las acciones de administración de la industria pesquera sólo se han observado incipientes signos de recuperación (Ainley & Blight, 2008; Barrera-Oro et al., 2017).

Además del impacto sobre la especie objetivo, la eliminación mediante las pesquerías de los niveles tróficos superiores y medios tiene un impacto en las redes tróficas marinas, afectando por ejemplo la competencia intra e inter específica y en la partición de los recursos entre los predadores tope (Ellis et al., 1998; Hilborn et al., 2017).

Entre los predadores tope, las aves marinas son particularmente sensibles a los cambios en la disponibilidad de alimento debido a que durante el período reproductivo se comportan como forrajeadoras de sitio central, lo que limita su capacidad de desplazamiento (Raymond et al., 2015). Generalmente, los adultos se turnan para realizar viajes de forrajeo en los que se alimentan y además llevan alimento a los pichones, permaneciendo vinculados al sitio de nidificación y alimentación durante toda la reproducción (Orians & Pearson, 1979).

Numerosos estudios han demostrado la influencia de los cambios en la oferta trófica sobre distintos aspectos de la ecología alimentaria de las aves, tales como cambios en la composición de la dieta (Montevecchi & Myers, 1996), tasas de captura (Einoder, 2009), así y parámetros reproductivos (Daunt et al., 2008). De esta forma, las aves marinas son buenas indicadoras del ecosistema marino por ser altamente vulnerables a cambios ambientales.

En Antártida, el efecto de las pesquerías sobre las poblaciones de aves marinas se ha observado, por ejemplo, en el Pingüino Macaroni (*Eudyptes chrysolophus*) a partir de una reducción del tamaño poblacional que comenzó a mitad de la década del 80, unos años después del colapso de las pesquerías (Ainley & Blight, 2008). Sin embargo, los impactos de la industria pesquera sobre la mayoría de las especies no-objetivos y la salud de los ecosistemas antárticos todavía no han sido suficientemente analizados (Ballance et al., 2006; Ainley & Blight, 2008).

Así, en orden de identificar el potencial impacto de las pesquerías la “Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos (CCRVMA)” propuso el monitoreo de parámetros reproductivos y poblacionales de especies indicadoras tales como los pingüinos de Adelia (*Pygoscelis adeliae*), de Barbijo (*Pygoscelis antarctica*) y Papúa (*Pygoscelis papua*). A su vez, la CCRVMA consideró al Cormorán Antártico (*Phalacrocorax bransfieldensis*) como la única especie indicadora del estado de los stocks de peces litorales (CCRVMA, 2003), motivo por el cual la Argentina viene desarrollando estudios de aspectos ecológicos, reproductivos y alimentarios desde hace 28 años (Casaux, 1998). Sin embargo, parámetros tales como el tamaño poblacional suelen proveer información del efecto de la variabilidad del ecosistema en una escala de años, sobre todo debido a la reproducción diferida de las aves marinas (Thompson & Ollason, 2001). Una herramienta complementaria que permite detectar cambios en el ecosistema antes que estos se manifiesten negativamente en la capacidad reproductiva o en la supervivencia de los organismos es el uso de indicadores fisiológicos a partir de parámetros sanguíneos. Estos indicadores permiten inferir el estado energético, inmunológico, sanitario y nutricional de los animales silvestres (Masello & Quillfeldt, 2004; Artacho et al., 2007b), facilitando así la detección temprana de problemas ambientales y la toma de medidas para mitigarlo. En este sentido, varios estudios han demostrado cambios en los

parámetros fisiológicos a partir de cambios en la disponibilidad y/ o cantidad de alimento (Kitaysky et al., 1999; Alonso-Alvarez et al., 2002; Kitaysky et al., 2007).

Por lo tanto, el estudio integrado de parámetros fisiológicos, reproductivos, alimentarios y poblacionales, puede contribuir a obtener conclusiones más certeras acerca del potencial impacto de cambios ambientales de origen antrópico, tales como las pesquerías comerciales sobre las poblaciones de aves marinas.

ESPECIE DE ESTUDIO

El Cormorán Antártico (*P. bransfieldensis*) (Figura 1.1) representa la especie más austral de la familia Phalacrocoracidae y pertenece al grupo de los “Cormoranes de Ojos Azules”, el cual tiene una distribución circumpolar en el hemisferio sur. La determinación de la distribución y el tamaño poblacional de esta especie presenta dificultades debido a incertidumbres y debates taxonómicos (Kennedy & Spencer, 2014; Schrimpf et al., 2018). Según Orta et al. (2017) el Cormorán Antártico se distribuye en la Península Antártica (PA) e ISS, en tanto que las poblaciones de cormoranes de las IOS e islas Georgias y Sandwich del Sur pertenecerían al Cormorán de Georgias (*Phalacrocorax georgianus*). Debido a la ubicación intermedia de las IOS, la población de estas islas generalmente es agrupada con el Cormorán Antártico de la PA y las ISS para objetivos de manejo (Schrimpf et al., 2018). La población total estimada para el Cormorán Antártico es de 11366 parejas reproductivas ubicadas en 173 colonias (Schrimpf et al., 2018).



Figura 1.1: Cormorán Antártico en el nido.

A lo largo de su distribución el Cormorán Antártico forma colonias reproductivas que varían entre unos pocos individuos (3 en Rocas Bajas, ISS; Casaux, datos no publicados) hasta varios cientos (Isla Paulet, PA; Naveen et al., 2000). El período reproductivo se desarrolla durante el verano austral con el arribo de los adultos durante el mes de septiembre y se extiende hasta mediados-fines de febrero (Casaux, 1998). El periodo de puesta de huevos inicia a fines de octubre-principios de noviembre y su duración varía según el año, con una extensión de hasta 65 días (Casaux, 1998). El tamaño modal de la puesta es de 2 huevos con un rango de 1-4 huevos, y con un tiempo promedio de incubación de 30 días (Casaux, 1998). Los pichones nacen desprovistos de plumas y ciegos (altriciales) (Figura 1.2). Durante el crecimiento de los pichones, ambos miembros de la pareja reproductiva se encargan del cuidado y de la alimentación de los pichones, los cuales a los 65 días comienzan a dejar la colonia y a intentar alimentarse por sí solos (Casaux, 1998) (Figura 1.3).



Figura 1.2: Pichón de Cormorán Antártico en el nido.

A diferencia del resto de las aves marinas antárticas, que se alimentan principalmente de krill y/o de peces pelágicos, el Cormorán Antártico se alimenta casi exclusivamente de peces bentónico-demersales a no más de 6 kilómetros de distancia de las colonias (Casaux, 1998) y presenta una marcada fidelidad al sitio de nidificación, lo cual hace que sea una especie particularmente sensible a la disponibilidad de alimento en proximidades de los sitios reproductivos.



Figura 1.3: Adulto y pichones de Cormorán Antártico en muda.

JUSTIFICACION Y RELEVANCIA DEL TRABAJO

La actividad pesquera desarrollada en Antártida desde finales de la década de los 70 afectó seriamente los stocks de peces de las áreas explotadas, entre ellos los stocks de *Notothenia rossii* y *Gobionotothen gibberifrons* (Barrera-Oro & Marschoff, 1990; Barrera-Oro et al., 2000), dos presas de particular importancia en la dieta del Cormorán Antártico (Casaux & Barrera-Oro, 2006). La sobreexplotación fue tan intensa, que luego de más de 30 años de cerradas las pesquerías la recuperación de las poblaciones de peces en las áreas explotadas de las ISS es sólo incipiente (Barrera-Oro et al., 2000). A partir de la década de los 80 se comenzó a observar que el tamaño de las colonias de cormoranes de las ISS disminuía de un modo constante (Casaux & Barrera-Oro, 2006), hecho que no ocurría en la PA, un área que no fue

afectada por la pesca comercial. A su vez, Casaux & Baroni (2002) observaron que en la PA el esfuerzo de forrajeo de los cormoranes era menor y que el éxito reproductivo era mayor que el registrado en cormoranes que reproducen en las ISS. En función de ello, y de la composición de la dieta en ambas localidades (Casaux et al., 2002) estos autores postulan que es probable que tales esfuerzos de forrajeo incidan negativamente en la supervivencia de los adultos durante la etapa post-reproductiva, lo que también contribuiría a explicar la tendencia poblacional decreciente observada en los cormoranes de las ISS desde hace más de 20 años. En este contexto, la hipótesis que se plantea en este proyecto se basa en que la variación en la oferta de alimento afecta la condición física del Cormorán Antártico. En consecuencia, los individuos que se reproducen en colonias de las ISS, donde la actividad pesquera ha sido intensa, mostrarán una condición física más pobre que aquellos individuos cuyas colonias se encuentran en áreas no afectadas por la pesca comercial.

El Cormorán Antártico no solo juega un rol ecológico importante como especie indicadora del stock de peces litorales (CCRVMA 2003), sino que además es una especie emblema en la designación de Áreas Importante de Aves (IBAs) en la PA e islas adyacentes (Harris et al., 2011). A su vez esta especie forma parte del “Programa de Monitoreo del Ecosistema” definido por la CCRVMA que tiene como objetivo el monitoreo de los predadores y sus presas con el fin de detectar cambios en el ambiente. Para el monitoreo de los predadores este programa recomienda la evaluación del tamaño de la población reproductiva, el éxito reproductivo y otros parámetros poblacionales. Sin embargo, como se mencionó anteriormente varios parámetros fisiológicos (i.e. estrés fisiológico, parámetros inmunológicos, indicadores de daño genotóxico) aportan información sobre efectos subletales que pueden indicar efectos negativos en las poblaciones mucho antes de que se detecten efectos en la reproducción (Barbosa et al., 2013).

Los parámetros fisiológicos como indicadores de la condición física aún no se han utilizado en esta especie, por lo que su obtención y medición en colonias con disponibilidad de alimento contrastante permitirá determinar si los valores fisiológicos reflejan la variación de la oferta trófica en el Cormorán Antártico, así como evaluar los efectos

residuales de las pesquerías sobre sus poblaciones. De esta manera se espera brindar información de utilidad para la administración ecológicamente sustentable de los recursos pesqueros en Antártida y para establecer pautas de conservación de esta especie.

AREA DE ESTUDIO

La Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos (CCRVMA) adopta la clasificación de la Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura (FAO) respecto de la zonificación de los océanos (FAO, 2004) y divide al área de la Convención en tres áreas estadísticas principales (Figura 1.4), incluida la denominada Área 48, la cual se ubica en el Océano Atlántico y se divide en las subáreas de la PA e ISS (Subárea 48.1), de las IOS (Subárea 48.2), de las IGS (Subárea 48.3), de las Islas Sándwich del Sur (Subárea 48.4), del Mar de Weddell (Subárea 48.5), y de Bouvet (Subárea 48.6).

Este trabajo se llevó a cabo dentro del Subárea 48.1, más específicamente en la región Noroeste de la Península Antártica (NOPA) delimitada entre el sur del Arco de Scotia y el paralelo 66°S. El NOPA alberga archipiélagos, islas, islotes, y sectores peninsulares, entre los que se destacan principalmente el archipiélago de las Islas Shetland del Sur (ISS) y la Península Antártica (PA), separados por el Mar de la Flota (Figura 1.5). Esta región se encuentra bajo una intensa actividad antrópica ya que cuenta con la presencia de abundantes estaciones científicas, a la vez que, desde hace una década, es la región donde más kril se extrae en actividades pesqueras, y también la que contiene a los sitios más visitados por todo el turismo antártico (Capurro, 2019).

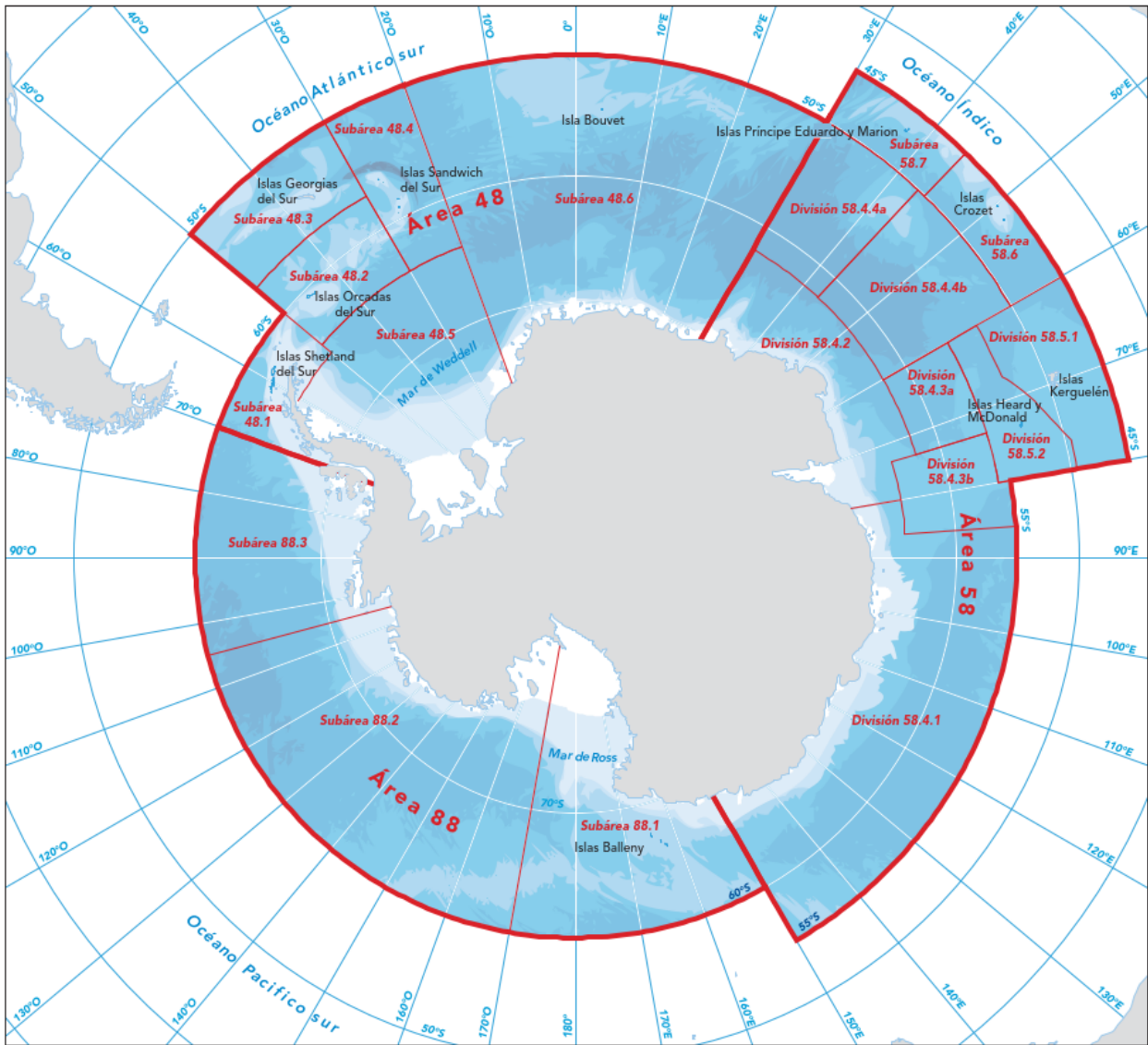


Figura 1.4: Áreas y subáreas de la FAO, delimitadas en rojo, correspondientes al área de aplicación de la CCRVMA. La imagen fue tomada del sitio web de la CCRVMA.

Este trabajo incluyó dos localidades de muestreo dentro del NOPA con distinta presión histórica de explotación comercial. Una zona con impacto de las pesquerías ubicada en Punta Armonía, Isla Nelson, ISS, y una no impactada en la Costa Danco, PA. (Figura 1.5).

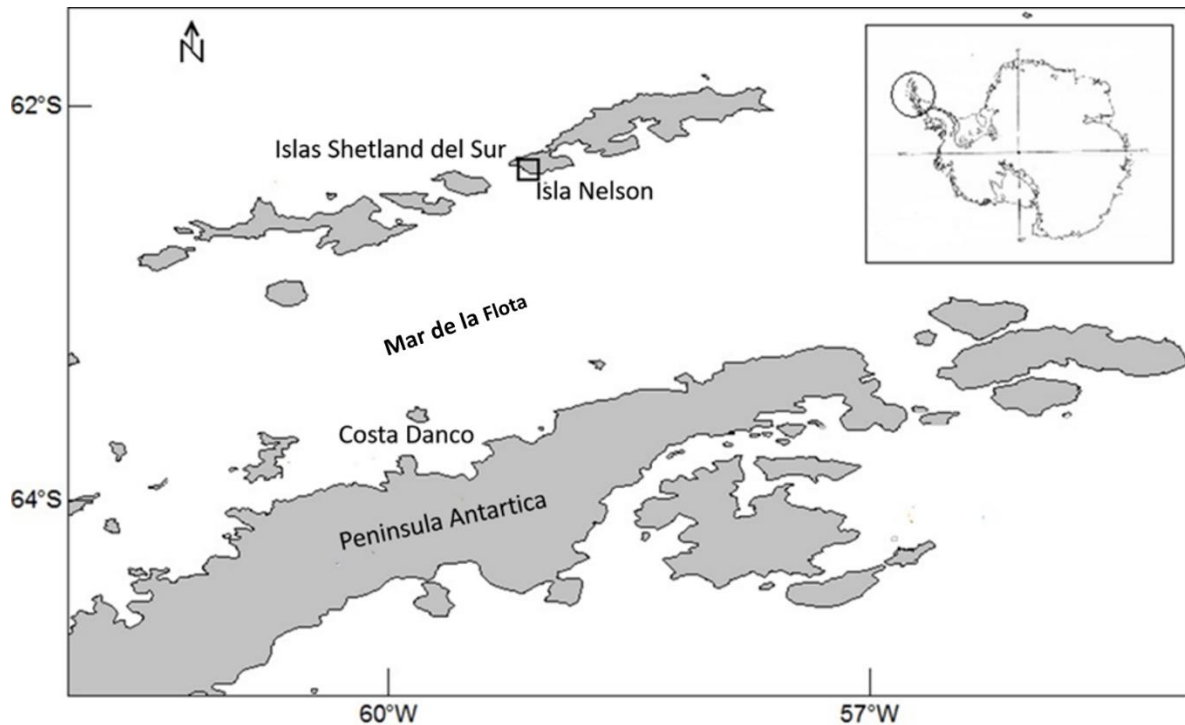


Figura 1.5: Mapa mostrando la ubicación de la Isla Nelson, ISS y de la Costa Danco, PA.

Punta Armonía, Isla Nelson, Islas Shetland del Sur

Las ISS se encuentran ubicadas en el Sector Atlántico de la Antártida y están separadas de la PA por el Mar de la Flota y del continente americano por el Pasaje de Drake. Las islas principales de este archipiélago, en términos de tamaño y/o desarrollo de actividades humanas, son las islas 25 de Mayo, Livingstone, Elefante y Decepción (Capurro, 2019).

La colonia de las ISS estudiada en este trabajo se encuentra en Punta Armonía ($62^{\circ}17'24''$ S, $59^{\circ}13'50''$ O), la cual está ubicada sobre la costa noroeste de la Isla Nelson, entre la Isla 25 de mayo al noreste y la Isla Robert al sudoeste. Punta Armonía es una Zona Antártica Especialmente Protegida (ZAEP N° 133) que se caracteriza desde el punto de vista geomorfológico por tres áreas bien definidas: meseta andesítica, afloramientos costeros y de

plataforma, y paleoplayas. Esta área alberga colonias reproductivas de 12 especies de aves marinas, entre las que se destacan una de las colonias más grandes de pingüino de Barbijo (*P. antarctica*) de la Antártida y una importante colonia de petrel Gigante (*Macronectes giganteus*) entre otras aves como el Petrel Dameró (*Daption capense*) y la Paloma Antártica (*Chionis alba*) (Plan de Manejo ZAEP 133). También habitualmente se encuentran en la zona individuos de Foca de Weddell (*Leptonychotes weddelli*), de Elefante Marino del Sur (*Mirounga leonina*) y de Lobo Fino Antártico (*Arctocephalus gazella*).

La colonia de Cormorán Antártico está distribuida en tres peñones costeros de aproximadamente 30 metros de altura ubicados frente al Pasaje de Drake. En algunos sectores de la colonia se pueden observar pingüinos de Barbijo nidificando entre los cormoranes.

Costa Danco, Península Antártica

La PA es dominada principalmente por la corriente circumpolar antártica y por la confluencia de los mares de Scotia y Weddell (Riffenburgh, 2006), y alberga una amplia biodiversidad que incluye desde numerosas especies de plancton y bentos que sirven de base a múltiples organismos tales como peces, aves y mamíferos marinos (Knox, 2006). El sector Oeste de la PA ha sido dividido en regiones Norte y Sur. En el extremo Norte de la PA, se destaca por su tamaño la Isla Joinville, y hacia el sur el archipiélago de Palmer que, hacia la PA, encierra al Estrecho de Gerlache. Frente al Estrecho de Gerlache, entre el Cabo Herschel (64°04'S, 61°2'O) y el Cabo Renard (65°01'S, 63°47'O) se ubica la Costa Danco.

Este trabajo incluyó la evaluación de tres colonias ubicadas a lo largo de la Costa Danco (Figura 1.6), una de ellas costera y las restantes insulares. La colonia costera fue Punta Py (64°13'S, 61°00'O) y las insulares Cabo Herschel (64°05'S, 61°02'O) e Isla Midas (64°10'S, 61°05'O), la cual forma parte de la Zona Antártica Especialmente Protegida N°134 (Figura 1.7)

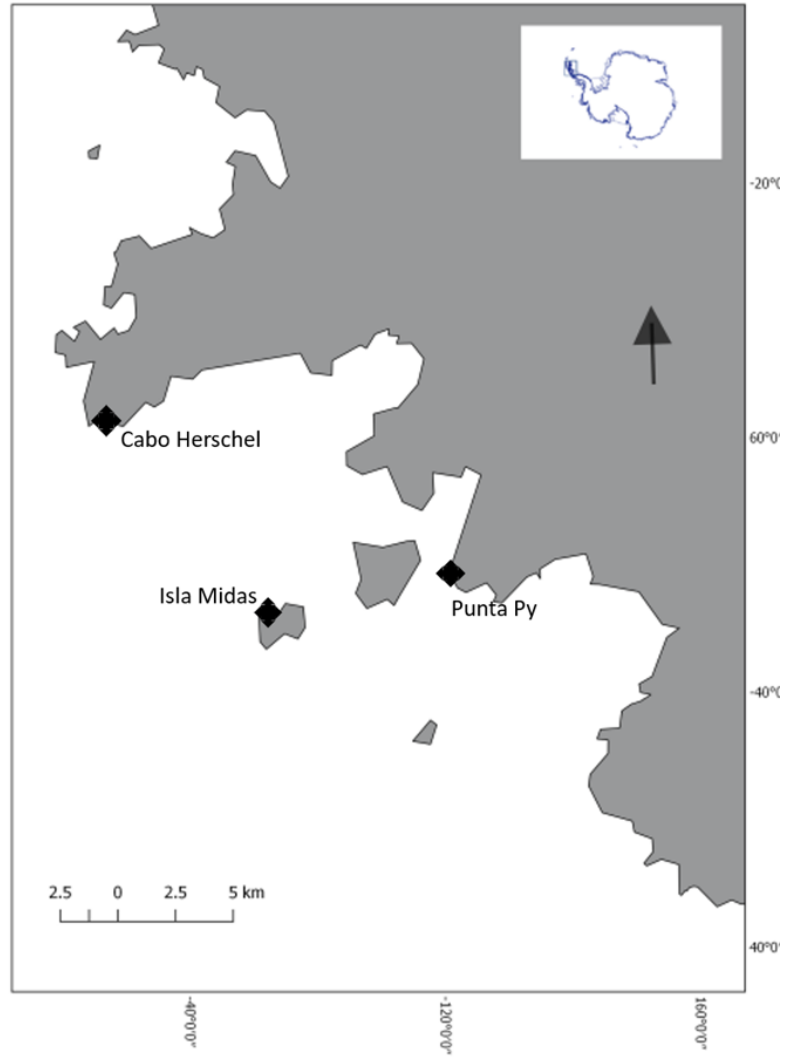


Figura 1.6: Áreas de estudio al norte de Costa Danco, PA



Figura 1.7: Colonia de Cormorán Antártico en Isla Midas, Costa Danco, PA.

OBJETIVOS

OBJETIVO GENERAL

El objetivo general de esta tesis es evaluar la condición física del Cormorán Antártico en relación con la variación de la oferta alimentaria causada por la pesca comercial.

Objetivos particulares

- 1) Analizar la composición de la dieta en ambas colonias.
- 2) Obtener indicadores fisiológicos a partir de parámetros sanguíneos (hematología general, bioquímica del plasma, función inmune y estrés fisiológico) en individuos adultos de colonias ubicadas en áreas afectadas y no afectadas por la actividad pesquera.
- 3) Obtener parámetros reproductivos en ambas colonias y relacionarlos con los indicadores fisiológicos.

ORGANIZACIÓN Y ESTRUCTURA DE LA TESIS

La presente tesis fue estructurada en cinco capítulos:

En el presente capítulo (capítulo I) se desarrolla el marco teórico general que enmarca los fundamentos en los cuales se basa la propuesta de estudio, la información de la especie y área de estudio, la relevancia del trabajo, el objetivo principal y los objetivos específicos propuestos.

En el capítulo II se presenta información detallada de la composición de la dieta de adultos reproductores de Cormorán Antártico y se analiza su variación durante el ciclo reproductivo y con la zona de reproducción.

En el capítulo III se presentan los valores de referencia de parámetros sanguíneos (bioquímicos e inmunológicos) para ejemplares de ambos sexos del Cormorán Antártico y para cada zona reproductiva y se analizan sus variaciones en función de la explotación comercial de cada zona.

En el capítulo IV se analiza el efecto de la reproducción sobre la condición física de los cormoranes. Con este fin se describen parámetros reproductivos en cada área, los cuales luego se relacionan con los indicadores fisiológicos.

En el capítulo V se realiza una discusión general que integra las conclusiones de los capítulos previos.

CAPITULO II

Composición de la dieta del Cormorán Antártico en colonias con distinta historia de explotación comercial

INTRODUCCIÓN

La actividad pesquera captura en los océanos 79,3 millones de toneladas de recursos marinos por año (FAO, 2018). En 1974 un 10% de las poblaciones de peces se encontraban sobreexplotadas, en tanto que en el 2015 este porcentaje fue del 31%. Ese incremento se debe principalmente a la intensidad de la actividad pesquera desarrollada durante las décadas de los 70 y 80 (FAO, 2018). De esta manera, las pesquerías comerciales han conducido a la degradación del hábitat natural, reducido la riqueza y disminuido la abundancia de especies alterando la estructura de los ensambles marinos (Church et al., 2018). En concordancia con lo ocurrido a nivel mundial, la pesquería de peces en Antártida comenzó a finales de la década del 60 en los alrededores de las Islas Georgias del Sur, y se extendió en 1977 a las islas Shetland del Sur (ISS) y Orcadas del Sur (IOS) (Kock, 1992). Estas pesquerías tuvieron al Bacalao Antártico (*Notothenia rossii*), al Draco Rayado (*Champscephalus gunnari*) y el Bacalao Jorobado (*Gobionotothen gibberifrons*) entre sus principales especies objetivo (Kock, 1992). Debido a la intensa explotación varios stocks de peces se redujeron a menos del 20% de su tamaño original (Ainley & Blight, 2008), entre ellos *N. rossii* cuyo stock en las ISS disminuyó al 5% de su tamaño original (Kock, 1992). Debido a la abrupta caída en el rendimiento, las pesquerías sobre estas especies han sido prohibidas por la CCRVMA en las aguas de las ISS desde 1990 (Kock, 1992). El 45% de la diversidad y el 90% de la biomasa de los peces antárticos pertenecen a la familia Nototheniidae (Eastman, 2005), la que se caracteriza porque las especies que la componen son mayoritariamente demersales, de lento crecimiento y baja fecundidad. Dadas estas características de lenta recuperación, son especies particularmente sensibles a la sobreexplotación. De esta manera, a luego de más de 20 años cerradas las

pesquerías en las ISS, varios estudios indican que los efectos de la remoción de cantidades significativas de peces aún perduran en los ecosistemas marinos antárticos (Marschoff et al., 2012; Barrera-Oro et al., 2017).

Las aves marinas se encuentran generalmente en lo alto de las tramas tróficas y el monitoreo de su dieta puede ayudar a obtener información sobre cambios en la distribución y abundancia de sus presas (Montevecchi & Myers, 1996; Moreno et al., 2016). En este sentido, numerosos estudios sobre la ecología trófica de las aves marinas han puesto en evidencia el cambio en la dieta de estas aves en correspondencia con modificaciones en el ambiente provocadas por la explotación comercial (Church et al., 2018; Calado et al., 2020). Por ejemplo, los Gaviotines Apizarrados (*Onychoprion fuscatus*) de la Isla Ascensión cambiaron drásticamente su dieta de peces teleósteos a calamares y otros invertebrados cuando las pesquerías disminuyeron la disponibilidad de peces (Reynolds et al., 2019).

Los cormoranes son predadores tope de los ecosistemas acuáticos y se consideran aves generalistas y oportunistas por alimentarse de un amplio rango de especies de peces de acuerdo a su disponibilidad (Duffy, 1995; Ibarra et al., 2018). Debido a que son aves buceadoras presentan la capacidad de explotar la columna de agua y de cambiar fácilmente de presa para amortiguar cambios en las abundancias de sus principales ítems alimentarios (Daunt et al., 2008), por lo cual son considerados buenos indicadores de la abundancia de las presas en los sitios donde forrajean (Dias et al., 2012; Magath et al., 2016). A pesar de su alimentación generalista, en época reproductiva los cormoranes son altamente sensibles a las variaciones en la disponibilidad de y/o accesibilidad a sus presas en inmediaciones de las colonias. Esto se debe a que durante este período sus áreas de forrajeo son limitadas ya que luego de cada salida de alimentación deben retornar al nido a incubar y alimentar a las crías. Por ejemplo, Harris et al. (2014) observaron que el Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en Punta León, Chubut, realiza viajes de alimentación a una distancia máxima desde la colonia de 27,7 kilómetros, en tanto que el Cormorán Guanay (*Phalacrocorax bougainvillii*) en Punta San Juan, Perú, realizó vuelos de forrajeo de entre 1 y 3 kilómetros (Zavalaga & Paredes, 1999).

Casaux (1998) reportó que en Punta Armonía, ISS, el Cormorán Antártico realiza salidas de alimentación de seis kilómetros en promedio y que la dieta de los ejemplares concuerda con la disponibilidad de peces en inmediaciones de la colonia. En este sentido, *N. rossii* y *G. gibberifrons* se encuentran ausentes o poco representadas en la dieta de estos cormoranes, en coincidencia con la disminución de estas especies en muestreos de peces como consecuencia de la pesca comercial en el área (Barrera-Oro et al., 2000; Marschoff et al., 2012; Casaux & Barrera-Oro, 2016). Al analizar la composición de la dieta, el esfuerzo de forrajeo y la performance reproductiva de los cormoranes de Costa Danco, Península Antártica, siendo esta un área no afectada por la actividad pesquera y donde *G. gibberifrons* es abundante (Casaux et al., 2003), y referir dicha información a lo observado en Punta Armonía, Casaux (2013) sugiere que debido a una disminución en la disponibilidad de presas, los cormoranes de las ISS despliegan un mayor esfuerzo de forrajeo para alimentar a sus pichones, lo que resulta en una baja performance reproductiva, afectando esto la tendencia de esta población.

La última información publicada sobre la composición de la dieta del Cormorán Antártico en Punta Armonía es del 2010 (Casaux & Barrera-Oro, 2016), y reporta que los stocks de peces potencialmente presa de los cormoranes afectados por la pesca comercial parecen estar recuperándose en algunos sectores de las ISS (Marschoff et al., 2012; Barrera-Oro et al., 2017). Por ello, resulta importante evaluar la composición de la dieta actual de esta especie en estas islas y en áreas alejadas de las pesquerías históricas, tal como la Costa Danco, con el fin de avanzar en la comprensión de los factores que pueden afectar las dinámicas poblacionales de esta especie y generar información que contribuya a su conservación y a la administración sustentable de los recursos vivos marinos antárticos.

OBJETIVOS

El objetivo de este capítulo es determinar la composición de la dieta del Cormorán Antártico y su variación en función de la actividad pesquera comercial en Antártida. Para este fin nos propusimos estudiar la composición de la dieta, y su variación a lo largo del ciclo reproductivo, en zonas con y sin influencia de actividad pesquera. Además, nos planteamos comparar nuestra información con datos históricos obtenidos en las mismas áreas con el fin de avanzar en la comprensión de las dinámicas poblacionales de esta especie y de los efectos residuales de las pesquerías sobre las comunidades marinas antárticas.

En este contexto, la hipótesis que se plantea es que la composición de la dieta entre áreas (ISS y PA) será diferente, en especial en función del aporte de las especies presa que se encontraron históricamente bajo presión pesquera. De esta hipótesis se predice que el aporte de *G. gibberifrons* a la dieta será mayor en los cormoranes de PA (Costa Danco), zona alejada de las pesquerías históricas, que en los cormoranes de las ISS (Punta Armonía).

METODOLOGÍA

Los cormoranes ingieren a sus presas enteras y, para eliminar las piezas indigeribles (e.g. huesos y otolitos), producen un regurgitado mucoso también conocido como pellet (Duffy & Laurenson, 1983). La morfología y la forma de los otolitos son especie-específicos (Härkönen, 1986) y, por lo tanto, resultan útiles para identificar especies presa. A partir de los otolitos, y mediante ecuaciones de regresión, también es posible estimar el tamaño del pez basándose en el tamaño del otolito (Härkönen, 1986). Este método ha sido criticado por subestimar el número y el tamaño de los peces debido a la erosión total o parcial de los otolitos por los ácidos del estómago o a la eliminación diferencial a través del tracto digestivo (Barret et al., 2007). Sin embargo, estos errores pueden ser minimizados utilizando las técnicas adecuadas (Casaux, 2003) y se ha demostrado que es un método eficaz y ampliamente usado para determinar la composición de la dieta en cormoranes, así como su variación temporal y espacial (Malacalza

et al., 1994; Casaux & Ramon, 2002; Johnson et al., 2010) . A su vez, el uso de pellets involucra relativamente poco esfuerzo de recolección y bajo disturbio a las aves.

RECOLECCIÓN DE DATOS

La recolección de muestras para los estudios de dieta se efectuó en la colonia ubicada en Punta Armonía en la Isla Nelson,ISS y en tres colonias ubicadas a lo largo de la Costa Danco, PA.

Punta Armonía, Isla Nelson, ISS

Entre el 13 de noviembre de 2014 y el 26 de enero de 2015 en Punta Armonía se recolectó un total de 64 pellets. Si bien durante este periodo la colonia fue visitada regularmente cada dos días, la frecuencia de recolección fue baja debido al consumo de pellets por parte de la Paloma Antártica (*Chionis alba*).

Costa Danco, PA

La recolección de pellets en las colonias de Costa Danco se realizó durante las temporadas reproductivas 2015-16 (en adelante 2016) y 2017-18 (2018). Debido a dificultades logísticas, en 2016 la toma de muestras se circunscribió al 18 y 23 de enero y se recolectaron 10 pellets en la colonia de Punta Py (PP) y 8 en la de Isla Midas (IM). En la temporada 2018 los muestreos se desarrollaron entre el 13 de enero y el 26 de febrero y se recolectaron 23 pellets en PP, 22 en IM y 21 en Cabo Herschel (CH). Tal como ocurrió en las ISS, el número de muestras recolectadas estuvo influenciado por la actividad de la Paloma Antártica.

En ambas áreas de estudio los pellets se colectaron en inmediaciones de nidos activos, lo que permite presuponer que provenían de individuos reproductores o de sus pichones (Figura 2.1). Solo se recolectaron pellets recientes y enteros, los que fueron guardados individualmente en bolsas plásticas consignándose lugar y fecha de recolección. Las muestras fueron procesadas de acuerdo a la técnica descrita por Casaux (1998). En el laboratorio los pellets fueron secados

a temperatura constante (60°C) y los restos de las presas fueron separados con la ayuda de una lupa binocular. Los otolitos provenientes de los peces representados en las muestras fueron asignados a especie con la ayuda de descripciones en ilustraciones en Hecht (1987), Williams & Mc Eldowney (1990) y por comparación con material de referencia del Instituto Antártico Argentino (IAA). Para estimar el número de peces representados en las muestras los otolitos pertenecientes a cada especie presa fueron separados en derechos e izquierdos, siendo el número de otolitos de cada lado considerado como el número de peces de cada especie. En el caso de que el número de otolitos de ambos lados fue diferente se consideró el lado de mayor valor. Los otolitos rotos, los que presentaron un alto grado de erosión y los no reconocidos fueron tratados en conjunto como “no identificados”. Los otolitos clasificados fueron medidos en su largo total con calibre digital (precisión 0,01 mm.) y seguidamente se estimó el largo total y peso de los ejemplares utilizando las ecuaciones de Hecht (1987), Williams & Mc Eldowney (1990) y Casaux (1998). En las muestras también se encontraron restos de poliquetos (mandíbulas), crustáceos (restos de exoesqueleto), gasterópodos (valvas), bivalvos (valvas) y octópodos (picos). Para la estimación del número de individuos de estas presas en los pellets se procedió de la siguiente manera: poliquetos, se dividió por dos el número de mandíbulas observadas; crustáceos, se contó el número de telsons o de otra parte representativa del exoesqueleto; bivalvos, se dividió por dos el número de valvas; gasterópodos, se contó el número de valvas; cefalópodos, se separaron los picos superiores de los inferiores siendo el valor mayor considerado como el número de ejemplares representados en la muestra.



Figura 2.1: Pellets recientes y enteros de Cormorán Antártico en el nido.

Para describir la contribución de cada especie presa a la dieta del Cormorán Antártico se utilizaron tres indicadores: A) Frecuencia de ocurrencia (F) para cada especie, calculada como el número de pellets que contenían a determinada especie presa en relación al número total de pellets recolectados; B) Importancia numérica relativa (N), calculada como el número de ejemplares de cada especie presa en relación al número total de individuos de todas las especies presa; y C) Importancia en masa (M), calculada como la masa total de cada especie presa, en relación a la masa total de todas las especies presa. Los otolitos no identificados fueron utilizados sólo para estimar la F y el N de los peces representados en la dieta.

ANÁLISIS DE DATOS

Para analizar la variación en la composición de la dieta en cada colonia a lo largo del ciclo reproductivo las muestras fueron agrupadas por mes. Para estudiar las diferencias en la composición de la dieta entre meses y entre colonias se realizó un Análisis de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS), empleando una matriz de disimilitud de Bray-Curtis (Bray & Curtis, 1957; Clarke et al., 2006). Luego con el propósito de evaluar la significancia de los factores mes y colonia se realizó una prueba de Análisis de Similitud (ANOSIM; Clarke, 1993) de una vía. Para cada prueba se calculó de forma independiente el estadístico Global R

(Clarke & Warwick, 2001). Se consideraron ensambles independientes a aquellos grupos comparativos con valores de R entre 0,75 y 1 (Schiller, 2003) en tanto que un R menor a 0,25 indico mínimas diferencias entre los grupos que se están comparando (Schiller, 2003). Para evaluar que especie presa contribuye más a las diferencias entre grupos se realizó un análisis de porcentaje de similitud (SIMPER, Clarke, 1993; Clarke & Warwick, 2001). Todos los análisis fueron hechos en el programa R estudio (R Core Team, 2017) y nMDS y ANOSIM fueron conducidos en el paquete “Vegan” (Oksanen et al., 2007). Como se indicó previamente, en Costa Danco, PA, se desarrollaron dos temporadas de muestreo en tres colonias. Si bien se realizó la comparación en la composición de la dieta entre temporadas, para el análisis de variación estacional solo se consideraron las muestras obtenidas en 2018. Además, las muestras de las tres colonias fueron agrupadas para el análisis de variación estacional dado que no se observaron diferencias significativas en la composición de la dieta entre las mismas.

Para evaluar las diferencias en la longitud de los peces entre periodos y/o colonias se utilizó la prueba de Kruskal-Wallis, y para el caso de los meses con más de dos niveles a continuación se realizó una comparación post hoc.

RESULTADOS

COMPOSICIÓN DE LA DIETA EN PUNTA ARMONÍA, ISS

Los peces fueron la presa más frecuente y numerosa en la dieta de los cormoranes que reproducen en Punta Armonía, seguidos en importancia por poliquetos y gasterópodos. También estuvieron representados en las muestras bivalvos, crustáceos, y pulpos (Tabla 2.1).

Tabla 2.1: Composición de la dieta del Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS, en la temporada reproductiva 2016. F% (Frecuencia de Ocurrencia) y M%(Masa)

	F%	N%
Peces	100,00	90,62
Bivalvos	1,56	0,74
Gasterópodos	10,93	2,08
Crustáceos	1,56	0,14
Poliquetos	23,43	5,80
Octópodos	6,25	0,59

Se identificaron un total de 539 peces, de los cuales 453 pertenecieron a las familias Myctophidae, Nototheniidae y Harpagiferidae (Tabla 2.2). La familia Nototheniidae fue la más frecuente (100%) y la de mayor aporte en masa (85,53%), mientras que la familia Harpagiferidae fue la que presentó una mayor contribución numérica (70,70%). *Notothenia coriiceps* fue la especie más frecuente (100%) y también la que más contribuyó en términos de biomasa (79,16%), en tanto que *Harpagifer antarcticus* prevaleció en número (70,70%).

La talla de los peces consumidos en Punta Armonía fluctuó entre 4,67 (*Electrona antarctica*) y 28,57 (*N. coriiceps*) centímetros, siendo la talla media de 9,31 centímetros (Tabla 2.3).

Tabla 2.2: Peces representados en los pellets del Cormorán Antártico recolectados en Punta Armonía, ISS, en la temporada reproductiva de 2016. F% (Frecuencia de ocurrencia), N% (Número) y M% (Masa).

	F%	N%	M%
Myctophidae			
<i>Electrona antarctica</i>	3,57	0,37	0,02
<i>Electrona carlsbergii</i>	1,78	0,37	0,08
Nototheniidae			
<i>Gobionotothen gibberifrons</i>	5,35	0,55	0,17
<i>Notothenia coriiceps</i>	100,00	26,88	79,16
<i>Nototheniops nudifrons</i>	1,78	0,18	0,05
<i>Notothenia rossii</i>	5,35	0,55	5,95
<i>Trematomus newnesi</i>	3,57	0,37	0,20
Harpagiferidae			
<i>Harpagifer antarcticus</i>	60,70	70,70	14,36

Tabla 2.3: Largo total (media en cm.), desvío estándar (DS) y rango de los peces presentes en la dieta de adultos de Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS, en la temporada reproductiva 2016.

	Media	DS	Rango
Myctophidae			
<i>Electrona antarctica</i>	5,24	0,81	4,67-5,80
<i>Electrona carlsbergii</i>	7,28	0,57	6,88-7,68
Nototheniidae			
<i>Gobionotothen gibberifrons</i>	8,83	4,87	5,91-14,45
<i>Notothenia coriiceps</i>	15,54	5,55	3,33-28,57
<i>Nototheniops nudifrons</i>	8,75	-	-
<i>Notothenia rossii</i>	27,53	2,93	25,41- 30,86
<i>Trematomus newnesi</i>	9,13	0,79	8,56 -9,69
Harpagiferidae			
<i>Harpagifer antarcticus</i>	6,84	1,93	4,84-9,48

En relación a la variación estacional de la dieta, los peces fueron la presa principal del Cormorán Antártico a lo largo de todo el período reproductivo tanto en F como en N, y su contribución en número tendió a incrementarse con el transcurso de la temporada. Los poliquetos y octópodos les siguieron en importancia a los peces, y sus contribuciones a la dieta tendieron a disminuir con el avance del ciclo reproductivo (Tabla 2.4).

Tabla 2.4: Variación en la composición de la dieta del Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS, durante la temporada reproductiva 2016. F% (Frecuencia de ocurrencia) y N% (Número).

	NOV		DIC		ENE	
	F%	N%	F%	N%	F%	N%
Peces	100	70,14	100	89,13	100	93,99
Bivalvos	0,00	0,00	0,00	0,00	6,25	0,01
Gasterópodos	0,00	0,00	4,34	2,17	15,62	0,02
Crustáceos	0,00	0,00	4,34	0,72	0,00	0,00
Poliquetos	37,53	28,35	26,08	6,52	18,75	0,02
Octópodos	12,52	1,49	8,69	1,44	3,13	0,00

Notothenia coriiceps, seguida de *H. antarcticus*, fue el pez que más contribuyó en número y masa a la dieta del Cormorán Antártico a lo largo de las diferentes etapas del ciclo reproductivo (Tabla 2.5). Si bien el aporte en masa (ANOSIM R= 0,001; p= 0,37; Figura 2.2) o en número (ANOSIM R=0,003; p= 0,39; Figura 2.3) de las diferentes especies a la dieta no varió significativamente a lo largo del período reproductivo, el consumo de *N. coriiceps* y de *H. antarcticus* tendió a disminuir y a aumentar respectivamente con el avance de la estación (Tabla 2.5).

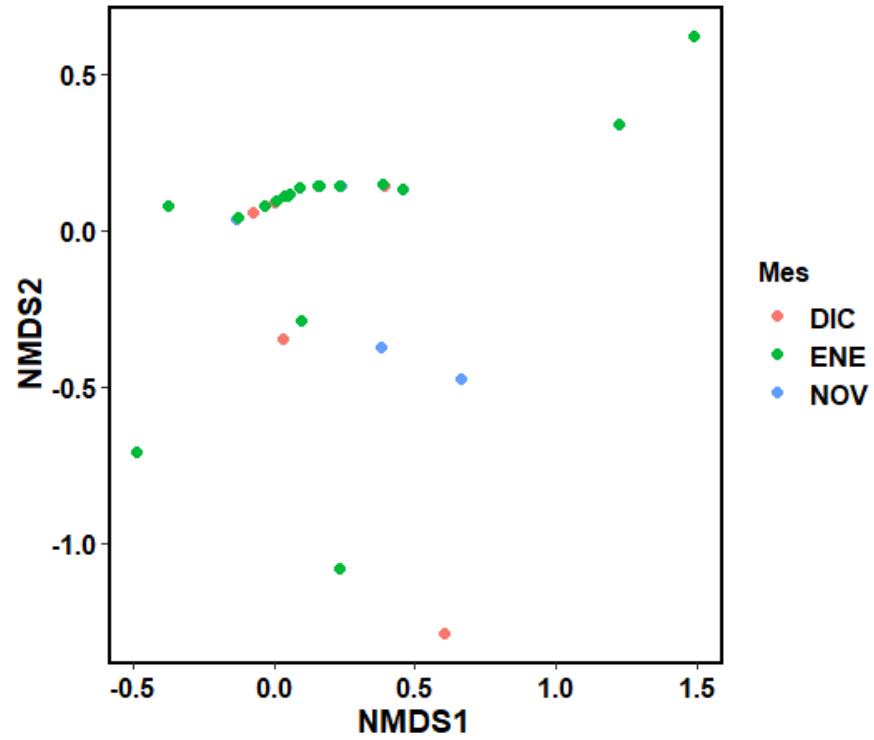


Figura 2.2: Ordenamiento no paramétrico multidimensional (nMDS) de las especies de peces presa en función del aporte en masa en la dieta del Cormorán Antártico en la colonia de Punta Armonía, ISS, durante la temporada reproductiva de 2016. Stress: 0,06.

Tabla 2.5: Variación en la contribución a la dieta del Cormorán Antártico de las distintas especies de peces representadas en pellets recolectados en Punta Armonía, ISS, durante la temporada reproductiva 2016. F% (Frecuencia de ocurrencia), N% (Número) y M% (Masa).

Especies	NOV			DIC			ENE		
	F%	N%	M%	F%	N%	M%	F%	N%	M%
Myctophidae									
<i>Electrona antarctica</i>	25,00	5,60	0,50	-	-	-	-	-	-
<i>Electrona carlsbergii</i>	-	-	-	4,16	0,83	0,23	-	-	-
Nototheniidae									
<i>Gobionotothen gibberifrons</i>	-	-	-	8,33	1,21	0,16	3,33	0,46	0,01
<i>Notothenia coriiceps</i>	100	70,64	94,85	95,83	68,75	87,65	96,66	48,19	77,74
<i>Nototheniops nudifrons</i>	-	-	-	-	-	-	3,33	1,61	1,94
<i>Notothenia rossii</i>	-	-	-	4,16	0,98	2,45	6,66	0,50	2,52
<i>Trematomus newnesi</i>	-	-	-	-	-	-	6,66	1,48	1,30
Harpagiferidae									
<i>Harpagifer antarcticus</i>	50,00	17,94	4,65	41,66	19,98	9,51	66,60	35,85	16,48

Al considerar a todas las especies en su conjunto la distribución de tallas de los peces consumidos difirió entre meses ($p=5,29^{-11}$), siendo los peces consumidos en diciembre significativamente más grandes que los consumidos en noviembre ($p=0,01$) y en enero ($p=1,3^{-11}$) (Tabla 2.6). En relación con las especies más consumidas, la talla de los ejemplares de *H. antarcticus* no varió a lo largo del período reproductivo ($p=0,05$), en tanto que las tallas de *N. coriiceps* sí variaron entre meses ($p=0,03$), siendo los individuos ingeridos en enero significativamente más grandes que los de noviembre ($p=0,03$) (Tabla 2.6).

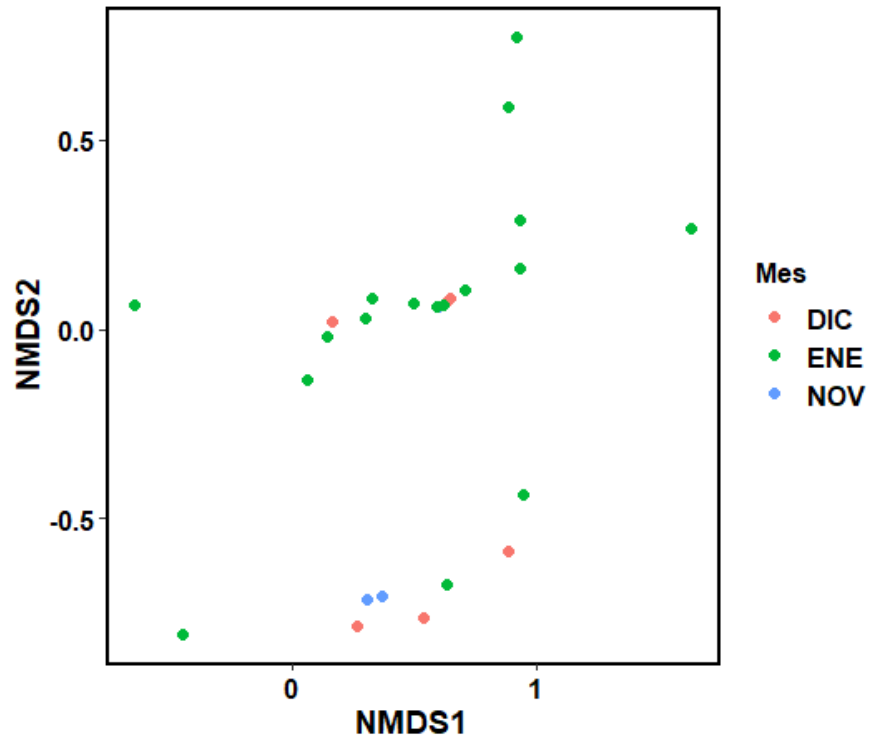


Figura 2.3: Ordenamiento no paramétrico multidimensional (nMDS) de las especies de peces presa en función del aporte en número a la dieta del Cormorán Antártico en la colonia de Punta armonía, ISS, durante la temporada reproductiva de 2016. Stress: 0,06.

Tabla 2.6.: Largo total promedio (en cm.) y desvío estándar (DS) de los ejemplares de las especies de peces ingeridos por el Cormorán Antártico de Punta armonía, ISS, durante la temporada reproductiva 2016

	NOV			DIC			ENE		
	Media	DS	Rango	Media	DS	Rango	Media	DS	Rango
Myctophidae									
<i>Electrona antarctica</i>	5,24	0,81	4,67-5,80	-	-	-	-	-	-
<i>Electrona carlsbergii</i>	-	-	-	7,28	0,57	6,88-7,68	-	-	-
Nototheniidae									
<i>Gobionotothen gibberifrons</i>	-	-	-	10,29	5,88	6,14-14,45	5,91	-	-
<i>Notothenia coriiceps</i>	12,93	5,92	3,22-7,32	15,57	5,51	4,80-26,30	16,46	5,34	6,72-8,57
<i>Nototheniops nudifrons</i>	-	-	-	-	-	-	8,75	-	-
<i>Notothenia rossii</i>	-	-	-	30,87	-	-	25,89	0,64	25,41-26,30
<i>Trematomus newnesi</i>	-	-	-	-	-	-	9,13	0,79	8,56-9,69
Harpagiferidae									
<i>Harpagifer antarcticus</i>	6,43	0,58	5,42-7,32	6,94	0,73	5,57-8,43	6,85	2,06	4,84-9,48

COMPOSICIÓN DE LA DIETA EN COSTA DANCO, PA

Los peces fueron la presa más frecuente y numerosa en las tres colonias consideradas en la Costa Danco, PA, y durante las dos temporadas de estudio. Les siguieron en importancia los

poliquetos durante ambas temporadas, seguidos de gasterópodos en 2016 y pulpos en 2018 (Tabla 2.7).

Tabla 2.7: Composición de la dieta del Cormorán Antártico en Costa Danco, PA, en las temporadas reproductivas 2016 y 2018. F% (Frecuencia de ocurrencia) y N% (Número).

	2016		2018	
	F%	N%	F%	N%
Peces	100,00	80,00	100	96,91
Bivalvos	16,66	1,90	-	-
Gasterópodos	33,33	9,52	7,69	1,02
Crustáceos	-	-	1,53	0,07
Poliquetos	50,00	8,57	16,92	1,17
Octópodos	-	-	9,23	0,73

En los pellets recolectados en Costa Danco se identificaron 67 y 1018 peces para las temporadas 2016 y 2018 respectivamente. Los peces pertenecieron a las familias Channichthyidae, Nototheniidae, Bathydraconidae y Harpagiferidae (Tabla 2.8), siendo Nototheniidae la familia más frecuente, la más numerosa y la de mayor aporte en masa en ambas temporadas (Tabla 2.8).

Si bien no se observaron diferencias estadísticas ($R=0,02$; $p=0,12$), el aporte en número a la dieta de los diferentes peces presa difirió ligeramente entre colonias en 2018 dado que *T. newnesi*, seguida de *N. coriiceps*, fue especie más numerosa en IM y PP, y que *N. coriiceps*, seguida de *T. newnesi*, lo fue en CH (Tabla 2.9). El aporte en masa de las diferentes especies a la dieta fue similar en las tres colonias ($R=0,001$; $p=0,37$), siendo *N. coriiceps*, seguida por *T. newnesi*, la presa más importante (Tabla 2.9, Figura 2.4).

Tabla 2.8: Peces representados en la dieta del Cormorán Antártico en Costa Danco, PA, durante las temporadas reproductivas 2016 y 2018. F% (Frecuencia de ocurrencia), N% (Número) y M% (Masa).

	2016			2018		
	F%	N%	M%	F%	N%	M%
Channichthyidae						
<i>Chionodraco rastrospinosus</i>	-	-	-	4,68	0,30	0,84
<i>Channichthys rhinoceratus</i>	-	-	-	1,56	0,10	0,20
<i>Chaenodraco wilsoni</i>	-	-	-	1,56	0,10	0,05
Nototheniidae						
<i>Gobionotothen gibberifrons</i>	25,00	7,46	11,18	31,25	4,87	3,30
<i>Notothenia coriiceps</i>	100	58,21	81,92	65,625	9,83	53,68
<i>Nototheniops nudifrons</i>	16,66	11,94	1,60	46,875	15,00	7,68
<i>Pagothenia bernacchii</i>	25,00	5,97	1,71	15,625	2,18	0,94
<i>Trematomus newnesi</i>	58,33	10,45	1,64	71,87	46,87	22,75
Bathydraconidae						
<i>Parachaenichthys charcoti</i>	16,66	2,99	1,73	7,81	1,59	4,39
Harpagiferidae						
<i>Harpagifer antarcticus</i>	8,33	2,99	0,22	37,5	19,17	6,16

Tabla 2.9: Peces representados en la dieta del Cormorán Antártico en las colonias de Punta Py (PP), Cabo Herschel (CH) e Isla Midas (IM) de la Costa Danco, PA, durante la temporada reproductiva 2018. F% (Frecuencia de ocurrencia), N% (Número) y M% (Masa).

Especies	PP			CH			IM		
	F%	N%	M%	F%	N%	M%	F%	N%	M%
Channichthyidae									
<i>Chionodraco rastrospinosus</i>	8,33	0,46	0,22	4,55	0,13	0,69	4,76	0,17	0,86
<i>Channichthys rhinoceratus</i>	-	-	-	-	-	-	4,76	0,35	1,05
<i>Chaenodraco wilsoni</i>	4,17	0,17	0,17	-	-	-	-	-	-
Nototheniidae									
<i>Gobionotothen gibberifrons</i>	33,33	5,26	4,35	27,27	4,17	3,87	28,57	5,10	2,97
<i>Notothenia coriiceps</i>	70,83	31,32	50,51	68,18	36,36	49,82	52,38	25,96	40,68
<i>Nototheniops nudifrons</i>	50,00	16,73	13,18	27,27	6,84	6,62	57,14	16,47	12,66
<i>Pagothenia bernacchii</i>	8,33	2,40	1,55	18,18	4,80	2,53	19,05	0,79	1,68
<i>Trematomus newnesi</i>	66,67	34,30	23,63	59,09	23,92	18,96	80,95	48,25	33,88
Bathydraconidae									
<i>Parachaenichthys charcoti</i>	12,50	1,57	2,11	-	-	-	9,52	1,41	5,30
Harpagiferidae									
<i>Harpagifer antarcticus</i>	33,33	7,79	4,44	54,55	23,77	17,51	19,05	1,49	0,92

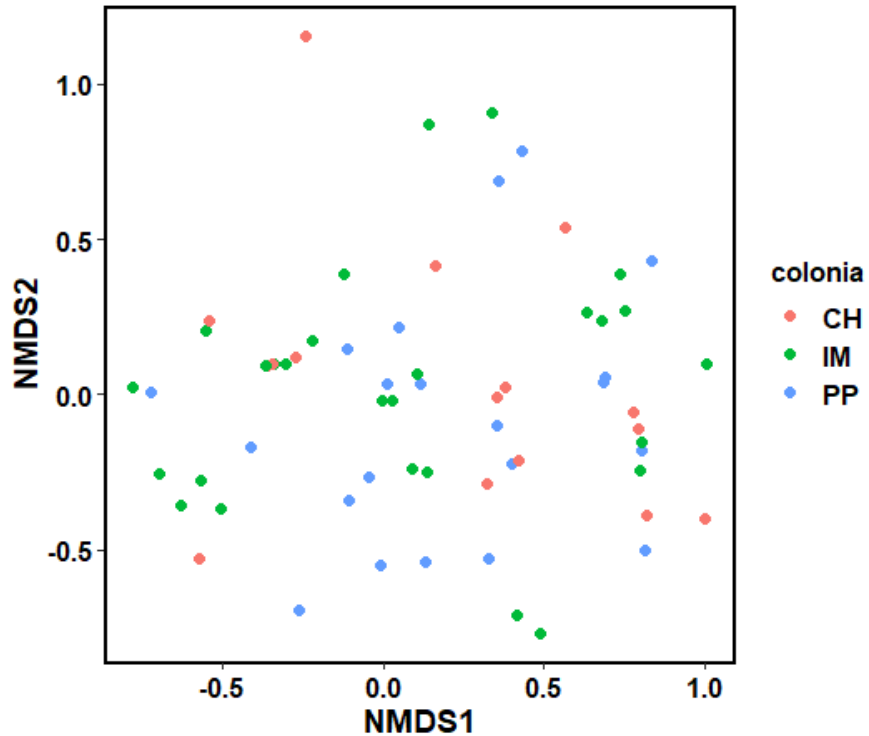


Figura 2.4: Ordenamiento no paramétrico multidimensional (nMDS) de las especies de peces presa en función del aporte en masa en la dieta del Cormorán Antártico en las colonias de la Costa Danco, PA. Stress: 0,14.

La talla de los peces consumidos en Costa Danco fluctuó entre 4,52 (*G. gibberifrons*) y 40,45 (*N. coriiceps*) centímetros y la talla media fue de 9,63 centímetros (Tabla 2.10). Las tallas de los ejemplares de cada especie consumidos en las diferentes colonias fueron similares. Por el contrario, al considerar a todas las especies presa en su conjunto se observaron diferencias entre las diferentes colonias ($F=19,12$; $p=6,9^{09}$) dado que los peces consumidos por los cormoranes de CH fueron de menor tamaño que los de IM (Tukey test $p<0,001$) y PP (Tukey test $p<0,001$). No se observaron diferencias significativas entre las tallas de los peces consumidos en PP y IM ($p=0,50$)

Tabla 2.10: Largo total promedio (en cm.) y desvío estándar (DS) de los peces representados en los pellets del Cormorán Antártico recolectados en Isla Midas (IM), Cabo Herschel (CH) y Punta Py (PP), PA, durante la temporada 2018.

	IM			CH			PP		
	Media	DS	Rango	Media	DS	Rango	Media	DS	Rango
Channichthyidae									
<i>Chionodraco rastrospinosus</i>	21,49	-	-	16,41	-	-	14,65	-	-
<i>Channichthys rhinoceratus</i>	22,22	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Chaenodraco wilsoni</i>	-	-	-	-	-	-	11,63	-	-
Nototheniidae									
<i>Gobionotothen gibberifrons</i>	12,38	8,58	4,98-26,42	9,38	3,95	5,06-17,58	11,37	5,36	4,59-25,20
<i>Notothenia coriiceps</i>	18,01	5,36	8,54-28,57	18,76	5,93	6,38-29,47	18,63	6,57	4,91-40,45
<i>Nototheniops nudifrons</i>	10,56	1,54	7,09-14,16	9,66	1,46	6,10-12,38	9,72	1,51	5,81-13,53
<i>Pagothenia bernacchii</i>	14,16	2,62	9,82-17,07	8,97	1,45	7,59-11,06	10,77	2,33	7,33-12,50
<i>Trematomus newnesi</i>	8,14	1,32	5,90-14,97	7,42	0,81	5,86-10,15	7,58	0,91	5,94-10,61
Bathydraconidae									
<i>Parachaenichthys charcoti</i>	26,50	4,91	18,55-34,34	-	-	-	7,12	4,71	11,83-23,34
Harpagiferidae									
<i>Harpagifer antarcticus</i>	7,02	0,80	5,87-8,19	7,37	0,67	5,78-9,30	9,88	3,09	5,87-15,68

En general, los peces fueron la presa más frecuente y numerosa a lo largo de toda la temporada 2018 y le siguieron en importancia poliquetos y pulpos (Tabla 2.11).

Tabla 2.11: Variación en la composición de la dieta del Cormorán Antártico en Costa Danco, PA, durante la temporada reproductiva 2018. F% (Frecuencia de ocurrencia) y N% (Número).

	Enero		Febrero	
	F%	N%	F%	N%
Peces	100,00	97,36	100,00	96,62
Gasterópodos	7,69	0,71	21,05	1,26
Crustáceos	7,69	0,23	5,26	0,10
Poliquetos	23,07	0,95	42,10	1,26
Octópodos	7,69	0,71	26,31	0,73

En relación a los peces, *N. coriiceps*, seguida de *T. newnesi*, fue la especie que más contribuyó en número y masa a la dieta de los cormoranes de la Costa Danco a lo largo de toda la temporada 2018 (Tabla 2.12). En general, la contribución en número y masa de *N. coriiceps* a la dieta disminuyó ligeramente en febrero en tanto que las de *T. newnesi* y *H. antarcticus* ligeramente aumentaron. Si bien las diferencias no fueron significativas en relación al aporte en masa ($R=0,03$; $p=0,06$, Figura 2.5), el aporte en número de las diferentes especies varió significativamente entre meses ($R=0,05$; $p=0,03$, Figura 2.6).

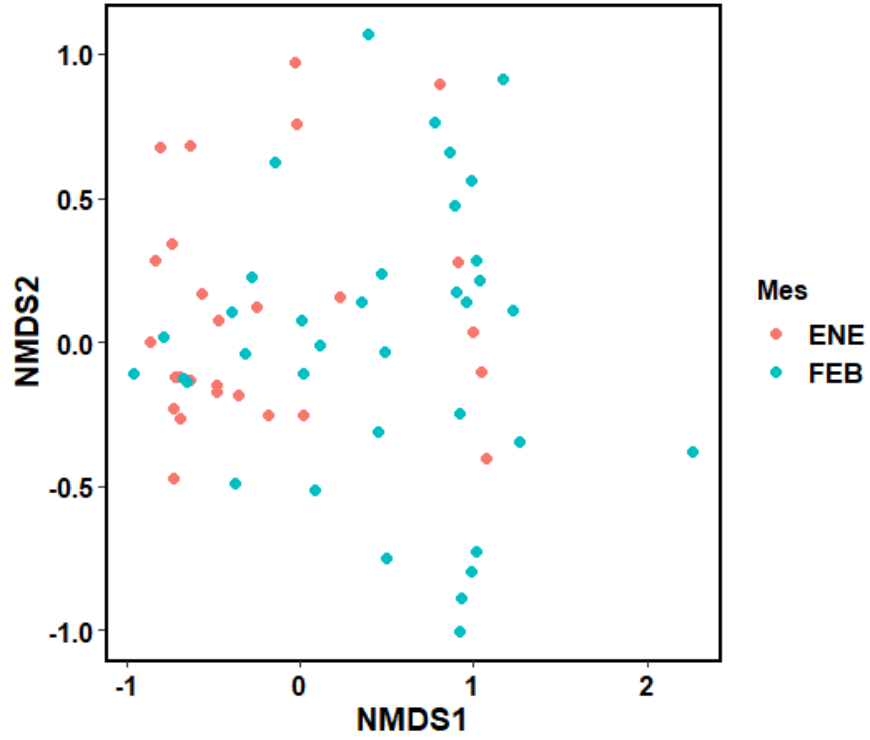


Figura 2.5: Ordenamiento no paramétrico multidimensional (nMDS) de las especies de peces presa en función del aporte en masa a la dieta del Cormorán Antártico en las colonias de la Costa Danco, PA, durante la temporada reproductiva 2018. Stress: 0,13.

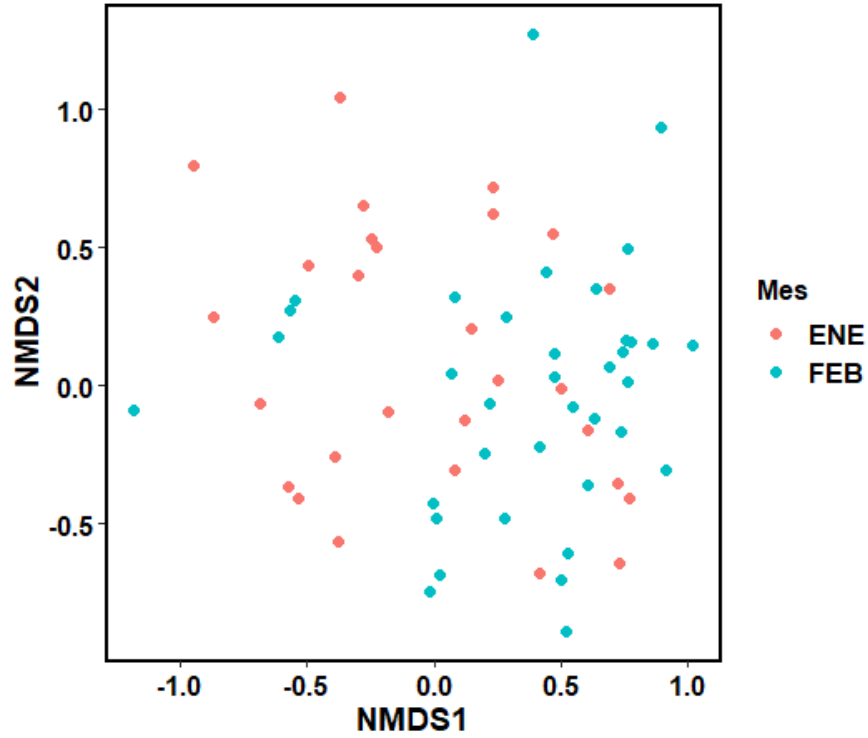


Figura 2.6: Ordenamiento no paramétrico multidimensional (nMDS) de las especies de peces presa en función del aporte numérico a la dieta del Cormorán Antártico en las colonias de la Costa Danco, PA, durante la temporada reproductiva 2018. Stress: 0,18.

Tabla 2.12: Variación de la importancia en la dieta del Cormorán Antártico de las distintas especies de peces representadas en pellets durante la temporada reproductiva 2018 en la Costa Danco, PA. F% (Frecuencia de ocurrencia), N% (Número) y M% (Masa).

	Enero			Febrero		
	F%	N%	M%	F%	N%	M%
Channichthyidae						
<i>Chionodraco rastrispinosus</i>	-	-	-	7,14	0,25	0,84
<i>Channichthys rhinoceratus</i>	-	-	-	2,38	0,14	0,10
<i>Chaenodraco wilsoni</i>	-	-	-	2,38	0,07	0,10
Nototheniidae						
<i>Gobionotothen gibberifrons</i>	33,33	3,84	4,56	30,95	3,40	3,77
<i>Notothenia coriiceps</i>	76,19	42,29	68,07	68,24	24,58	42,24
<i>Nototheniops nudifrons</i>	38,09	6,45	5,98	52,38	9,54	2,19
<i>Pagothenia bernacchii</i>	23,80	5,25	2,74	11,09	1,03	1,68
<i>Trematomus newnesi</i>	66,66	20,83	14,15	76,19	28,03	28,33
Bathydraconidae						
<i>Parachaenichthys charcoti</i>	9,52	1,16	3,85	7,14	0,70	1,18
Harpagiferidae						
<i>Harpagifer antarcticus</i>	38,09	5,38	0,65	38,85	9,22	9,66

La talla general de los peces consumidos fue mayor en enero que en febrero ($p=0,03$). Al evaluar las especies principales por separado se observó que los ejemplares de *H. antarcticus* consumidos durante el mes de enero fueron de mayor talla que los de febrero ($p=0,01$) (Tabla 2.13), en tanto que la talla de los ejemplares de *N. coriiceps* y de *T. newnesi* no varió entre meses ($p=0,48$; $p=0,20$).

Tabla 2.13.: Largo medio promedio (en cm.) y desvío estándar (DS) de los peces representados en pellets del Cormorán Antártico recolectados en Costa Danco, PA, durante enero y febrero del 2018.

	ENE			FEB		
	Media	DS	Rango	Media	DS	Rango
Channichthyidae						
<i>Chionodraco rastrospinosus</i>	-	-	-	17,52	3,55	14,65-21,49
<i>Channichthys rhinoceratus</i>	-	-	-	22,22	-	-
<i>Chaenodraco wilsoni</i>	-	-	-	11,63	-	-
Nototheniidae						
<i>Gobionotothen gibberifrons</i>	6,85	2,44	4,98-17,58	10,34	5,23	4,52-26,42
<i>Notothenia coriiceps</i>	15,88	5,25	9,38-28,57	18,46	6,36	4,91-40,45
<i>Nototheniops nudifrons</i>	10,30	1,46	5,81-14,16	10,05	1,58	6,10-13,13
<i>Pagothenia bernacchii</i>	11,22	1,97	7,59-12,61	10,15	2,66	7,33-10,07
<i>Trematomus newnesi</i>	7,79	0,83	5,90-10,77	7,83	1,28	5,86-14,97
Bathydraconidae						
<i>Parachaenichthys charcoti</i>	27,00	5,26	18,55-34,34	17,12	4,71	11,83-34,34
Harpagiferidae						
<i>Harpagifer antarcticus</i>	10,23	2,95	5,87-15,68	7,82	1,70	5,78-9,30

DIFERENCIAS EN LA COMPOSICIÓN DE LA DIETA ENTRE PUNTA ARMONÍA, ISS, Y COSTA DANCO, PA

Los peces fueron la presa principal en ambas localidades de estudio, seguidos en importancia por poliquetos, gasterópodos y octópodos (Tabla 2.14).

Tabla 2.14: Variación en la composición de la dieta del Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS, y Costa Danco, PA, durante las temporadas reproductivas 2016 y 2018 respectivamente. F% (Frecuencia de ocurrencia) y N% (Número).

	Pta. Armonía		Costa Danco	
	F%	N%	F%	N%
Peces	100,00	90,62	100,00	96,91
Bivalvos	1,56	0,74	-	-
Gasterópodos	10,93	2,08	7,69	1,02
Crustáceos	1,56	0,14	1,53	0,07
Poliquetos	23,43	5,80	16,92	1,17
Octópodos	6,25	0,59	9,23	0,73

En la dieta de los cormoranes de Punta Armonía, ISS, y Costa Danco, PA, estuvieron representadas ocho y diez especies de peces respectivamente. Cinco de dichas especies co-ocurrieron en ambas localidades, perteneciendo cuatro de ellas a la familia Nototheniidae y la restante a la familia Harpagiferidae. Las especies pertenecientes a la familia Myctophidae estuvieron presentes solo en Punta Armonía, en tanto que las pertenecientes a las familias Channichthyidae y Bathydraconidae se encontraron solo en ejemplares de la Costa Danco (Tabla 2.14).

El pez que más contribuyó en masa a la dieta en ambas localidades fue *N. coriiceps*. Sin embargo, mientras que en Punta Armonía esta especie aportó el 79,16% de la masa de peces

consumida, en Costa Danco su contribución general fue del 47,12% (Tabla 2.15). A *N. coriiceps* en Punta Armonía le siguió en importancia *H. antarcticus*, en tanto que *T. newnesi* lo hizo en Costa Danco. En función de ello la contribución de los peces a la dieta en términos de aporte en masa difirió entre localidades (ANOSIM Global $R=0,44$; $p<0,001$) (Figura 2.7), siendo *N. coriiceps*, *T. newnesi* y *N. nudifrons* las especies que más contribuyeron a esa diferencia (SIMPER, 54,69%, 22,16% y 9,55% respectivamente).

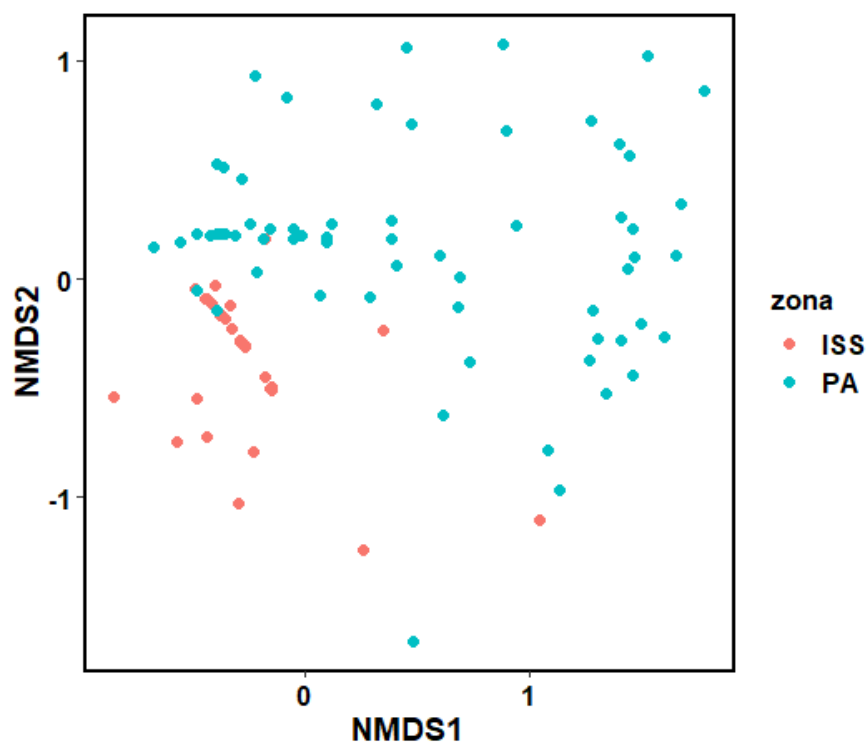


Figura 2.7: Ordenamiento no paramétrico multidimensional (nMDS) de las especies de peces presa en función del aporte en masa a la dieta del Cormorán Antártico en las colonias de Punta Armonía, ISS, y Costa Danco, PA para todos los meses de muestreo. Stress: 0,12.

Tabla 2.15: Peces en la dieta del Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS, y Costa Danco, PA, durante las estaciones reproductivas 2016 y 2018 respectivamente. F% (Frecuencia de ocurrencia), N% (Número) y M% (Masa).

	Pta. Armonía			Costa Danco		
	F%	N%	M%	F%	N%	M%
Channichthyidae						
<i>Chionodraco rastrospinosus</i>	-	-	-	4,55	0,25	0,55
<i>Channichthys rhinoceratus</i>	-	-	-	1,52	0,10	0,16
<i>Chaenodraco wilsoni</i>	-	-	-	1,52	0,06	0,06
Nototheniidae						
<i>Gobionotothen gibberifrons</i>	5,35	0,55	0,17	30,30	4,77	3,66
<i>Notothenia coriiceps</i>	100,00	26,88	79,16	65,15	31,76	47,12
<i>Nototheniops nudifrons</i>	1,78	0,18	0,05	45,45	13,19	10,83
<i>Pagothenia bernacchii</i>	-	-	-	15,50	2,65	1,91
<i>Trematomus newnesi</i>	3,57	0,37	0,20	69,70	34,23	23,65
<i>Notothenia rossii</i>	5,35	0,55	5,95	-	-	-
Bathydraconidae						
<i>Parachaenichthys charcoti</i>	-	-	-	7,58	1,65	1,89
Harpagiferidae						
<i>Harpagifer antarcticus</i>	60,70	70,70	14,36	36,36	10,46	7,50
Myctophidae						
<i>Electrona antarctica</i>	3,57	0,37	0,02	-	-	-
<i>Electrona carlsbergii</i>	1,78	0,37	0,08	-	-	-

Los peces más abundantes en la dieta de los cormoranes de Punta Armonía fueron *H. antarcticus* (70,70%) y *N. coriiceps* (26,88%), en tanto que en la de los cormoranes de Costa Danco fueron *T. newnesi* (34,23%) y *N. coriiceps* (31,76%). En función de ello la contribución de los peces a la dieta también difirió entre localidades en cuanto al aporte en número de las diferentes presas (ANOSIM, $R=0,25$; $p<0,001$; Figura 2.8), siendo *N. coriiceps* y *H. antarcticus* las especies que más contribuyeron a esas diferencias (SIMPER, 32,29 % y 27,10% respectivamente).

La talla media de los peces consumidos por los cormoranes de Punta Armonía ($12,99 \pm 4,98$ cm.) y de Costa Danco ($12,82 \pm 4,97$ cm.) fue similar ($W=2392$; $p=0,89$). Al considerar separadamente a las diferentes especies se observó que los ejemplares de *N. coriiceps* y de *H. antarcticus* consumidos por los cormoranes de Punta Armonía fueron de mayor tamaño que los de la Costa Danco ($W=2108$, $p=0,01$; $W=579$, $p=0,01$), no observándose diferencias en el resto de las especies (Tabla 2.16).

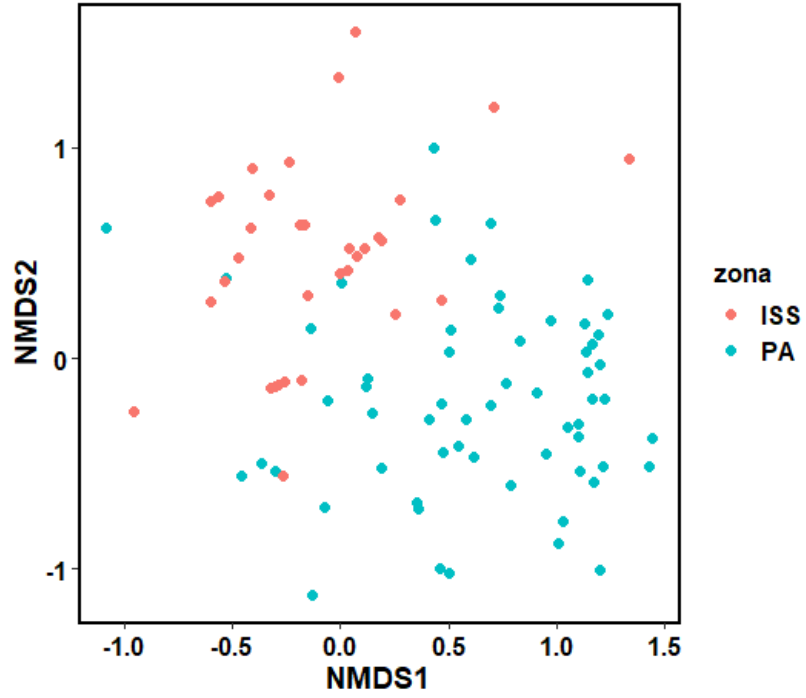


Figura 2.8: Ordenamiento no paramétrico multidimensional (nMDS) de las especies de peces presa en función del aporte numérico a la dieta del Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS, y Costa Danco, PA para todos los meses de muestreo. Stress: 0,15.

Tabla 2.16: Largo total promedio (en cm.) y desvío estándar (DS) de los peces representados en los pellets de Cormorán Antártico recolectados en Punta Armonía, ISS, y Costa Danco, PA, durante las temporadas 2016 y 2018 respectivamente.

	Punta Armonía			Costa Danco		
	Media	DS	Rango	Media	DS	Rango
Channichthyidae						
<i>Chionodraco rastrospinosus</i>	-	-	-	17,52	3,55	14,65-21,49
<i>Channichthys rhinoceratus</i>	-	-	-	22,21	-	-
<i>Chaenodraco wilsoni</i>	-	-	-	11,63	-	-
<i>Electrona antarctica</i>	5,24	0,80	4,67-5,80	-	-	-
<i>Electrona carlsbergii</i>	7,28	0,56	6,88-7,68	-	-	-
Nototheniidae						
<i>Gobionotothen gibberifrons</i>	8,84	4,86	5,91-14,45	11,02	6,46	4,52-26,42
<i>Notothenia coriiceps</i>	15,54	5,55	3,22-28,57	18,37	5,9	4,91-40,45
<i>Nototheniops nudifrons</i>	8,75	-	-	10,11	1,57	5,81-14,16
<i>Notothenia rossii</i>	27,53	2,92	25,41-30,86	-	-	-
<i>Trematomus newnesi</i>	9,13	0,79	8,56-9,69	7,82	1,16	5,86-14,97
<i>Pagothenia bernacchii</i>	-	-	-	10,85	2,84	7,33-17,07
Bathydraconidae						
<i>Parachaenichthys charcoti</i>	-	-	-	23,37	6,54	11,83-34,34
Harpagiferidae						
<i>Harpagifer antarcticus</i>	6,74	1,92	4,84-9,48	7,77	1,67	5,78-15,68

Se intentó analizar si las diferencias observadas en la composición de la dieta de ambas localidades se mantenían en etapas similares del ciclo reproductivo. Dado que en enero el peso de los pichones de Punta Armonía ($1892,05 \pm 847,07$; $n=44$,) fue similar al de los de Costa Danco ($1938,33 \pm 1205,41$; $n=27$) ($F= 3,14$; $p= 0,06$) y que, asumiendo tasas de crecimiento equivalentes entre localidades, pesos similares en los pichones reflejan equivalencias en la

cronología reproductiva, se utilizó la información obtenida en dicho mes para la comparación antes indicada.

La dieta del mes de enero en ambas localidades estuvo compuesta principalmente por peces, y les siguieron en importancia poliquetos y gasterópodos (Tabla 2.17).

Tabla 2.17: Variación en la composición de la dieta del Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS, y Costa Danco, PA, durante el mes de enero de 2016 y 2018 respectivamente. F% (Frecuencia de ocurrencia) y N% (Número).

	Pta. Armonía		Costa Danco	
	F%	N%	F%	N%
Peces	100,00	93,99	100,00	97,36
Bivalvos	6,25	0,01	-	-
Gasterópodos	15,62	0,02	7,69	0,71
Crustáceos	-	-	7,69	0,23
Poliquetos	18,75	0,02	23,07	0,95
Octópodos	3,12	0,21	7,69	0,71

Notothenia coriiceps fue el pez que más contribuyó a la dieta en masa en ambas localidades, en tanto que *T. newnesi* y *H. antarcticus* fueron la segunda presa en importancia para la Costa Danco y Punta Armonía respectivamente (Tabla 2.18). Ello resultó en diferencias significativas en la composición de la dieta entre localidades (ANOSIM, $R= 0,25$; $p=0,008$; Figura 2.9), explicando esas tres especies el 70% de la variación. Si bien *N. coriiceps* fue la especie que contribuyó con el mayor número de ejemplares a la dieta de los cormoranes de ambas localidades, *T. newnesi* le siguió en importancia en Costa Danco y *H. antarcticus* en Punta Armonía, lo que resultó en diferencias significativas observadas en la composición numérica de la dieta ($R = 0,20$, $p = 0,001$) (Figura 2.10).

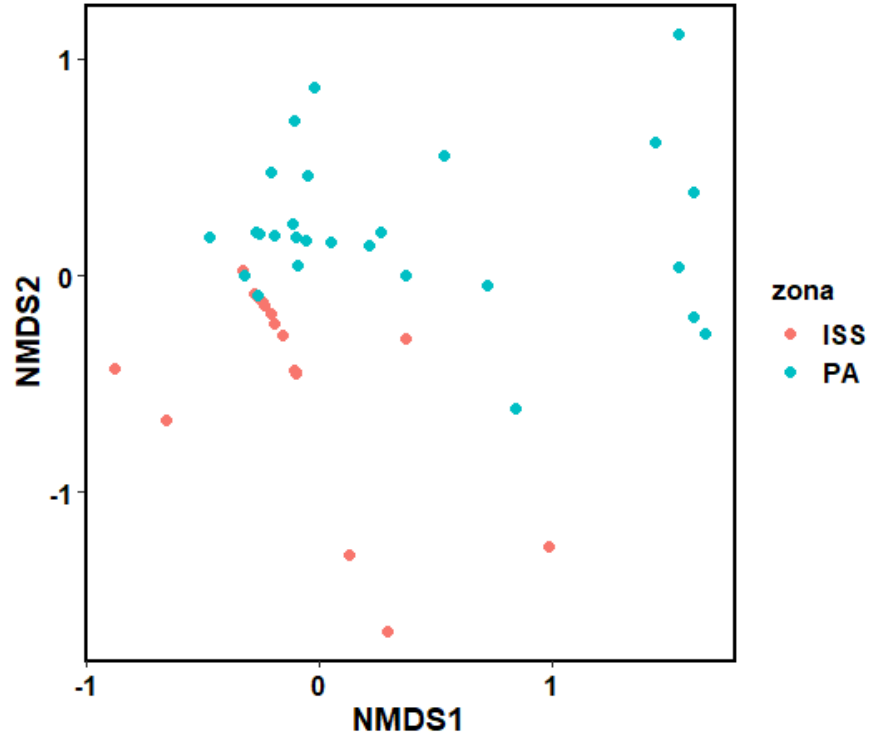


Figura 2.9: Ordenamiento no paramétrico multidimensional (nMDS) de los ítems presa en función del aporte en masa a la dieta del Cormorán Antártico en las colonias de Punta Armonía, ISS, y Costa Danco, PA, durante el mes de enero. Stress: 0,10.

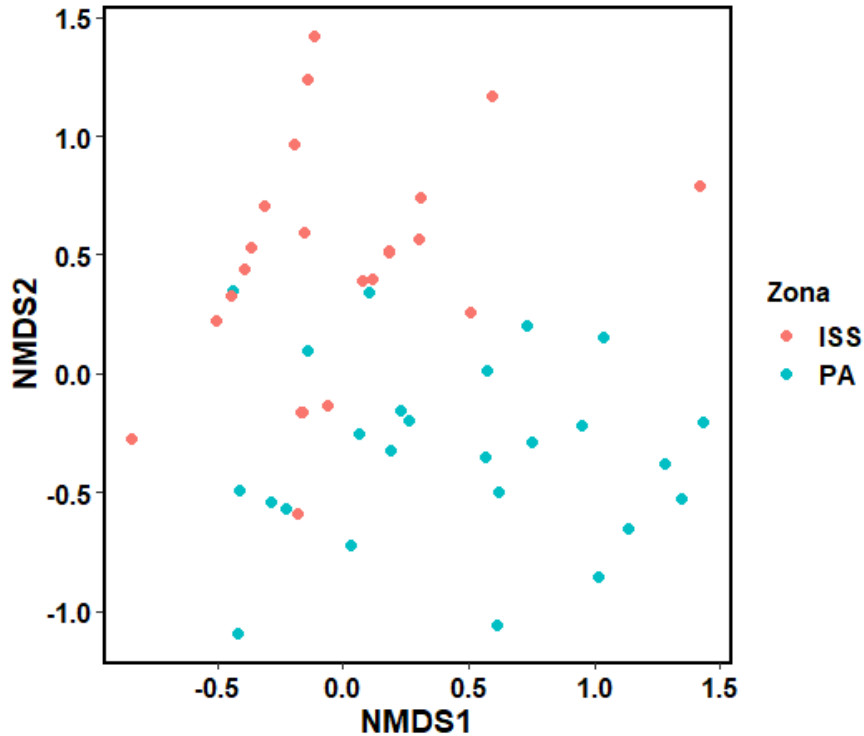


Figura 2.10: Ordenamiento no paramétrico multidimensional (nMDS) de los peces presa en función del aporte en número a la dieta del Cormorán Antártico en las colonias de Punta Armonía, ISS, y Costa Danco, PA, durante el mes de enero. Stress: 0,15.

La talla de los peces consumidos por los cormoranes de Punta Armonía en el mes de enero ($8,48 \pm 4,76$ cm.) fue significativamente menor ($p= 2,2^{-16}$) que la de los consumidos en el mismo mes en la Costa Danco ($10,19 \pm 4,85$ cm.). Al tratar a los principales peces presa por separado se observó que las tallas de *N. coriiceps* no difirieron entre localidades ($p= 0,90$), y que los ejemplares de *T. newnesi* y *H. antarcticus* consumidos en la Costa Danco fueron de menor y mayor tamaño respectivamente que los consumidos en Punta Armonía ($p=0,04$ y $p=6,02^{-10}$ respectivamente) (Tabla 2.19).

Tabla 2.18: Peces en la dieta del Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS, y Costa Danco, PA, durante el mes de enero de 2016 y 2018 respectivamente. F% (Frecuencia de ocurrencia), N% (Número) y M% (Masa).

	ISS			PA		
	F%	N%	M%	F%	N%	M%
Nototheniidae						
<i>Gobionotothen gibberifrons</i>	3,33	0,46	0,01	33,33	3,84	4,56
<i>Notothenia coriiceps</i>	96,66	48,19	77,44	76,19	42,29	68,07
<i>Nototheniops nudifrons</i>	3,33	1,61	1,94	52,38	6,45	5,98
<i>Pagothenia bernacchii</i>	-	-	-	11,09	5,25	2,74
<i>Trematomus newnesi</i>	6,66	1,48	1,31	76,19	20,83	14,15
<i>Notothenia rossii</i>	6,66	0,50	2,52	-	-	-
Bathydraconidae						
<i>Parachaenichthys charcoti</i>	-	-	-	7,14	1,16	3,85
Harpagiferidae						
<i>Harpagifer antarcticus</i>	66,60	35,85	16,48	38,85	5,38	0,65

Tabla 2.19: Largo total (cm.) y desvío estándar (DS) de los principales peces representados en pellets del Cormorán Antártico recolectados en Punta Armonía, ISS, y Costa Danco, PA, durante el mes de enero de 2016 y 2018 respectivamente.

	ISS			PA		
	Media	DS	Rango	Media	DS	Rango
Nototheniidae						
<i>Notothenia coriiceps</i>	16,46	5,34	6,72-8,57	16,31	5,02	9,38-28,57
<i>Trematomus newnesi</i>	9,13	0,79	8,56-9,69	7,73	0,85	5,90-10,77
Harpagiferidae						
<i>Harpagifer antarcticus</i>	6,85	2,09	4,84-9,48	10,23	2,95	5,87-15,68

DISCUSION

COMPOSICIÓN DE LA DIETA Y SU VARIACION A LO LARGO DEL CICLO REPRODUCTIVO

Tal como fuera reportado para otras especies de cormoranes en otras regiones (Malacalza et al., 1994; Michalik et al., 2010; Ibarra et al., 2018), la composición general de la dieta del Cormorán Antártico observada en las dos localidades bajo estudio fue principalmente ictiófaga. Los principales peces presa fueron de hábitos bentónico-demersales y pertenecieron a las familias Nothoteniidae y Harpagiferidae. El consumo casi exclusivo de peces bentónico-demersales ya ha sido reportado para otras especies de cormoranes subantárticos y antárticos (Wanless et al., 1992; Casaux et al., 1997; Cook et al., 2007) y también para esta especie en las localidades bajo estudio (Casaux et al., 1998, 2002) y en otros sectores de Antártida (Casaux & Barrera-Oro, 1993; Beltrán et al., 2017). Sin embargo, el hábito alimentario casi exclusivamente bentónico del Cormorán Antártico se diferencia de lo observado en cormoranes patagónicos (Michalik et

al., 2010; Morgenthaler et al., 2016). Por ejemplo, Ibarra et al. (2018) reportaron que la dieta del Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en el Golfo San Jorge estaba compuesta por peces pelágicos y bentónico-demersales. Así, la menor plasticidad en los hábitos alimentarios del Cormorán Antártico, y el consumo casi exclusivo de especies bentónico-demersales podría resultar en una mayor vulnerabilidad ante cambios en la disponibilidad de peces.

Punta Armonía, ISS

Notothenia coriiceps fue el pez más frecuente y el de mayor aporte en masa a la dieta de los cormoranes de Punta Armonía, lo cual concuerda con su alta dominancia (mayor al 80%) en muestreos de peces realizados con trasmallos en el sitio de estudio (Casaux, datos no publicados). Sin embargo, la especie que más contribuyó en número de ejemplares fue *H. antarcticus*, la que por su escaso tamaño y modo de vida con escaso desplazamiento no está representado en muestreos de peces con trasmallos. Estas dos especies constituyeron la mayor parte de la dieta, en tanto que el resto de los peces aportó menos del 10% del número y peso de los ejemplares consumidos. Tales observaciones coinciden con lo reportado por Casaux & Barrera-Oro (2016) para la misma localidad durante la temporada reproductiva 1996, esto refleja una estabilidad en la composición de la dieta de estos cormoranes a lo largo del tiempo. A su vez, *N. rossii* y *G. gibberifrons*, cuyos stocks fueron seriamente afectados por la actividad pesquera en las ISS a fines de los 70, tuvieron una ocurrencia en la dieta del 5,4% (Tabla 2.15). Ambos valores se encuentran dentro del rango de ocurrencia de *N. rossii* (0,0-10,9%) y *G. gibberifrons* (1,4-17,4%) en la dieta de los cormoranes de Punta Armonía entre las temporadas 1996 y 2011 (Casaux, datos no publicados), sugiriendo que sus poblaciones permanecen estables y en niveles bajos de abundancia.

El análisis de la composición de la dieta a lo largo de la temporada reproductiva muestra que si bien *N. coriiceps* fue la presa principal durante todo este periodo, su contribución a la dieta disminuyó durante el mes de enero, lo que estuvo asociado a un incremento en la contribución a la dieta de *H. antarcticus* (Tabla 2.5). Este patrón coincide con el reportado por Casaux (1998)

para estos cormoranes en la temporada reproductiva 1996. Este autor sugiere que estos cambios se deben a una estrategia de forrajeo tendiente a disminuir la competencia intra-específica, aumentando así la eficiencia de las salidas de alimentación y, consecuentemente, el output reproductivo (Casaux et al., 2001). A través de dicha estrategia, a medida que aumentan los requerimientos energéticos en el nido las hembras incrementan marcadamente el consumo de *H. antarcticus* en aguas profundas lejanas a la colonia y los machos, quienes proveen más del 80 % del alimento para los pichones, consumen casi exclusivamente ejemplares de gran talla de *N. coriiceps* en aguas poco profundas cercanas a la colonia (Casaux et al., 2001), lo que contribuye a explicar la variación estacional en la dieta reportada previamente.

Costa Danco, PA

Notothenia coriiceps y *T. newnesi* fueron los peces que más contribuyeron en masa y número a la dieta de los cormoranes de Costa Danco, en concordancia con estudios realizados previamente en la zona (Casaux et al., 2002), y con la abundancia de estas especies en trasmallos recolectados en inmediaciones de las colonias (Casaux et al., 2003). Sin embargo, al comparar la dieta del 2018 con la reportada para las mismas colonias en 1998 (Casaux et al., 2002) se observa una menor contribución de *G. gibberifrons* a la dieta en 2018, en parte compensada por un incremento en el consumo de *T. newnesi*. En principio, esto podría deberse al bajo tamaño muestral en comparación con el estudio previo. A su vez, las diferencias antes mencionadas también podrían deberse a variaciones en las abundancias relativas de los peces presa, ya sea un aumento de la abundancia de *T. newnesi* o a una disminución en la abundancia de *G. gibberifrons*. En este sentido varios estudios han propuesto que la tendencia poblacional de *G. gibberifrons* parece estar siendo afectada por efectos combinados del cambio climático, como la disminución de la productividad primaria, y la actividad pesquera (Reyes-Arriagada et al., 2013; Dahood-Fritz, 2017;). Esta idea sería apoyada en el hecho de que el oeste de la PA es una de las áreas del mundo que más ha sufrido el efecto del cambio climático (Ducklow et al., 2007). Así, la reducción del stock original de esta especie por las pesquerías en las ISS, junto con los

efectos del cambio climático global, podrían estar causando una disminución de la población de esta especie en zonas alejadas de la actividad comercial. Lamentablemente la última evaluación de la cual tenemos registros sobre el estado poblacional de esta especie en la zona de estudio fue llevada a cabo en el año 2000 (Casaux et al., 2003), por lo cual no disponemos de información actualizada del stock poblacional de *G. gibberifrons* para el área de estudio para confirmar o descartar el cambio en la abundancia de este pez en la localidad.

Tal como se observó en Punta Armonía (ver arriba), el consumo de *N. coriiceps* disminuyó a lo largo del período de estudio, en tanto que el de *T. newnesi* aumentó. Si bien no se dispone para Costa Danco de información sobre estrategias de forrajeo, en particular sobre el uso diferencial entre sexos de áreas y profundidades de alimentación, es probable que, como fuera reportado para Punta Armonía (Casaux et al., 2001), dicha variación responda a la implementación de una estrategia tendiente a disminuir la competencia intra-específica por el alimento y así aumentar la performance reproductiva.

Diferencias en la composición de la dieta entre zonas

En Punta Armonía aproximadamente el 94% de la masa de peces consumida por los cormoranes fue aportada por solo dos especies, en tanto que la dieta en Costa Danco fue más diversa. De acuerdo a muestreos realizados con trasmallos en las zonas de estudio, la comunidad de peces en inmediaciones de las colonias de Costa Danco está conformada por 9 especies (Casaux et al., 2003), en tanto que la de Punta Armonía por solo 4 (Casaux, datos no publicados), lo que podría explicar las diferencias de las amplitudes de los espectros tróficos entre áreas.

En este trabajo llamativamente no se observó una contribución diferencial a la dieta de *G. gibberifrons* entre áreas tal como se esperaba según lo reportado en estudios previos (Casaux & Barrera-Oro, 2016) y por la distinta historia de explotación comercial de esta especie entre las áreas. En función de ello, y dado que *N. coriiceps* fue la presa principal en ambas localidades, la mayor diferencia en la composición de la dieta entre los cormoranes de Punta

Armonía y de Costa Danco se debió al aporte de las segundas presas en importancia. Tal como fuera indicado previamente, las segundas especies en aporte en número y masa fueron *H. antarcticus* en Punta Armonía y *T. newnesi* en Costa Danco, lo que ya fuera reportado por Casaux & Barrera-Oro (2016).

La rentabilidad de la presa, y la eficiencia del forrajeo, dependen del costo de obtención de la presa así como del contenido energético y valor nutricional de la misma (Cansse et al., 2020). Estudios previos en el área reportan que el costo de preda sobre *H. antarcticus*, en comparación con *T. newnesi*, es muy alto. A diferencia de *T. newnesi* que puede encontrarse en parches, *H. antarcticus* se encuentra siempre en solitario y es absolutamente críptico, ya que habita en cuevas o bajo piedras, lo que hace que el tiempo de encuentro del cormorán con el pez sea muy alto (Casaux, 1998; Casaux, 2013). Por otro lado, en las zonas de alimentación de los cormoranes, las composiciones centesimales y las kilocalorías por gramo determinadas por bomba calorimétrica muestran que *H. antarcticus* tiene un valor nutricional similar al resto de los peces presa (Márquez et al., 2003) por lo cual, el incremento en los tiempos de búsqueda para encontrar esta presa no sería compensando por un mayor valor nutricional. Así, parecería que la rentabilidad de preda sobre *H. antarcticus* sería menor a la obtenida por *T. newnesi*. En función a ello, Casaux (2013) observó que una relativa alta presencia de *H. antarcticus* en la dieta de los cormoranes resultó en un mayor esfuerzo de forrajeo y en un menor éxito reproductivo. Si bien en este trabajo no se evaluó el esfuerzo de forrajeo, sabemos que diferencias en las eficiencias de forrajeo pueden potencialmente verse reflejadas en la productividad, supervivencia y demografía de las colonias de aves marinas. De esta manera, el conocimiento de la composición de la dieta en ambas colonias, junto con los datos de condición del adulto y parámetros reproductivos analizados en los próximos capítulos nos permitirá avanzar en el conocimiento de los procesos que se encuentran actualmente modelando las poblaciones del Cormorán Antártico.

CAPITULO III

Valores de referencia de parámetros bioquímicos y hematológicos del Cormorán Antártico en colonias con distinta explotación comercial

INTRODUCCIÓN

Las aves marinas son componentes importantes en el funcionamiento de los ecosistemas marinos ya que se alimentan sobre distintos niveles tróficos en extensas áreas geográficas. Sus poblaciones tienen el potencial de evidenciar cambios en las condiciones físico-químicas del ambiente (Furness & Camphuysen, 1997) y su dinámica poblacional se relaciona con la abundancia y distribución del alimento (Lack, 1968; Forero et al., 2002), por lo que son consideradas como buenos indicadores o centinelas de las condiciones marinas (Diamond & Devlin, 2003). De manera continua, los individuos reaccionan a los cambios en su hábitat, desencadenando una serie de mecanismos fisiológicos para adaptarse a ellos. Por lo tanto, el estudio y monitoreo de las poblaciones de aves marinas es esencial para identificar y cuantificar cambios en el ambiente y sobre los animales y determinar estrategias de manejo y conservación adecuadas. Así, los datos fisiológicos se utilizan cada vez más para monitorear las poblaciones silvestres de aves marinas frente a entornos que cambian rápidamente (Cooke et al., 2013, Madliger & Love, 2015).

En general, los análisis sanguíneos se basan en los componentes celulares de la sangre y en los análisis del plasma. La bioquímica sanguínea constituye junto a la hematología la base fundamental del diagnóstico clínico de las enfermedades, permitiendo evaluar el estado de salud y nutricional de los individuos. En la actualidad, la evaluación de parámetros sanguíneos resulta una herramienta útil que permite detectar tempranamente cambios en el estado de los individuos antes que los mismos se manifiesten negativamente en la supervivencia o capacidad

reproductiva de los organismos (Wikelski & Cooke, 2006), así el uso de indicadores fisiológicos permiten la detección temprana de cambios ambientales y favorecen la toma de medidas para mitigarlos.

El plasma es una solución acuosa en la que se transportan células, proteínas plasmáticas o séricas, sales inorgánicas, aminoácidos, vitaminas, hormonas, lípidos, carbohidratos entre otros compuestos. Los parámetros bioquímicos del plasma contribuyen sobre todo al conocimiento de la condición física y del estado nutricional ya que están directamente relacionados con la dieta y la composición de los alimentos ingeridos (Brown, 1996). Entre los principales componentes del plasma, los de mayor relevancia relacionados con el estado nutricional son la glucosa, triglicéridos, colesterol, ácido úrico, urea y las proteínas plasmáticas.

Los lípidos suministran ácidos grasos esenciales, facilitan la absorción de vitaminas liposolubles, son precursores de muchas hormonas (Harrison et al., 1994) y proveen la fuente de almacenamiento de energía más eficiente, aportando el doble de densidad calórica que las proteínas o carbohidratos (Griminger, 1986). Así, los lípidos proveen energía en los periodos de mayor demanda energética y menor disponibilidad de alimento como ocurre en el invierno y durante el periodo reproductivo de las aves. Durante estos periodos, los lípidos pueden ser catabolizados preferentemente antes que las reservas proteicas (Whyte & Bolen, 1984). Los lípidos del plasma son una mezcla compleja que incluye principalmente triglicéridos y colesterol. El colesterol se encuentra en casi todas las células y fluidos corporales de los animales, es sintetizado y degradado en el hígado y contribuye a la absorción intestinal de nutrientes, debido a que es parte de los ácidos biliares y actúa en la construcción de las células de las membranas, especialmente durante el crecimiento (Griminger, 1986). Las concentraciones de colesterol en las aves pueden verse modificados según el sexo, la edad (García et al., 2010), y tipo de dieta, siendo menor en plasma cuanto mayor es el contenido de proteínas de esta (Lewandoski et al., 1986).

Los triglicéridos están formados por glicerina ligada a ácidos grasos y constituyen las reservas de grasa del organismo. En muchas especies de aves se ha visto que los niveles de triglicéridos

del plasma se correlacionan positivamente con la masa corporal, siendo considerados como un índice de condición corporal (Masello & Quillfeldt, 2004). Las grasas contienen más del doble de energía por gramo que los carbohidratos, y por ende son el combustible ideal para el ejercicio prolongado cuando la provisión de alimentos es limitada.

Entre los carbohidratos, la glucosa representa la fuente de energía celular, refleja la condición nutricional, y sus valores en sangre dependen del tipo y de la calidad de alimentación. La glucosa se obtiene a partir de la dieta (postprandial: después de la ingesta) o en periodos de ayuno y/o de deficiencia nutricional mediante la gluconeogénesis de las reservas de glucógeno, la cual desvía los aminoácidos utilizados en el crecimiento y la producción para la síntesis de glucosa. Este carbohidrato es clave tanto para el funcionamiento del sistema nervioso central, como para el de células y tejidos (Castellini & Rea, 1992), por lo que su concentración en sangre es altamente regulada y su nivel permanece dentro de unos límites estrechos (Castellini & Rea, 1992). La variación en la concentración sanguínea entre distintas especies de aves está dada principalmente por el tamaño del ave, relacionado con su tasa metabólica y con el hábito alimenticio (Harr, 2002). Se ha observado que las aves granívoras presentan menores valores de glucosa en comparación con aves de similar tamaño que poseen una dieta carnívora, debido a diferencias en el metabolismo de la insulina y el glucagón (Harr, 2002). Distintos factores fisiológicos y ambientales tales como la edad (Miguel Ferrer et al., 2017), el estrés (Scope et al., 2002), el ayuno (Harr, 2002) y el fotoperiodo (Lumeij et al., 1987) pueden influenciar los valores individuales de glucosa dentro de una misma especie. A su vez, el aumento o la disminución de las concentraciones de este metabolito puede relacionarse con condiciones patológicas como la disfunción hepática y la diabetes mellitus o pancreatitis (Harrison et al., 1994).

Las proteínas totales son un grupo de moléculas esenciales muy importantes para la fisiología animal. Desempeñan múltiples funciones incluyendo el mantenimiento del balance hídrico entre la sangre y los tejidos, la producción de anticuerpos e intervienen en la respuesta inflamatoria y en el control de la infección. La estimación de las proteínas plasmáticas es utilizada para evaluar el estado general y nutricional de las aves. Los niveles bajos plasmáticos

en aves (<2.5 g/ dl) pueden reflejar enfermedades crónicas, estrés o desnutrición, en tanto que altos valores (>5 g/dl) se encuentran durante infecciones agudas (Lewandoski et al., 1986).

La hematología aviar incluye análisis de los eritrocitos (glóbulos rojos), leucocitos (glóbulos blancos) y trombocitos (plaquetas). Los eritrocitos son los responsables del transporte de oxígeno desde y hacia los tejidos corporales. Una medida fácil y objetiva de determinar el número de eritrocitos en la muestra es el volumen del paquete celular o hematocrito (HTO), el cual es la cantidad relativa del volumen de glóbulos rojos sobre el volumen total de sangre. El HTO es considerado proporcional a la actividad metabólica durante un periodo de días y semanas previas al muestreo de sangre (Carpenter, 1975; Ots et al., 1998). Valores bajo de HTO son indicativos de infecciones bacterianas y desordenes gastrointestinales (Dein, 1986) o pueden reflejar deficiencias nutricionales o minerales (Sturkie & Griminger, 1986), por lo cual la proporción de glóbulos rojos brinda una medida general de condición sanitaria. En las aves el HTO varía entre especies según el tipo de hábitos, siendo mayor en especies voladoras y buceadoras en comparación a galliformes (Balasch et al., 1974). A su vez, dentro de las aves marinas, se observó que las aves estrictamente buceadoras como los pingüinos presentan valores de hematocrito más altos que aves voladoras del mismo ambiente como el Petrel de las Tormentas (*Oceanites oceanicus*) y el Gaviotín Antártico (*Sterna vittata*) (Myrcha & Kostelecka-Myrcha, 1980). Por otro lado, en aves marinas también se encontró una fuerte correlación entre la edad y el hematocrito, siendo mayor en adultos que en pichones, lo que indicaría una mayor demanda de oxígeno en los adultos (Work, 1996).

Los leucocitos forman parte del sistema inmunitario celular de los animales, siendo su principal función la defensa contra organismos patógenos. Existen dos tipos de leucocitos: los fagocitos (heterófilos, eosinófilos, basófilos y monocitos), involucrados en la respuesta innata, y los linfocitos, involucrados en la respuesta adquirida. La estimación total y la cantidad relativa de los diferentes tipos de leucocitos en la sangre periférica ha sido usada para estudiar la salud y la condición de las aves (Davis et al., 2008).

El conteo total leucocitario (CLT) se usa como índice para evaluar la función defensiva y como indicador de la condición física general del individuo. Este parámetro presenta gran variabilidad en sus intervalos de referencia entre distintas especies de aves (Campbell & Ellis, 2007). A su vez, el perfil leucocitario (número relativo de los diferentes tipos de leucocitos en sangre periférica) ha sido usado para estudiar la salud y la condición de las aves (revisión en Davis et al., 2008), debido a que puede indicar condiciones de supresión o excitación del sistema inmune (Norris & Evans 2000; D'Amico et al., 2010; Cirule et al., 2012; Nebel et al., 2012).

En relación a los leucocitos, los heterófilos son los granulocitos más abundantes en muchas aves y tienen una función crucial en el control de las infecciones bacterianas y participan en las infecciones virales y en inflamaciones leves (Campbell & Ellis, 2007). Los linfocitos, junto con los heterófilos, son los leucocitos más abundantes en las aves y su incremento evidencia la presencia de enfermedades parasitarias y crónicas, en tanto que su disminución está relacionada a enfermedades virales (Eeva et al., 2005). Los monocitos son los leucocitos de mayor tamaño (Campbell & Ellis, 2007) y su principal función es la fagocitosis de restos de tejidos y de patógenos tales como hongos y protozoos (Kerr, 2002). Estas células están también íntimamente involucradas en el sistema inmune. El aumento de monocitos está asociado a enfermedades crónicas, particularmente con condiciones inflamatorias (Kerr, 2002). Por último, las células blancas menos abundantes en las aves son los eosinófilos y los basófilos. Mientras que los eosinófilos se relacionan con infecciones parasitarias, los basófilos participan en reacciones de inflamación aguda (Maxwell & Robertson, 1998).

Para interpretar los resultados de los parámetros hematológicos y bioquímicos mencionados es necesario determinar el rango de variación de los datos obtenidos. De esta manera es fundamental disponer de valores de referencia para la especie bajo estudio que permitan diferenciar individuos saludables de aquellos que pudieran estar enfermos y/ o “estresados”. A su vez, los valores o rangos de referencia sirven como base para futuros estudios comparativos entre especies y evaluaciones ambientales. Olsen y Col. (2002) señalan que los rangos normales de referencia no están disponibles para la mayoría de las especies de aves silvestres, y que esta información es muy útil para evaluar situaciones imprevistas o casos individuales de anomalías

patológicas. Sin embargo, son escasos los rangos de referencia de valores hematológicos y bioquímicos disponibles para aves marinas silvestres (Mallory et al., 2010), perteneciendo la mayoría de ellos a miembros de la familia Spheniscidae (Rosa et al., 1993; Vleck et al., 2000; D'Amico et al., 2014), hecho que se manifiesta aún más en estudios de ambientes antárticos.

El Cormorán Antártico (*Phalacrocorax bransfieldensis*) es un miembro fundamental y un importante indicador de la estructura trófica del ecosistema marino antártico debido a que es una de las pocas especies de predadores tope que se alimentan de peces demersales (Casaux & Barrera-Oro, 1993). Durante los últimos dos siglos el ecosistema marino antártico ha estado bajo presión de la caza y sobreexplotación de los recursos pesqueros que provocaron el colapso del stock de muchas especies de peces y de poblaciones enteras de predadores tope (Ainley & Blight, 2009; Tejedo et al., 2011). Muchas de las consecuencias resultantes de estos cambios en este ecosistema altamente vulnerable permanecen aún desconocidas (Tejedo et al., 2011). En este contexto, las poblaciones de Cormorán Antártico de las Islas Shetland del Sur (ISS) y de la Península Antártica (PA) han mostrado distintos esfuerzos de forrajeo, performance reproductiva y composición de sus dietas (Casaux, 2013), lo que parece estar relacionado con diferentes escenarios de explotación pesquera entre ambas áreas (Casaux, 2013; Casaux & Barrera-Oro, 2016), la cual fue fuertemente desarrollada en las ISS y ausente en la PA. De esta manera, a través de la evaluación de parámetros sanguíneos, en este estudio se evalúa la condición de salud y el estado nutricional del Cormorán Antártico y, si estos parámetros reflejan un potencial efecto del desarrollo de las pesquerías históricas sobre estas poblaciones.

OBJETIVOS

El objetivo general de este capítulo es establecer valores de referencia de parámetros sanguíneos relacionados con la condición de salud y estado nutricional del Cormorán Antártico y, además, evaluar su potencial relación con el cambio ambiental causado por la pesquería comercial. Para esto nos propusimos obtener los valores de parámetros inmunológicos y bioquímicos del plasma en colonias de Cormorán Antártico en zonas con modificación de la oferta trófica por extracción

pesquera (Isla Nelson, ISS) y en zonas no afectadas por las pesquerías (Costa Danco, PA) y evaluar las comparaciones entre áreas.

Bajo este contexto, la hipótesis de trabajo fue que los valores de los parámetros sanguíneos serán diferentes entre zonas, y las predicciones planteadas fueron que:

Los cormoranes que reproducen en áreas con modificación de la oferta alimentaria (ISS) presentaran peor estado corporal y nutricional, reflejado en menores concentraciones de carbohidratos, lípidos y proteínas

Los cormoranes de las ISS presentaran una menor condición de salud, reflejado en un mayor índice de estrés fisiológico, menores valores de hematocrito y supresión del sistema inmune

METODOLOGÍA

RECOLECCION DE DATOS

La recolección de muestras para la obtención de parámetros fisiológicos se efectuó en la colonia ubicada en Punta Armonía en la Isla Nelson, ISS y en tres colonias ubicadas a lo largo de la Costa Danco, PA.

Punta Armonía, Isla Nelson, ISS

Entre el 11 de diciembre de 2015 y el 28 de enero de 2016 en Punta Armonía se obtuvo un total de 60 muestras de sangre de cormoranes adultos, con una frecuencia de recolección semanal. Sin embargo, debido a problemas para la conservación de las muestras a -20 °C por falta de electricidad, solo se lograron conservar 14 muestras de plasma. Al no requerir de un protocolo de conservación específico, las muestras de Hematocrito (HTO) y frotis sanguíneo, no fueron afectadas por dicho problema.

Costa Danco, PA

La recolección de muestras sanguíneas en las colonias de Costa Danco, PA, se realizó durante las temporadas reproductivas 2016 y 2018. Debido a dificultades logísticas, en 2016 la toma de muestras se circunscribió al 18 y 23 de enero y se recolectaron 10 muestras de sangre en la colonia de Punta Py (PP) y 10 en la de Isla Midas (IM). En la temporada 2018 los muestreos se desarrollaron en las colonias de IM, PP y Cabo Herschel (CH) entre el 13 de enero y el 15 de febrero. En total se recolectaron 42 muestras de sangre (PP= 14; IM= 16, CH= 12). La recolección de muestras en cada colonia estuvo altamente determinada y limitada por la posibilidad de navegación hacia las colonias, por lo cual la frecuencia de muestreo varió entre 7 a 10 días.

OBTENCION Y PROCESAMIENTO DE MUESTRAS SANGUINEAS

La toma de muestras se desarrolló en individuos reproductores de ambos sexos criando pichones de entre 15 y 40 días de edad aproximadamente. La captura de los individuos se realizó a mano excepto en aquellos nidos donde estos no defendían el nido, utilizándose en esos casos para la captura una red de copo.

A cada individuo se le extrajo entre 1 y 3 ml. de sangre de la vena radial (ala) con jeringas descartables heparinizadas con agujas 23G (Figura 3.1). El tiempo entre la captura del individuo y la extracción de sangre nunca fue mayor a los 5 minutos (tiempo de manipulación); sin embargo, este tiempo fue registrado y tenido en cuenta en el análisis de los datos. La sangre se almacenó en tubos eppendorf de 1.5 ml. y se mantuvo en frío hasta su posterior procesamiento, el que siempre ocurrió antes de las cinco horas de extracción. Luego de la extracción se tomó el peso del adulto y de los pichones con balanzas manuales (Pesola).



Figura 3.1: Extracción de sangre con jeringa de la vena radial (ala) de un cormorán.

Al arribar al laboratorio una pequeña fracción de sangre fresca se colectó en micro capilares heparinizados para la medición del hematocrito. Con otra gota de sangre fresca se preparó un frotis sanguíneo, el cual fue fijado con alcohol etílico 96%v/v durante 15 minutos y teñido con Tinción 15 (Biopur). El resto de la sangre fue centrifugada a 5000 r.p.m. por 20 minutos para separar el plasma de la fracción celular. El plasma fue conservado en tubos eppendorff a -20°C hasta el posterior análisis de los parámetros bioquímicos en el laboratorio.

ANÁLISIS DE LABORATORIO

Las concentraciones bioquímicas de proteínas totales, lípidos (triglicéridos y colesterol) y carbohidratos (glucosa) se midieron con espectrofotómetro y kits comerciales. Con métodos colorimétricos se obtuvieron los valores de proteínas totales (gr./dl.) (reacción de BIURET) y mediante métodos enzimáticos se determinaron el colesterol (mg/dl), los triglicéridos (mg./dl.) y la glucosa (mg./dl.). Con este fin, se utilizó un analizador de bioquímica automático Architect

i2000 (Abbott Diagnostics, Illinois, USA) en un laboratorio de análisis clínicos veterinarios (Medlab, Puerto Madryn).

Para medir el hematocrito se centrifugaron microcapilares (75 mm.) heparinizados a 12000 r.p.m. por 10 minutos. Una vez separada la fracción celular del plasma, se utilizó una regla de lectura de micro hematocrito para la obtención del porcentaje de glóbulos rojos en el volumen total de sangre.

A partir de los frotis y bajo microscopio óptico se estimó la cantidad total de leucocitos (CTL) y se realizó el conteo diferencial leucocitario (CDL). Para el CLT se contó el número de leucocitos en 10 campos visuales con una densidad homogénea de células a 400x (Hale & Briskie, 2007). Para el CDL se diferenciaron y se contaron los diferentes tipos de células blancas (basófilos, eosinófilos, heterófilos, linfocitos y monocitos) hasta llegar a los 100 leucocitos, a 1000x de magnificación con aceite de inmersión (Campbell, 1995). La lectura de los frotis y el recuento de leucocitos se realizó siguiendo un patrón de guarda griega que abarcó todo el ancho del frotis, obteniéndose la razón heterófilos/linfocitos (H/L), medida reconocida como un indicador de estrés fisiológico.

ANÁLISIS DE DATOS

Los análisis estadísticos comenzaron con una exploración gráfica de los datos con el fin de valorar posibles outliers. Los valores de referencia se determinaron mediante estadística descriptiva reportando el promedio, el desvío estándar, y el valor mínimo y máximo de cada parámetro. Dentro de cada área se evaluó el potencial efecto del sexo sobre los parámetros bioquímicos mediante Modelos Lineales (ML) que incorporaron esta variable como explicativa y fija y el parámetro sanguíneo como variable respuesta.

Se evaluó el ajuste del modelo con gráficos de residuos para la homogeneidad de varianzas y la prueba de Shapiro-Wilk para normalidad con un nivel de significancia de 0,05. Cuando los modelos no cumplieron con el supuesto de normalidad de los residuos se transformaron las variables respuesta mediante el logaritmo natural (ln). Dado que para los cormoranes de la PA

se disponía de tres colonias y de dos temporadas de muestreo, estas variables se consideraron como efectos aleatorios y se utilizaron Modelos Lineales Mixtos (MLM). La significancia de los términos aleatorios fue evaluada por medio de pruebas de máxima verosimilitud y los términos no significativos fueron removidos (Zuur et al., 2009).

Para las variables hematológicas el efecto del sexo dentro de cada sitio se evaluó mediante Modelos Lineales Generalizados (MLG) con distintas distribuciones según el tipo de variable respuesta (Crawley, 2012; Zuur et al., 2009). Para el CLT se utilizó una distribución de Poisson por ser una variable de conteo, en tanto que la proporción de cada tipo de leucocito se ajustó según una distribución binomial. Finalmente, para la relación H/L se utilizó una distribución Normal. Cuando los modelos lineales generalizados con distribución Binomial y Poisson presentaron sobredispersión se ajustaron los modelos utilizando la familia de distribución cuasibinomial o cuasipoisson respectivamente (Zuur et al., 2009). Al igual que para los parámetros bioquímicos, para los análisis hematológicos de la PA se agregaron los efectos aleatorios del año y la colonia y se utilizaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGM).

Para realizar la comparación de los parámetros bioquímicos entre zonas se utilizaron ML con la interacción sexo*zona de reproducción como variable explicativa fija y el parámetro bioquímico como variable respuesta. Para estos análisis los datos provenientes de los dos años de muestreo de la PA se unificaron con el fin de aumentar el tamaño muestral. Los análisis se realizaron con el paquete estadístico R Versión 3.1 (R Development Core Team, 2010).

RESULTADOS

PARÁMETROS HEMATOLÓGICOS DEL CORMORÁN ANTARTICO EN PUNTA ARMONÍA, ISS

Parámetros bioquímicos

Se obtuvieron los valores de las proteínas totales (g./dl.), glucosa (mg./dl.), colesterol (mg./dl.) y triglicéridos (mg./dl.) de 14 adultos reproductores de ambos sexos (M=7, H=7). En la Tabla 3.1 se muestran los promedios y sus desvíos, y el rango de valores de cada parámetro. El único parámetro que difirió entre sexos fue el colesterol ($F = 14,71$; $p = 0,002$), siendo su concentración mayor en los machos (Figura 3.1).

Tabla 3.1: Valores de metabolitos plasmáticos de adultos de ambos sexos del Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS, durante la estación reproductiva 2016.

	Machos		Hembras		F	p
	Media \pm DS	Rango	Media \pm DS	Rango		
Proteínas totales (g./dl.)	3,39 \pm 0,31	2,90-3,80	3,45 \pm 0,40	3,20-3,80	0,11	0,69
Glucosa (mg./dl.)	217,57 \pm 18,75	198,00-51,00	214,00 \pm 15,96	200,00-242,00	0,13	0,72
Colesterol (mg./dl.)	283,80 \pm 30,96	23,00-335,00	226,67 \pm 20,73	208,00-253,00	14,71	0,002
Triglicéridos (mg./dl.)	116,86 \pm 25,14	93,00-170,00	121,67 \pm 47,62	85,00-206,00	0,05	0,82

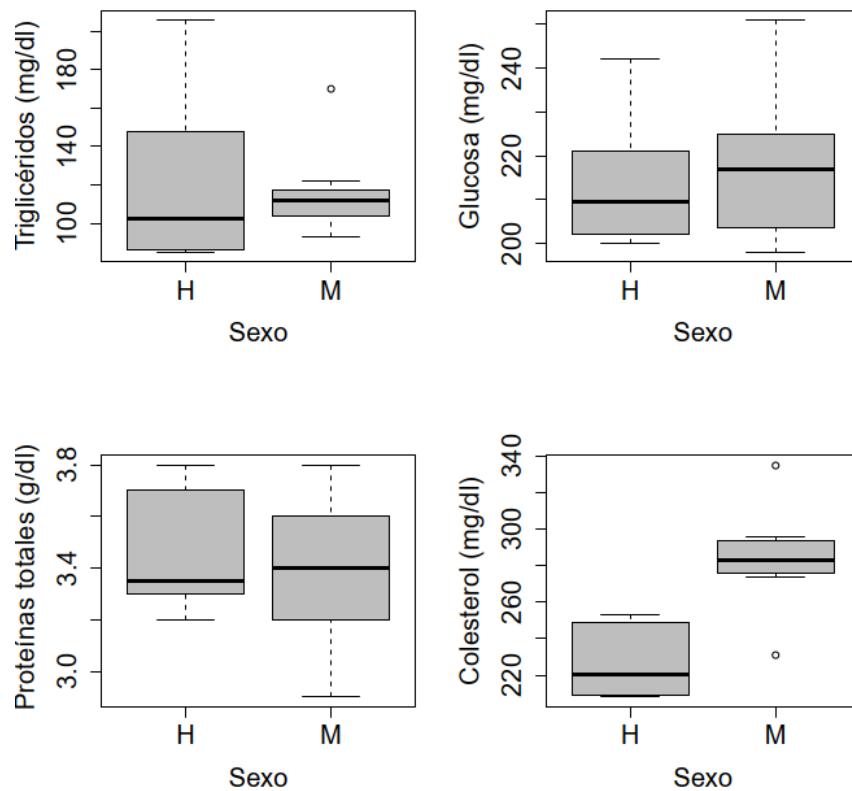


Figura 3.1: Concentraciones de metabolitos en plasma sanguíneo de machos y hembras del Cormorán Antártico de Punta Armonía, ISS. (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

Parámetros inmunológicos

Se analizó un total de 45 frotis correspondientes a adultos de ambos sexos (M= 27, H=18) a partir de los cuales se diferenciaron y cuantificaron los tipos leucocitarios (Figura 3.2).

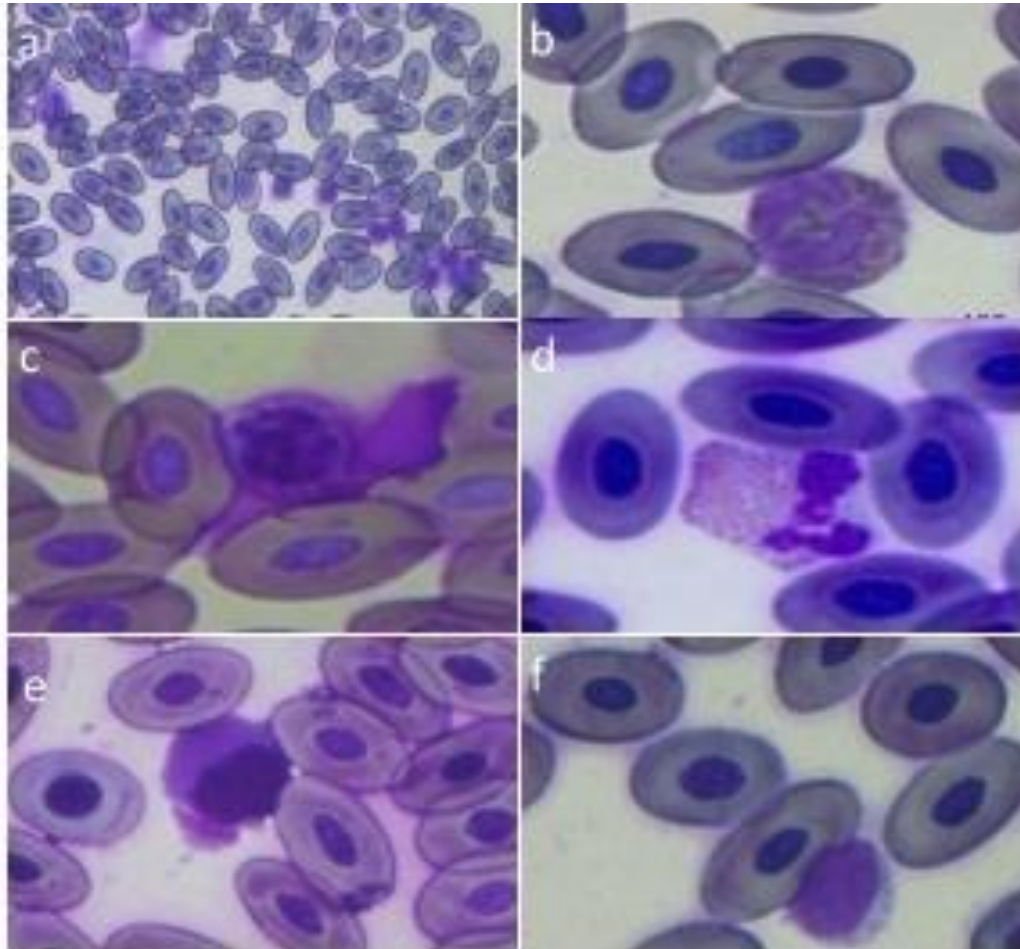


Figura 3.2: Leucocitos de Cormorán Antártico. a) Leucocitos rodeados de eritrocitos (400 X), b) heterófilo, c) basófilo, d) eosinófilo, e) monocito, f) linfocito. (1000 X)

El CLT para las hembras ($68,58 \pm 64,73$) y machos ($85,65 \pm 38,09$) difirió significativamente ($LRT=6,37$; $p=0,03$) (Figura 3.3). Los leucocitos más abundantes en ambos sexos fueron los heterófilos, seguidos por los linfocitos, en tanto que las células con menor presencia fueron los basófilos (Tabla 3.2).

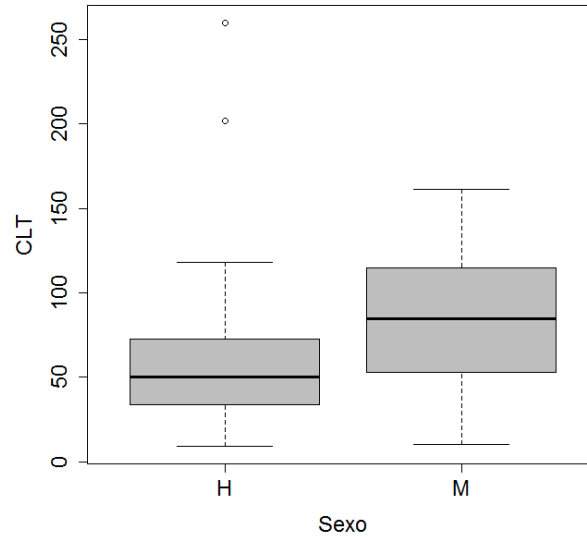


Figura 3.3: Valores del Conteo Leucocitario Total (CLT) para machos y hembras de Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS. (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valores máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

Tabla 3.2: Perfil leucocitario de hembras y machos de Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS, durante la temporada reproductiva 2016.

	Machos		Hembras		F	p
	Media \pm DS	Rango	Media \pm DS	Rango		
Heterófilos (%)	56,37 \pm 9,77	37,84-66,02	57,23 \pm 13,60	39,41-71,17	0,08	0,76
Linfocitos (%)	24,29 \pm 7,96	17,65-46,47	29,35 \pm 11,50	11,61-42,57	3,17	0,08
Eosinófilos (%)	10,15 \pm 7,30	0,00-20,59	7,01 \pm 3,92	1,94-25,00	3,45	0,04
Monocitos (%)	8,77 \pm 4,29	0,00-13,73	6,17 \pm 3,87	1,92-15,17	4,33	0,03
Basófilos (%)	0,42 \pm 0,68	0,00-7,87	0,25 \pm 0,54	0,00-2,68	1,07	0,30
H/L	2,65 \pm 1,12	0,82-2,75	2,45 \pm 1,48	0,88-4,77	0,26	0,60

Los heterófilos, linfocitos y basófilos no presentaron diferencias significativas entre machos y hembras, en tanto que los eosinófilos y monocitos fueron significativamente más numerosos en los machos (Tabla 3.2), y la relación H/L fue similar en hembras y machos (Figura 3.4).

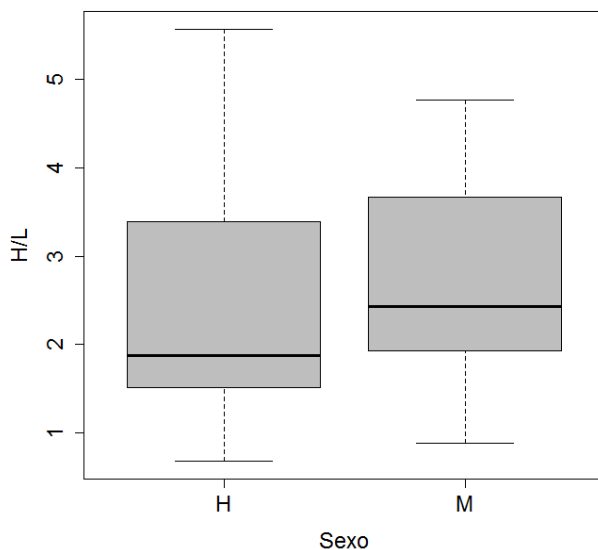


Figura 3.4: Relación Heterófilos/ Linfocitos para machos y hembras adultos de Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS. (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valore máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

Los valores promedio del hematocrito fueron similares ($F=0,08$; $p=0,77$) en hembras ($53,55 \pm 5,66$) y machos ($54,02 \pm 4,77$) (Figura 3.5).

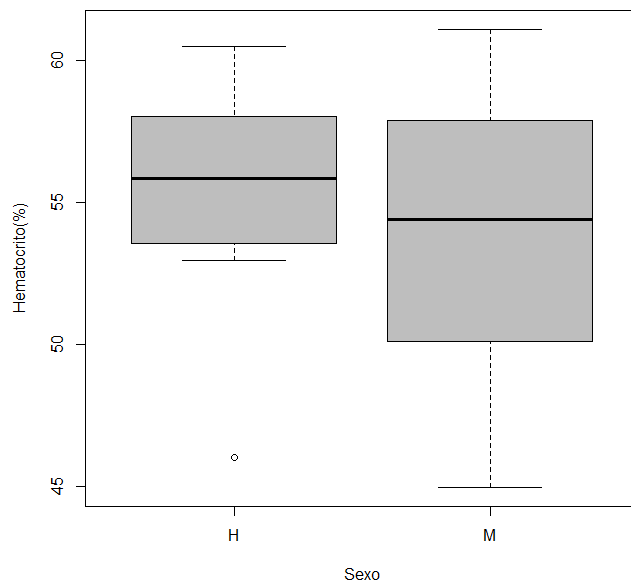


Figura 3.5: Valores de hematocrito (%) para machos y hembras de Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valore máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

PARÁMETROS HEMATOLÓGICOS DEL CORMORÁN ANTARTICO EN COSTA DANCO, PA

Parámetros bioquímicos

Se analizaron y determinaron los valores de los parámetros bioquímicos de 34 machos y 24 hembras reproductores de tres colonias de la Costa Danco, PA (Tabla 3.3). Los parámetros considerados no difirieron significativamente en función del sexo de los individuos (Figura 3.6). Sin embargo, el año tuvo un efecto significativo sobre las concentraciones de colesterol (L.ratio= 6,44; p=0,01) y proteínas totales (L.ratio= 5,63; p= 0,01).

Tabla 3.3: Valores de metabolitos plasmáticos de adultos de ambos sexos del Cormorán Antártico en Costa Danco, PA, incluyendo las temporadas reproductivas 2016 y 2018.

	Machos		Hembras		F	p
	Media ± DS	Rango	Media ± DS	Rango		
Proteínas totales (g./dl.)	2,94±0,53	1,90-40,00	2,93±0,51	2,00-3,80	0,00	0,98
Glucosa (mg./dl.)	186,38±30,67	112,00-246,00	172,38±27,88	113,00-240,00	3,15	0,08
Colesterol (mg./dl.)	217,41±5,28	137,00-348,00	216,75±48,70	115,00-284,00	0,00	0,95
Triglicéridos (mg./dl.)	124,79±40,94	55,00-252,00	139,75±44,72	81,00-245,00	1,73	0,19

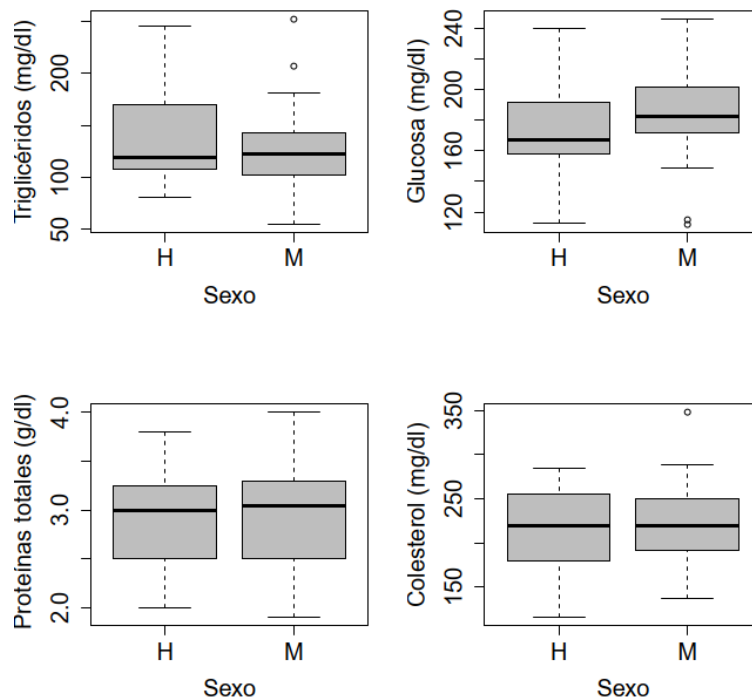


Figura 3.6: Concentraciones de metabolitos en plasma sanguíneo de machos y hembras de Cormorán Antártico de Costa Danco, PA (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valore máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

Parámetros inmunológicos

Se analizó un total de 62 frotis sanguíneos (M= 38, H= 24). El CLT en hembras ($57,33 \pm 23,19$) y machos ($48,95 \pm 20,72$) no difirió significativamente ($F= 2,17$; $p= 0,14$) (Figura 3.7). Los heterófilos y los linfocitos fueron los glóbulos blancos más abundantes en ambos sexos (Tabla 3.4). Lo eosinófilos fueron los únicos glóbulos blancos que presentaron diferencias significativas entre sexos ($F= 0,24$; $p= 0,04$). La relación H/L no presentó diferencias entre sexos (Figura 3.8).

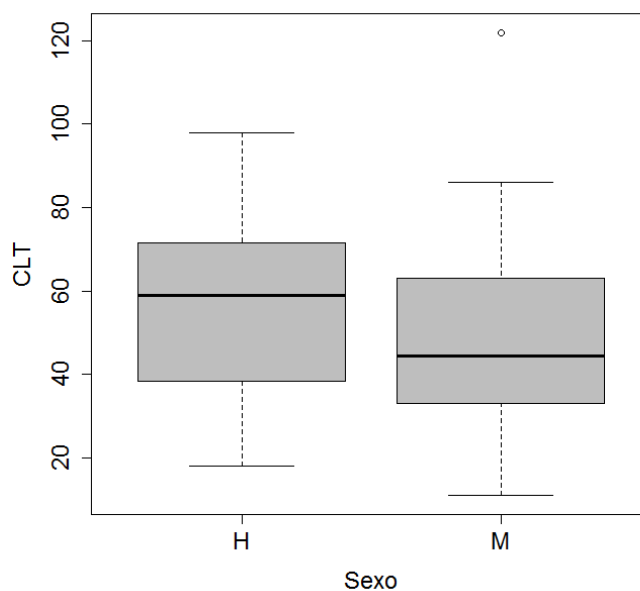


Figura 3.7: Valores del Conteo Leucocitario Total (CLT) para machos y hembras del Cormorán Antártico en Costa Danco, PA.: (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valore máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

Tabla 3.4: Perfil leucocitario para hembras y machos de Cormorán Antártico de Costa Danco, PA, durante las temporadas reproductivas 2016 y 2018.

Parámetro	Machos		Hembras		F	p
	Media \pm DS	Rango	Media \pm DS	Rango		
Heterófilos (%)	53,95 \pm 8,36	33,98-68,63	53,40 \pm 8,65	37,84-66,02	0,10	0,74
Linfocitos (%)	32,44 \pm 9,25	12,00-55,75	33,56 \pm 7,58	17,65-46,47	0,29	0,58
Eosinófilos (%)	8,40 \pm 4,60	1,83-22,00	7,72 \pm 6,25	0,00-20,59	0,24	0,04
Monocitos (%)	4,86 \pm 3,70	0,00-20,72	4,90 \pm 3,38	0,00-13,73	0,08	0,97
Basófilos (%)	0,35 \pm 0,74	0,00-2,91	0,56 \pm 1,64	0,00-7,87	0,38	0,53
H/L	1,88 \pm 0,87	0,68-5,00	1,71 \pm 0,58	0,82-2,75	0,75	0,38

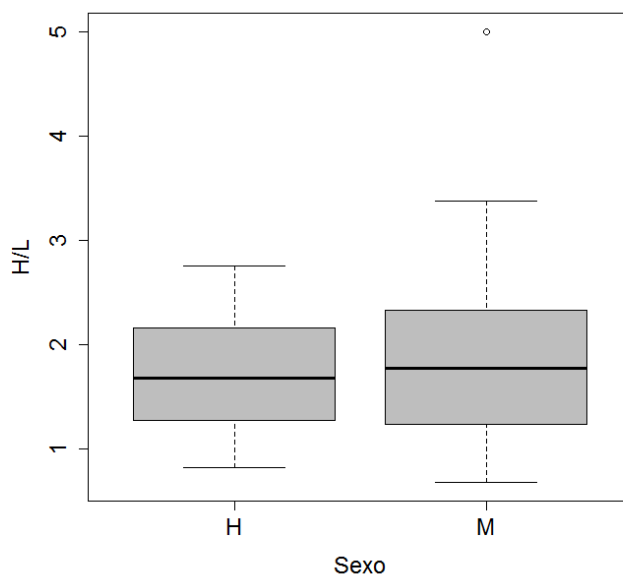


Figura 3.8: Relación Heterófilos/Linfocitos para machos y hembras adultos de Cormorán Antártico en Costa Danco, PA. (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

Los valores promedio del hematocrito de machos ($52,67 \pm 3,74$) y hembras ($52,02 \pm 4,70$) no difirieron significativamente ($F = 0,36$; $p=0,54$) (Figura 3.9).

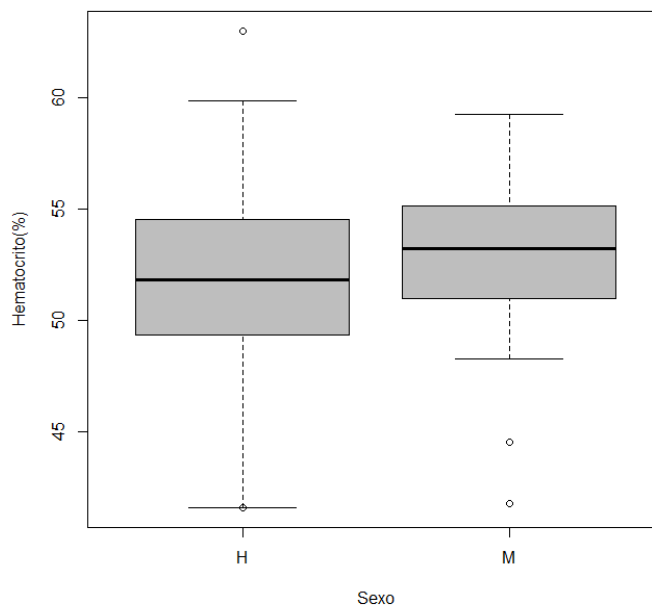


Figura 3.9: Valores de hematocrito (%) para machos y hembras de Cormorán Antártico en Costa Danco, PA (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valore máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

COMPARACIÓN PARÁMETROS SANGUÍNEOS CORMORÁN ANTÁRTICO DE PUNTA ARMONÍA, ISS, Y COSTA DANCO, PA.

Parámetros bioquímicos

Machos y hembras de Cormorán Antártico de Punta Armonía, ISS, presentaron una mayor concentración de proteínas totales ($F=10,41$; $p= 0,02$) y de glucosa ($F=16,60$; $p<0,00$) que sus congéneres de la PA. En relación al colesterol, los machos de la PA presentaron concentraciones

menores que los machos de las ISS ($F=4,32$; $p= 0,04$). La concentración de triglicéridos no difirió significativamente entre zonas para ninguno de los sexos (Figura 3.10).

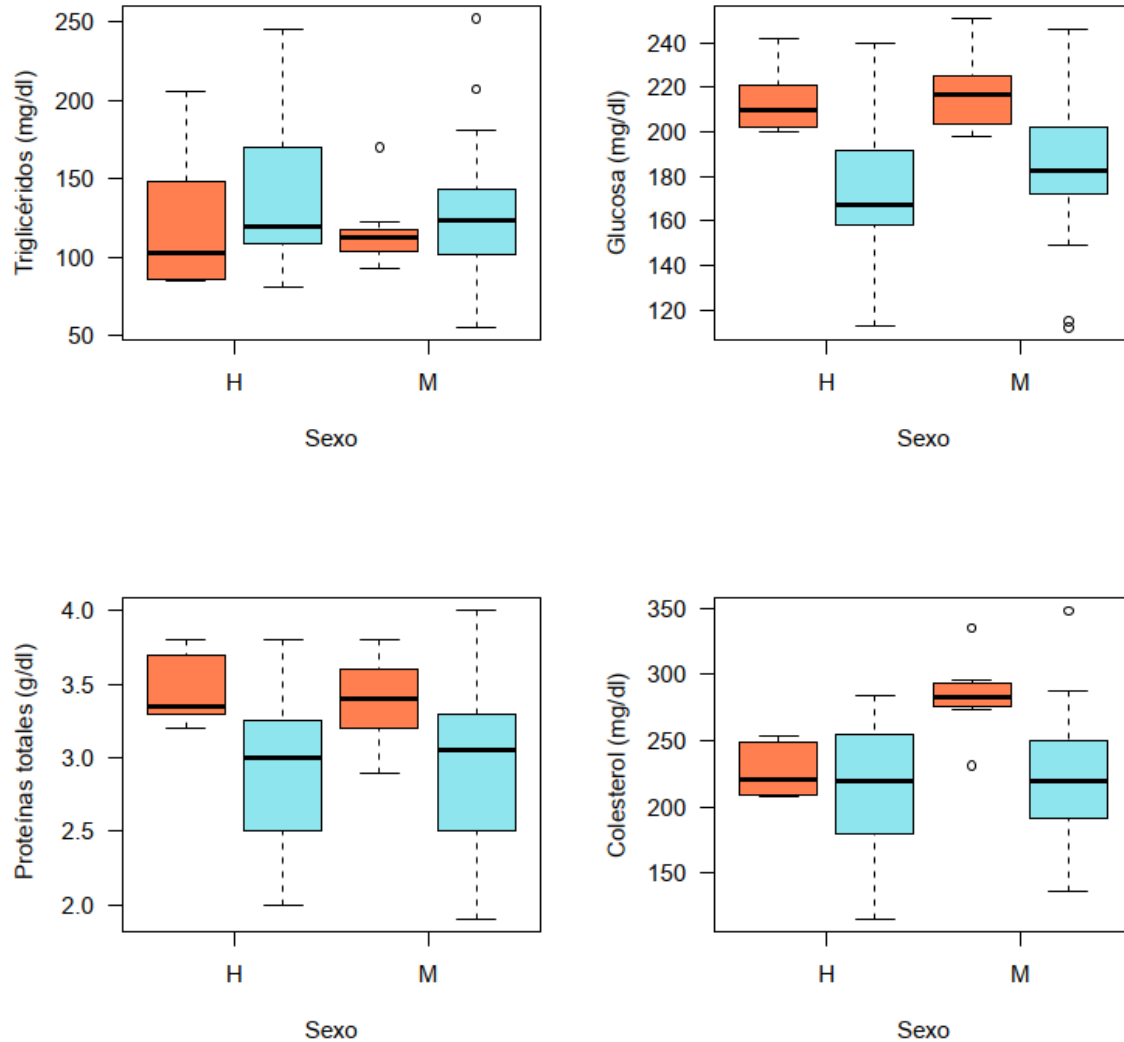


Figura 3.10: Concentraciones de metabolitos en plasma sanguíneo de machos y hembras del Cormorán Antártico de Costa Danco, PA (celeste) y Punta Armonía, ISS (naranja) (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

Parámetros inmunológicos

El CLT fue significativamente mayor en los machos de Punta Armonía que en los de Costa Danco ($F= 2,91$; $p=0,04$), en tanto que no se observaron diferencias entre hembras de ambas localidades (Figura 3.11) (Figura 3.11).

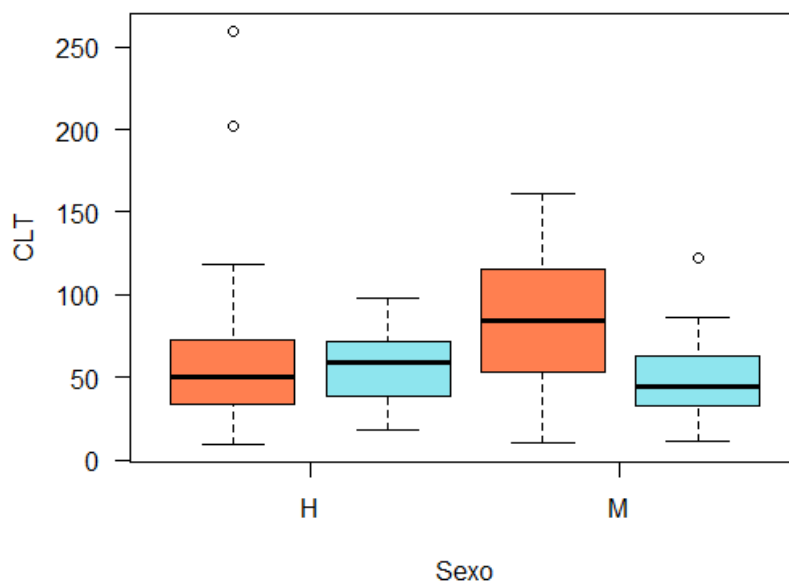


Figura 3.11: Valores del conteo leucocitario total (CLT) para machos y hembras de Cormorán Antártico en Costa Danco, PA (celeste) y Punta Armonía, ISS (naranja). (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valores máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

La proporción de los linfocitos ($F=13,74$; $p<0,001$) y de los monocitos ($F= 13,13$; $p< 0,01$) fue menor y mayor respectivamente que en los individuos de Costa Danco. A su vez, el recuento de heterófilos fue menor en los adultos de ambos sexos de la PA ($F=2,81$; $p=0,04$). Los eosinófilos y basófilos no difirieron significativamente entre zonas.

La relación H/L fue menor en machos y hembras que nidifican en la PA ($F=14,49$; $p< 0,001$) (Figura. 3.12). Los valores promedio del hematocrito fueron menores para los adultos reproductores de la PA, independientemente del sexo del adulto ($F=3,25$; $p= 0,01$) (Figura 3.12).

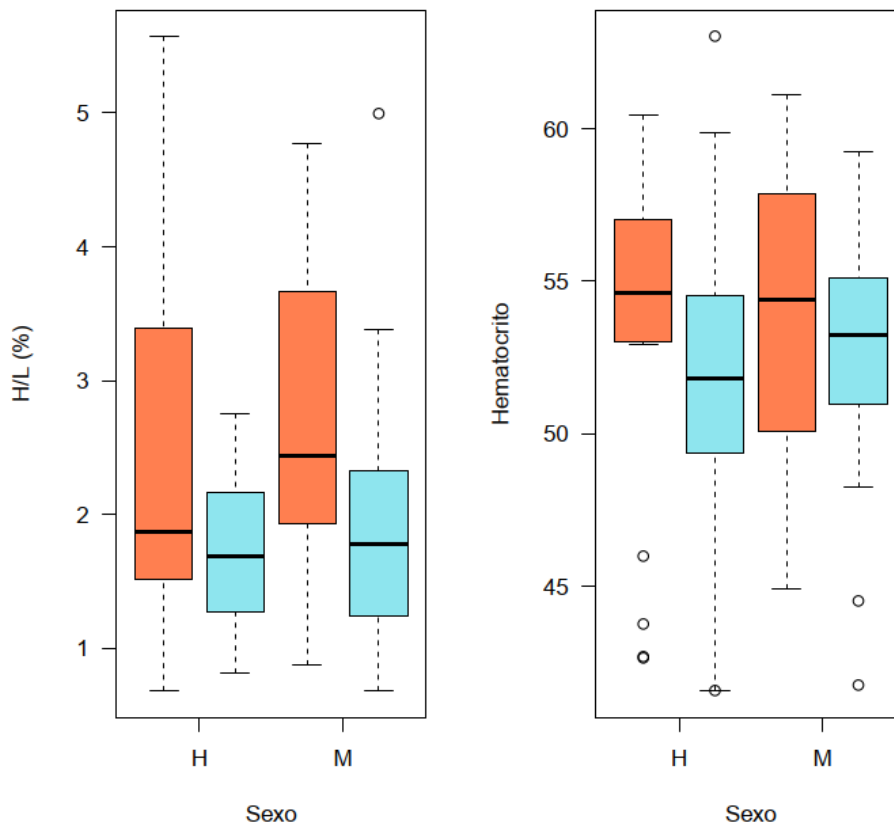


Figura 3.12: Relación Heterófilos/Linfocitos para machos y hembras adultos de Cormorán Antártico en Costa Danco, PA (celeste) y Punta Armonía, ISS (naranja). (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

DISCUSIÓN

En este estudio se reportan por primera vez valores bioquímicos y hematológicos para individuos de ambos sexos del Cormorán Antártico de colonias afectadas de modo diferente por la actividad pesquera histórica. De esta manera, esta información puede ser considerada como valores de base para establecer los primeros rangos fisiológicos de referencia para esta especie, y pueden ser una herramienta indispensable para incorporar en las evaluaciones de los posibles impactos ambientales sobre estos cormoranes y, consecuentemente, como indicadores de cambios ambientales.

PARÁMETROS BIOQUÍMICOS DEL CORMORÁN ANTÁRTICO

Los valores de los parámetros bioquímicos del Cormorán Antártico obtenidos en este trabajo estuvieron dentro de los rangos reportados para otras familias de aves marinas (Tabla 3.5), así como para otras especies de la familia Phalacrocoracidae (Tabla 3.6). Sin embargo, la glucosa presentó concentraciones menores que en especies pertenecientes a los órdenes Procellariiformes (petreles y pardelas), Charadriiformes (gaviotas, skuas y miembros de la familia Alcidae) y Sphenisciformes (pingüinos) (Tabla 3.5). Esto coincide con lo reportado por Newman et al. (1997), quienes observaron que la mayor variación de los parámetros bioquímicos se daba, principalmente, a nivel familia, más que a nivel de especie. La concentración de triglicéridos observada en el Cormorán Antártico fue menor que la del resto de las especies consideradas en la Tabla 3.5. Estas variaciones estarían relacionadas a las historias de vida de cada familia y a las adaptaciones fisiológicas que permiten el uso de diferentes hábitats y nichos ecológicos.

Tabla 3.5: Valores de referencia de parámetros bioquímicos del plasma para distintas especies de aves marinas. Se presenta la media \pm DS y el rango.

Especie	Glucosa (mg./dl.)	Proteínas (g./dl.)	Colesterol (mg./dl.)	Triglicéridos (mg./dl.)	N	Fuente
Cormorán Antártico (<i>P. bransfieldensis</i>)	187,06 \pm 31,25 112,00-251,00	3,03 \pm 0,52 1,90-4,00	224,52 \pm 47,51 115,00-348,00	128,80 \pm 41,60 55,00-252,00	71	Este trabajo
Petrel Hawaiano (<i>P. sandwichensis</i>)	329,00 \pm 43,00 256,00-405,00	3,10 \pm 0,50 2,40-4,50	-	-	21	Work 1996
Pardela del Pacífico (<i>A. pacifica</i>)	248,00 \pm 28,00 202,00-328,00	3,40 \pm 0,40 2,70-4,20	-	-	-	Work 1996
Piquero Patirrojo (<i>S. Sula</i>)	196,00 \pm 43,00 113,00-293,00	3,00 \pm 0,40 2,30-4,50	-	-	35	Work 1996
Mérgulo Antiguo (<i>S. antiquus</i>)	271,00 \pm 75,00	4,50 \pm 0,60	300,00 \pm 71,00	318,00 \pm 172,00	7	Newman et al. 1997
Gaviota Tridáctila (<i>R. tridactyla</i>)	331,00 \pm 60,00	3,80 \pm 0,40	387,00 \pm 94,00	273,00 \pm 380,00	9	Newman et al. 1997
Cormorán Pelágico (<i>P. pelagicus</i>)	224,00 \pm 23,00	3,60 \pm 0,50	272,00 \pm 72,00	228,00 \pm 177,00	5	Newman et al. 1997
Fragata Común (<i>F. minor</i>)	128,00 \pm 29,00 73,00-162,00	4,40 \pm 09 3,40-5,90	-	-	10	Work 1996
Petrel Gigante Común (<i>M. giganteus</i>)	285,00 \pm 39,00 198,00-367,00	3,40 \pm 1,00 2,20-6,10	-	-	20	Uhart et al. 2003
Pingüino Barbijo (<i>P. antárctica</i>)	321,18 \pm 3,44	4,54 \pm 0,31	206,60 \pm 35,31	790,00 \pm 353,55	-	Rosa et al.1993
Pingüino Papua (<i>P. papua</i>)	336,28 \pm 6,30	4,17	252,50 \pm 38,08	324,80 \pm 131,18	-	Rosa et al.1993
Skua Polar (<i>S. maccormiki</i>)	334,00	2,81	139,90	109,00	-	Rosa et al.1993

Al comparar los valores de referencia obtenidos para el Cormorán Antártico con los de otras especies de cormoranes (Tabla 3.6) se observó que los valores de glucosa fueron similares a los reportados para el Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) (Gallo et al., 2013) y para el Cormorán de Georgias (*Phalacrocorax georgianus*) (este trabajo) pero menores que la mayoría de las especies de cormorán con las que fue comparada. Para el caso del Cormorán Antártico, la menor concentración de glucosa registrada en este trabajo probablemente se deba a que las muestras provinieron sólo de adultos reproductores, en tanto que los reportes de otros autores para cormoranes están basados principalmente en datos de pichones o de juveniles en periodos de independencia. Durante la época reproductiva los individuos destinan gran parte de su energía al cortejo, territorialidad y búsqueda de nido y pareja, a la formación del huevo, y a la incubación y el cuidado parental. En consecuencia, la disminución de la glucosa podría estar indicando un mayor consumo de las reservas de glucógeno debido a la inversión energética durante la época reproductiva. Por otro lado, podría deberse al estrés crónico relacionado a la reproducción.

El colesterol en el Cormorán Antártico también mostró menores valores en comparación con otras especies de la familia Phalacrocoracidae (Tabla 3.6). Al igual que la glucosa, las diferencias podrían deberse a que los registros previos en cormoranes corresponden a individuos de otras etapas etarias. Por ejemplo, en otras aves marinas como el Albatros de Ceja Negra (*Thalassarche melanophrys*) se observó que los adultos presentaban menores concentraciones de colesterol que sus pichones durante la etapa media de crianza (Miguel Ferrer et al., 2017). Al comparar con valores de machos reproductores del Cormorán Imperial (Gallo et al., 2013) se observó que los valores obtenidos para individuos de ambos sexos del Cormorán Antártico en este trabajo también fueron menores. Gallo et al. (2013) sugieren que los machos presentan mayores concentraciones de este metabolito en comparación con las hembras debido a un incremento en la demanda del mismo para la formación de esteroides sexuales utilizados en la defensa del nido durante la reproducción. Sin embargo, tanto machos como hembras del Cormorán Antártico defienden activamente sus nidos por lo que las proporciones de individuos de ambos sexos muestreados contribuiría a explicar las diferencias en la concentración de

colesterol entre ambas especies. Otra posibilidad de las diferencias observadas entre especies se deban a diferencias en la composición de la dieta, sin embargo, esto es poco probable debido a que ambas especies se alimentan de peces ricos en proteínas y bajos en grasas (Miri & Malacalza, 1999; Kamler et al., 2001; Kamler, 2003)

Tabla 3.6: Valores de referencia de parámetros bioquímicos del plasma para distintas especies de la familia Phalacrocoracidae. Se presenta la media \pm DS.

Especie	Glucosa (mg/dl)	Proteínas (g/dl)	Colesterol (mg/dl)	Triglicéridos (mg/dl)	N	Fuente
Cormorán Antártico (<i>P. bransfieldensis</i>)	187,06 \pm 31,25 112,00-251,00	3,03 \pm 0,52 1,90-4,00	224,52 \pm 47,51 115,00-348,00	128,80 \pm 41,60 55,00-252,00	71	Este trabajo
Cormorán de Georgias (<i>P. georgianus</i>)	196,78 \pm 52,48 120,00-322,00	3,18 \pm 0,53 2,30-4,40	259,34 \pm 45,21 158,00-346,00	165,21 \pm 76,24 78,00-391,00	12	Datos propios
Cormorán Imperial (<i>P. atriceps</i>)	193,78 \pm 27,51 110,00-300,00	3,84 \pm 0,50 1,90-5,70	336,61 \pm 64,46 155,00-591,00	99,63 \pm 30,23 37,00-207,00	-	Gallo et al. 2013
Cormorán Pelágico (<i>P. pelagicus</i>)	224,00 \pm 23,00	3,60 \pm 0,50	272,00 \pm 72,00	228,00 \pm 177,00	7	Newman et al. 1997
Cormorán Doble Cresta (<i>P. auritus</i>)	109,00 \pm 11,00 80,00-129,00	4,20 \pm 0,50 3,40-5,10			20	Kuiken y Danesik 1999
Cormorán Grande (<i>P. carbo sinensis</i>)	381,78 \pm 64,54 250,00-524,00	3,17 \pm 0,60 1,90-4,40	314,79 \pm 68,60 146,00-533,00	112,90 \pm 64,88 37,00-264,00	91	Minias et al. 2013

La ausencia de una diferencia significativa entre los parámetros bioquímicos según el sexo de los individuos observada en este trabajo concuerda con lo observado en varios estudios realizados en aves marinas (Gladbach et al., 2010; Ferrer et al., 2017; Morandini et al., 2018). Excepto por el estudio en el Cormorán Grande (*Phalarocorax carbo sinensis*) llevado a cabo por Balasch et al. (1974), la mayoría de los estudios llevados a cabo en cormoranes no

analizaron diferencias sexuales, por lo cual es difícil establecer si este patrón es común dentro de esta familia.

La variabilidad observada en este trabajo respecto a otras especies de aves marinas, en especial las pertenecientes a la familia Phalacrocoracidae, concuerda con lo esperado según las variaciones reportadas previamente entre y dentro de varios grupos filogenéticos de aves (Lumeij & Overduin, 1990; Newman et al., 1997). Este hecho resalta la importancia de determinar valores de referencia de cada especie para poder interpretar los resultados de los parámetros bioquímicos, así como su evaluación en conjunto con factores intrínsecos como el sexo o extrínsecos como las condiciones ambientales

PARÁMETROS INMUNOLÓGICOS DEL CORMORÁN ANTÁRTICO

En general, las proporciones de cada tipo de leucocito estuvieron dentro de los rangos de otras especies de aves marinas tales como el Cormorán Pelágico, la Gaviota Tridáctila, el Cormorán de las Galápagos (*Phalacrocorax harrisi*), y el Pingüino Adelia (*Pygoscelis adeliae*) (Newman et al., 1997; Travis et al., 2006; D'Amico et al., 2014). En nuestro trabajo, los heterófilos, seguidos por los linfocitos, fueron las células más abundantes entre todos los leucocitos. Esta observación difiere de lo reportado generalmente en aves marinas tales como el Arao Común (*Common murre*) y el Mérgulo Empenachado (*Aethia cristatella*), en las que los linfocitos suelen ser el tipo de leucocito más abundante (Newman et al., 1997). En un análisis del perfil leucocitario de varias especies de aves pertenecientes a las familias Alcidae, Phalacrocoracidae, Laridae y Procellariidae, Newman et al. (1997) observaron que, de 13 especies consideradas, 10 tuvieron a los linfocitos como los leucocitos más abundantes. Sin embargo, dentro de las especies consideradas por Newman et al. (1997) el Cormorán Pelágico (*Phalacrocorax pelagicus*) presentó recuentos de linfocitos menores que los heterófilos (heterófilos 61%, linfocitos 27%), es decir, un resultado similar al reportado en este trabajo. A su vez, el Cormorán Imperial (*P. atriceps*) también tuvo a los linfocitos como segunda célula en importancia (Gallo et al., 2013), por lo cual la predominancia de heterófilos observada en este trabajo parecería ser una característica general entre cormoranes. Por otro lado, la

predominancia de heterófilos está relacionada con la condición de salud de las aves. Por ejemplo, D'Amico et al. (2014) observaron en el Pingüino Papua una mayor proporción de heterófilos en coincidencia con una mayor diversidad parasitaria en comparación con pingüinos Adélia y Barbijo. A su vez, Averbek (1992) observó en las gaviotas Argétea (*Larus argentatus*) y Atlántica (*Larus marinus*) que en los individuos con signos patológicos los heterófilos fueron los leucocitos con conteos más altos, en tanto que los linfocitos lo fueron en los individuos considerados sanos. De esta manera, los altos conteos de heterófilos registrados para el Cormorán Antártico en este trabajo también podrían estar relacionados a condiciones de salud, tales como la exposición a parásitos. Si bien en Antártida la exposición a parásitos es menor, Hoberg (1987) ya había registrado los primeros parásitos internos de la clase Eucestoda en el Cormorán Antártico, mientras que Barbosa & Palacios (2009) describen gran variedad de parásitos en distintas aves marinas antárticas, lo que indicaría que es probable la presencia de parásitos en los cormoranes estudiado en este trabajo.

El resto de los tipos leucocitarios registrados en este trabajo se encontraron en bajas proporciones como se reporta en general para las aves (Campbell & Ellis, 2007). Los monocitos y los eosinófilos en este trabajo presentaron un conteo similar al observado en otras especies de cormoranes (Kuiken & Danesik, 1999; Newman et al., 2007; Minias et al., 2013). Los basófilos fueron las células menos abundantes, como se observa generalmente en muchas especies de aves marinas tales como el Cormorán Carinegro (*Phalacrocorax fuscescens*), Cormorán Imperial y los Pingüino Adelia y Papua (Melrose & Nicol, 1992; Gallo et al., 2013; D'Amico et al., 2014) y se encontraron dentro de los rangos establecidos para las aves en general (Newman et al., 1997).

Los valores de hematocrito registrados para el Cormorán Antártico en este trabajo tendieron a ser mayores que los registrados en otras especies de aves marinas (Balasch et al., 1974; Newman et al., 1997; Ibañez et al., 2015). Campbell (1995) estableció que el valor del hematocrito en aves varía entre 35% y 55%. Si bien el valor promedio del Cormorán Antártico se ubicó dentro de este rango, estuvo cercano a los límites superiores de la distribución, en tanto que el valor máximo obtenido fue mayor al límite máximo establecido. Valores altos de hematocrito en

relación al rango considerado como normal indicado previamente también fueron observados en el Cormorán de las Galápagos (*Phalacrocorax harrisi*) (valores promedio y máximo de 49 y 58% respectivamente, Travis et al., 2006), y en Cormorán Imperial (50 y 54%, Gallo et al., 2013). El Cormorán Antártico es un ave voladora y buceadora que alcanza una profundidad y una duración máxima de buceo de 112,6 metros y 5,35 minutos respectivamente (Casaux et al., 2001) siendo esta la mayor profundidad registrada para las aves voladoras de Antártida. De esta manera, los altos rangos de hematocrito observados en esta especie pueden deberse a la adecuación fisiológica para la provisión de oxígeno a los tejidos durante el vuelo y durante las actividades de natación y buceo donde la demanda es aún mayor (Balasch et al., 1974). Por otro lado, el hematocrito está influenciado por variables ambientales (Fair et al., 2007). Los mayores valores de hematocrito del Cormorán Antártico en comparación con otros miembros de la familia Phalacrocoracidae podrían estar relacionados a la adaptación de estas aves al clima extremadamente frío de su ambiente reproductivo. Rehder & Bird (1983) hipotetizaron que la temperatura ambiental es uno de los factores que más influyen el porcentaje de hematocrito en aves adultas. A su vez, Myrcha & Kostelecka-Myrcha (1980) observaron que el Pingüino Adelia (*Pygoscelis adeliae*), una especie con un rango de distribución estrictamente antártico, presentaba mayor valor de hematocrito en comparación con los pingüinos Papúa (*Pygoscelis papua*) y Barbijo (*Pygoscelis antarcticus*), con rangos de distribución más amplios. Así, propone que altos niveles de la función respiratoria son una adaptación a las condiciones climáticas extremas, las cuales requieren del mantenimiento de altas tasas metabólicas. Por otro lado, en este trabajo no se observaron diferencias en el hematocrito entre sexos, lo que coincide con un estudio realizado por Fair et al. (2007) en el que al analizar información de 36 especies de aves observaron que las diferencias entre sexos del hematocrito generalmente no fueron significativas. A su vez, y considerando que el hematocrito está influenciado por las actividades de vuelo y buceo (ver arriba), llama la atención la ausencia de diferencias en el hematocrito entre individuos de ambos sexos del Cormorán Antártico en Punta Armonía dado que las hembras bucean significativamente más profundo que los machos (Casaux et al., 2001). Sin

embargo, es probable que tales diferencias en la estrategia de buceo no sean suficientes para determinar diferencias entre hematocritos de machos y hembras.

Este estudio es el primero en reportar valores hematológicos para cormoranes de zonas antárticas, teniendo en cuenta las diferencias entre sexos, lo que aporta importante información de base para estudios de monitoreo de sus poblaciones.

COMPARACIÓN DE PARÁMETROS HEMATOLÓGICOS DEL CORMORÁN ANTÁRTICO DE PUNTA ARMONIA, ISS Y COSTA DANCO, PA

Respecto a la comparación de parámetros bioquímicos entre ejemplares de Cormorán Antártico reproduciendo en colonias de Punta Armonía, ISS y en Costa Danco, PA, se observó que las concentraciones de proteínas totales y glucosa fueron menores para machos y hembras de esta última localidad. Tanto las proteínas totales como la glucosa están positivamente correlacionadas con el estado nutricional de los organismos (Gustafsson et al., 1994; Artacho et al., 2007a). La disminución de la glucosa puede indicar una menor ingesta de alimento o una menor reserva de glucógeno (Artacho et al., 2007a). Un descenso en las proteínas totales puede deberse a una ingesta insuficiente de las mismas a partir de la dieta o a una mayor metabolización de estas como fuente extra de energía. Por lo tanto, las diferencias de concentraciones en plasma de estos metabolitos entre áreas parecerían indicar un estado nutricional más pobre en los reproductores de Costa Danco, lo que podría deberse tanto a un menor consumo de alimento como a un mayor gasto de energía, lo que no se ve reflejado en el esfuerzo de forrajeo observado en estudios previos en cormoranes de ambas zonas (Casaux, 2013; Casaux & Bertolin, 2018). Bajo esta hipótesis se esperarían menores reservas de grasa corporal en los individuos de la Costa Danco, sin embargo, las concentraciones de triglicéridos y colesterol no presentaron diferencias entre zonas, a excepción de una menor concentración de colesterol en machos de Costa Danco. Si bien los triglicéridos son la primer fuente de energía consumida en las aves durante periodos de ayuno o escasa alimentación (Artacho et al., 2007a), Alonso-Alvarez et al. (2002) observaron en la Gaviota del Caspio (*Larus cachinnans*) que los individuos bajo condiciones de subalimentación utilizaban primero las proteínas de la dieta

como fuente de energía consumiendo luego lentamente la grasa corporal durante el progreso del periodo de mala alimentación. A su vez, Graña Grilli et al.(2018) observó en el Skua Pardo (*Stercorarius antarcticus lonnbergi*) que para compensar la reducción de la energía proveniente de la dieta durante el crecimiento de los pichones los individuos utilizaban reservas de proteínas en lugar de las lipídicas. De esta forma, esta misma estrategia podría estar siendo utilizada en los cormoranes de Costa Danco, los cuales al momento del muestreo estarían utilizando las reservas proteicas como fuente extra de energía y conservando las reservas de grasa corporal. A su vez, el mantenimiento de las reservas de grasa observada podría deberse a que durante el momento del muestreo las concentraciones de triglicéridos y colesterol ya se encontraban en bajas proporciones debido a que fueron extraídas en una etapa avanzada de la reproducción. El bajo estado nutricional reflejado en los bajos valores de glucosa y proteína que parecerían presentar los individuos reproductores de Costa Danco respecto de Punta Armonía es contrario a lo esperado bajo la hipótesis de nuestro trabajo, según la cual los reproductores de esta área alejada de las pesquerías comerciales deberían mostrar una mejor condición física. Sin embargo, hay que considerar una característica importante de la especie que podría estar influenciando los resultados de algunos parámetros fisiológicos obtenidos. Los cormoranes antárticos son especies longevas y, como tal, se espera que posean una respuesta al estrés más flexible y robusta que se manifiesta en un trade-off entre el mantenimiento de la propia condición y la reproducción (Stearns, 1992). Así, debido a la larga vida reproductiva de estas especies la supervivencia post reproductiva del adulto es más importante que el éxito de la reproducción actual (Stearns, 1992). Un factor estresante que desencadena de una respuesta fisiológica es la reducción del alimento. Por ello, se puede sugerir que, frente al estrés ocasionado por una disminución en la disponibilidad de alimento es probable que los reproductores de Punta Armonía estén próximos al umbral a partir del cual comienzan a disminuir su inversión parental en función de preservar su condición corporal.

Al comparar los recuentos leucocitarios del Cormorán Antártico de Punta Armonía y Costa Danco se observaron diferencias en la proporción de casi todos los tipos leucocitarios, a excepción de los basófilos. Éstos últimos fueron muy bajos en todos los individuos en ambos

sitios. Los reproductores de Punta Armonía presentaron mayores valores de heterófilos y menores valores de linfocitos, resultando en un mayor índice H/L en esta colonia. Los heterófilos son células fagocíticas que proliferan en la sangre en respuesta a infecciones o a estrés (Campbell, 1995), mientras que los linfocitos, entre otras cosas, disminuyen por inmunosupresión vinculada al estrés (Hörak et al., 1998a). De esta manera, la mayor proporción H/L encontrada en Punta Armonía podría estar relacionada a un mayor estrés crónico en estas aves, el cual no se vio reflejado en los metabolitos indicadores de condición nutricional. Esto podría deberse, por un lado, a una falta de sensibilidad de los metabolitos plasmáticos evaluados. Por otro lado, frente a un estrés crónico como la reducción del alimento, los cormoranes de Punta Armonía podrían estar reasignando recursos para su propio mantenimiento en detrimento de las crías.

Los eosinófilos y monocitos se encontraron en mayor proporción en los cormoranes que nidifican en Punta Armonía. Dado que los monocitos y los eosinófilos son fagocitos involucrados en la defensa contra parásitos, dichas diferencias entre colonias podrían indicar alguna condición patológica en los individuos de Punta Armonía, tal como la presencia de parásitos gastrointestinales (D'Amico et al., 2014), lo que podría estar asociado a un mayor estrés fisiológico.

Los machos y las hembras de Punta Armonía presentaron mayores valores de hematocrito que sus congéneres de Costa Danco. El hematocrito es otro parámetro hematológico que se ha usado ampliamente como indicador de condición física (Fair et al., 2007). Por lo tanto, se hubiera esperado que los cormoranes de Punta Armonía, los que presentaron un mayor índice de estrés fisiológico presenten un menor valor de hematocrito. Sin embargo, el valor del hematocrito también se relaciona con el gasto energético de las aves (Fair et al., 2007). Durante actividades como el vuelo, la natación y especialmente el buceo, las aves deben aumentar la capacidad de oxígeno que llevan a los tejidos, lo que se ve reflejado en variables sanguíneas relacionadas a su transporte como el hematocrito (Balasch et al., 1974, Fair et al., 2007; Myrcha & Kostelecka-Myrcha, 1980). Casaux et al. (2002) observaron que el esfuerzo de forrajeo de los cormoranes

de Costa Danco fue menor que el observado en los de Punta Armonía, donde los cormoranes realizan viajes de alimentación más largos y gastan más tiempo por día forrajeando para compensar la menor disponibilidad de alimento en estas islas, lo que podría explicar los mayores valores de hematocrito observados en los cormoranes de esta localidad. Por lo tanto, el análisis de los indicadores hematológicos indicaría un estado inmunológico más debilitado en los individuos de las ISS. Estas observaciones coinciden con lo esperado para la menor oferta trófica causada por la pesca comercial en los alrededores de estas colonias, donde los cormoranes cambiarían sus principales presas por otras de menor accesibilidad o rendimiento, lo que intensificaría el estrés fisiológico asociado a la reproducción.

Al analizar en conjunto los parámetros bioquímicos e inmunológicos se observan respuestas opuestas entre áreas. En los cormoranes de Punta Armonía se observaron indicios de peor estado inmunológico y mejor condición nutricional que en los de Costa Danco. Como se mencionó anteriormente esto podría deberse a que los individuos de Punta Armonía, con mayores restricciones alimentarias durante el periodo reproductivo y mayor índice de estrés fisiológico, podrían llegar a umbrales de esfuerzos a partir de los cuales alterarían el comportamiento parental, limitando la energía que asignan a sus crías. Kitayski et al. (1999) observaron que la Gaviota Tridáctila (*Rissa tridactyla*) en una colonia con una pobre oferta trófica presentó mayores niveles de corticosterona en comparación con gaviotas que reproducían en colonias vecinas con mejor oferta alimenticia. El nivel de esta hormona en sangre se encuentra íntimamente relacionada a la proporción H/L (Davies et al., 2008), y su aumento prolongado bajo situaciones de estrés crónico puede provocar cambios conductuales en los individuos, tales como una reducción en el cuidado parental (Bókony et al., 2009). De esta manera, es necesario la evaluación conjunta de los indicadores fisiológicos con parámetros indicadores del esfuerzo reproductivo y/o alimenticio, para comprender las respuestas y adaptaciones de los cormoranes a cambios ambientales como la disponibilidad del alimento, y como estos se ven reflejadas en los parámetros fisiológicos.

Este trabajo es el primero en determinar valores hematológicos y en aportar a la base de referencia de parámetros sanguíneos de adultos de Cormorán Antártico durante el periodo reproductivo y su variación en función del sexo y de la zona de reproducción. Esta información es de gran utilidad para determinar el estado de salud de las poblaciones del Cormorán Antártico, así como para comprender como los parámetros de salud en estas aves pueden ser usados para evaluar el impacto de estresores ambientales tales como la disponibilidad de alimento.

CAPITULO IV

Efecto de la reproducción sobre la condición física en colonias con distinta explotación comercial

INTRODUCCIÓN

La teoría de historias de vida predice que la inversión parental, definida como el esfuerzo dedicado a la producción de descendientes, es el resultado del balance de los costos y beneficios asociados, de modo de maximizar la eficacia biológica (“fitness”) a lo largo de la vida (Charnov & Krebs, 1974). En las aves, la inversión parental incluye desde la búsqueda de pareja, el armado de nidos, la puesta e incubación de los huevos, hasta el aprovisionamiento y cuidado de las crías hasta su independencia. Todas estas actividades involucran un elevado gasto energético y son fisiológicamente costosas (Kalmbach et al., 2004) por lo cual, durante la etapa reproductiva los individuos a través de procesos fisiológicos deben ajustar los recursos corporales que asignan tanto a su propio mantenimiento como al evento reproductivo que están enfrentando. Los factores ambientales, fundamentalmente la disponibilidad de alimento, determinan las decisiones reproductivas de las aves ya que influyen el esfuerzo parental y el balance entre el potencial reproductivo actual y futuro (Stearns, 1992). Frente a una disminución de alimento las aves pueden adoptar distintas estrategias, incluyendo suspender la reproducción o modificar las actividades de búsqueda de alimento. Por ejemplo, frente a la disminución del stock de sardinas en las Islas Shetland el éxito reproductivo del Gaviotín del Ártico (*Sterna paradisaea*) disminuyó a cero (Phillips et al., 1996), en tanto que el Arao Común (*Uria aalge*) de las mismas islas aumentó el esfuerzo de forrajeo (Monaghan et al., 1996). Otros parámetros reproductivos que pueden verse afectados por el estrés trófico son la tasa de crecimiento de los pichones (Hamer et al., 1991), la fecha de inicio de la reproducción y/o el tamaño de puesta (Robert W. Furness, 2007).

El estrés asociado a la disminución en la oferta alimentaria también impacta en procesos y parámetros fisiológicos (Tella et al., 2001). El estrés trófico puede estimular la liberación de hormonas glucocorticoideas a la sangre (Harvey et al., 1984; Kitaysky et al., 1999) las cuales tienen un efecto negativo sobre el estado corporal e inmunológico de los reproductores (Marra & Holberton, 1998). Una disminución en la disponibilidad de alimento durante la reproducción puede afectar los parámetros indicadores del estado de salud parental tales como el nivel de hormonas del estrés en sangre, la proporción heterófilos/linfocitos y el hematocrito, mucho antes de detectarse una reducción en la supervivencia de los adultos y, por lo tanto, antes de mostrar efectos en el tamaño de las poblaciones. Por ejemplo, Birkhead et al., (1998) observó que los reproductores de Diamante Mandarín (*Taeniopygia guttata*) que experimentaban una menor tasa diaria de ingesta de alimento presentaban valores de hematocrito menores.

Los parámetros reproductivos y fisiológicos se encuentran fuertemente relacionados entre sí. Un aumento en el esfuerzo parental puede producir efectos perjudiciales sobre la condición física de los padres. Por ejemplo, en el Papamoscas Cerrojillo (*Ficedula hypoleuca*) se observó que en respuesta al aumento experimental del tamaño de puesta o del número de pichones en el nido se produjo una supresión de la respuesta inmune de los reproductores (Ilmonen et al., 2003), en tanto que en el Cauquén Común (*Chloephaga picta*) se redujo la concentración de proteínas plasmáticas (Gladbach et al., 2010). Ferrer et al. (2013) observó que en el Pingüino Barbijo (*Pygoscelis antarcticus*) los reproductores que criaban nidadas más pesadas mostraban menor condición nutricional, tal como se reflejaba en los mayores niveles de ácido úrico y urea observados. Por el contrario, y de manera recíproca, un descenso en la condición parental de los reproductores puede disminuir la inversión parental reflejada, por ejemplo, en los patrones de búsqueda de alimento o en el éxito reproductivo.

El esfuerzo asociado a la reproducción se incrementa de manera estacional con el desarrollo de los pichones (Fargallo et al., 2001), durante el cual los adultos deben aumentar su esfuerzo parental para cubrir los mayores requerimientos energéticos en el nido. De esta manera, se espera una variación en el estado corporal de las aves durante el periodo reproductivo (Kitaysky

et al., 1999). Por ejemplo, en adultos reproductores de Skua Pardo (*Stercorarius antarcticus lonnbergi*) se observó una disminución en las concentraciones de triglicéridos y colesterol entre las etapas de pichón inicial y pichón volantón, lo cual indicaría una disminución en la formación de depósitos de grasa debido a un mayor consumo por parte de las crías (Graña Grilli, 2015). A su vez, en la Gaviota Tridáctila (*Rissa tridactyla*) se observó un incremento estacional en la respuesta adrenal con el avance de la temporada reproductiva (Kitayski et al., 1999).

El estrés asociado al avance de la estación reproductiva (García et al., 2010) se vería incrementado en zonas con menor disponibilidad de alimento. En este sentido, Kitayski et al. (1999) observaron que ejemplares de Gaviota Tridáctila (*Rissa tridactyla*) que reproducían en colonias con una pobre oferta trófica presentaron un mayor aumento estacional de hormonas glucocorticoides en comparación con los reproductores de colonias vecinas con una mejor oferta trófica.

Como se mencionó en los capítulos previos, la condición física de los individuos puede determinarse mediante la evaluación de parámetros sanguíneos. Así, un conocimiento detallado de la biología reproductiva junto con medidas de condición corporal permite una mayor comprensión de cómo las aves regulan sus esfuerzos reproductivos y sus consecuencias, tanto a corto como largo plazo, en función del aumento de los requerimientos energéticos y de variables ambientales tales como la disponibilidad de alimento.

El Cormorán Antártico (*Phalacrocorax bransfieldensis*) reproduce entre los meses de octubre y febrero (Casaux, 1998), y como ocurre con otras especies de cormoranes distribuidos en regiones antárticas y subantárticas, tanto los tamaños poblacionales como sus parámetros reproductivos presentan grandes variaciones a lo largo de los años (Bernstein & Maxon, 1985; Shaw, 1986; Casaux & Barrera-Oro, 2016). Entre otros, Casaux (1998) observó fluctuaciones entre años y localidades en la fecha de inicio de la reproducción, la longitud del periodo de puesta y en el éxito reproductivo, las que se deberían en parte a variaciones climáticas y ambientales, tales como la presencia de hielo en las áreas de forrajeo o nieve en los sitios de reproducción. Sin embargo, dado que esta especie presenta una alta fidelidad a su sitio de

nidificación y que forrajea en inmediaciones de las colonias, los parámetros reproductivos del Cormorán Antártico son muy sensibles a la oferta trófica. Por ejemplo, en comparación con colonias vecinas, los cormoranes de Punta Py, Costa Danco, PA, se alimentan de especies de peces de menor talla y más crípticos que los cormoranes de colonias cercanas, lo que resulta en un mayor esfuerzo de forrajeo y, consecuentemente, en menores éxitos reproductivos (Casaux, 2013).

A partir de la década del 80 comenzó a observarse una constante disminución en el tamaño de las colonias de Cormorán Antártico ubicadas en sitios que estuvieron bajo una intensa actividad pesquera (Naveen et al., 2000; Casaux & Barrera-Oro, 2006). Si bien aún los mecanismos mediante el cual operan estas reducciones poblacionales en Antártida son desconocidos, una combinación entre la mortalidad post-reproductiva y una disminución en el output reproductivo pueden explicar estas tendencias. De esta manera, el monitoreo de estas poblaciones mediante la evaluación conjunta de parámetros reproductivos y fisiológicos en colonias con tendencias contrastantes puede brindar valiosa información para comprender los mecanismos subyacentes a las tendencias poblacionales de esta especie y el impacto de los cambios ambientales tales como la variación en la disponibilidad de alimento.

En este capítulo se presenta información sobre la relación entre la biología reproductiva y parámetros sanguíneos en el Cormorán Antártico proveniente de dos regiones con diferentes ofertas alimentarias tales como Punta Armonía en las Islas Shetland del Sur (ISS) y Costa Danco, Península Antártica (PA).

OBJETIVOS

El objetivo general de este capítulo fue evaluar la relación entre la condición física del Cormorán Antártico y su esfuerzo reproductivo en un escenario de cambio ambiental causado por la actividad pesquera. Para esto nos propusimos describir el ciclo reproductivo y determinar parámetros reproductivos asociados al esfuerzo de cría de cormoranes que reproducen en zonas

afectadas por la pesca comercial (Punta Armonía, ISS) y zonas donde no se desarrolló esta actividad (Costa Danco, PA) para luego relacionar estos parámetros con los parámetros fisiológicos dentro de cada área y entre áreas.

La primera hipótesis que se propone es que el área de reproducción tendrá un efecto sobre la inversión reproductiva de los cormoranes, prediciendo que el éxito reproductivo será menor en el área afectada por la actividad pesquera, Punta Armonía, ISS.

La segunda hipótesis que se plantea es que el estrés crónico asociado a la reproducción será diferente entre cormoranes de las distintas áreas. De esta hipótesis surge la predicción de que el estrés fisiológico durante la reproducción será mayor en los cormoranes que reproducen en el área afectada por la actividad pesquera, Punta Armonía, ISS.

Por último, la tercera hipótesis que se plantea es que la condición física de los reproductores bajo los mismos requerimientos reproductivos será diferente entre áreas. De esta manera se predice que los adultos que reproducen en la colonia de Punta Armonía presentaran peor estado nutricional e inmunológico en comparación con los adultos de la Costa Danco, PA, con los mismos requerimientos reproductivos.

METODOLOGÍA

OBTENCIÓN DE PARÁMETROS REPRODUCTIVOS

Punta Armonía, Isla Nelson, ISS

Las tareas en Punta Armonía se llevaron a cabo entre el 6 de noviembre de 2015 y el 2 de febrero de 2016. La colonia de Punta Armonía se encuentra dividida en tres peñones independientes sobre los cuales se llevó a cabo el seguimiento reproductivo.

Durante los primeros 20 días de trabajo, solo se pudo acceder a los peñones 2 y 3, debido a que la presencia de hielo y nieve imposibilitaba el acceso al peñón 1. Una vez mejoradas las

condiciones se procedió a trabajar sobre los tres peñones, aunque el peñón 1 fue monitoreado más espaciadamente debido a su difícil acceso. Con el objetivo de estudiar el ciclo reproductivo se realizaron visitas a la colonia cada 1-3 días dependiendo del clima. Durante la etapa de puesta e incubación se registró la fecha de puesta del primer huevo en el nido y se realizó el seguimiento de la puesta marcando los huevos que iban apareciendo con lápiz para identificar el orden y fecha de puesta de cada huevo. En los casos en que la fecha de puesta no pudo ser registrada directamente, esta se estimó a partir del nacimiento de los pichones considerando un período de incubación promedio de 30 días (Casaux, 1998). La edad de los pichones se calculó a partir del registro del día de nacimiento durante la revisión diaria de los nidos. Durante el periodo de crianza se continuó con el monitoreo de las nidadas.

Costa Danco, PA

El trabajo en Costa Danco se llevó a cabo en las colonias de Punta Py (PP) e Isla Midas (IM) durante el mes de enero de 2016 y en las colonias del PP, IM y Cabo Herschel (CH) durante enero y febrero de 2018. Debido a problemas logísticos en la primera temporada de muestreo sólo se pudieron realizar dos visitas a las colonias los días 18 y 23 de enero. En la segunda temporada de muestreo las visitas a las colonias se realizaron cada 7 días aproximadamente, dependiendo de las condiciones climáticas que afectaban la navegación y el arribo a las distintas colonias.

Durante la primera visita a las colonias se realizó un mapa para identificar los nidos. En ambas temporadas de muestreo el acceso a las colonias de la PA fue posible luego de la etapa de incubación y eclosión de los huevos, por lo cual al arribo a las mismas se registró el total de nidos activos y el número de pichones por nido. De esta manera el único parámetro reproductivo que se pudo determinar en las colonias de la PA fue el éxito reproductivo.

A los efectos de la estimación del éxito reproductivo se consideraron emancipados los pichones de más de 30 días de edad presentes en la colonia el último día de trabajo. Se consideraron

pichones de más de 30 días aquellos con presencia de plumas rectrices y comienzo de muda del plumón, o muda avanzada (Casaux, 1998).

OBTENCIÓN DE MUESTRAS SANGUÍNEAS

Punta Armonía, ISS

A partir del nacimiento de los primeros pichones se comenzó con la manipulación de los adultos de los nidos para la extracción de muestras sanguíneas y se determinaron los parámetros bioquímicos y hematológicos según lo indicado en el Capítulo 1. Cada adulto fue capturado sólo una vez para asegurar la independencia de los datos y evitar la pseudo-replicación, así como el potencial efecto del estrés debido a la manipulación repetida. En los nidos muestreados se pesaron los pichones correspondientes mediante el uso de dinamómetros (Marca Ohaus, de 100 a 5000 gramos). Las extracciones de sangre se realizaron aproximadamente cada 15 días en nidos con pichones en diferentes grados de desarrollo para abarcar la totalidad del ciclo reproductivo. Se intentó que los muestreos se desarrollaran durante las horas de la mañana; sin embargo, las condiciones climáticas alteraron ese protocolo por lo que el horario de la toma de muestra fue registrado y tenido en cuenta al momento de la interpretación de los resultados.

Costa Danco, PA.

Debido a que el acceso a las colonias ubicadas en la Costa Danco fue tardío, la extracción de sangre se realizó eligiendo aleatoriamente los nidos de manera de incluir adultos con pichones en distintas etapas de crianza. A partir de las muestras de sangre se determinaron los parámetros sanguíneos mencionados en el Capítulo 1. El número de nidos muestreados y la frecuencia de muestreo tuvieron relación directa con la posibilidad de acceder y permanecer en las colonias. Lo mismo ocurrió con la hora de muestreo, la cual dependió de las posibilidades de arribo, incluyéndose esta variable en la interpretación de los resultados.

Las muestras de sangre de ambas localidades fueron procesadas según lo descrito en el Capítulo 3 de este trabajo y los indicadores fisiológicos para los que se evaluó la relación con los parámetros reproductivos fueron: concentración de metabolitos plasmáticos (proteínas totales, glucosa, colesterol y triglicéridos), Conteo Leucocitario Total (CLT), Proporción de cada tipo leucocitario (Heterofilos (H), Linfocitos (L), Monocitos (M) y Eosinófilos (E)), Proporción Heterófilos/ Linfocitos (H/L) y Hematocrito (HTO)

ANÁLISIS DE DATOS

Para la descripción del ciclo reproductivo en Punta Armonía la visita casi diaria a los sitios de reproducción permitió determinar los siguientes parámetros reproductivos: a) Tamaño de puesta: medido como el número de huevos por nido, b) Éxito de eclosión: número de huevos eclosionados sobre el total de huevos puestos, c) Éxito de emancipación: número de pichones emancipados sobre el total de la puesta, d) Porcentaje de sobrevivencia: porcentaje de pichones emancipados en función del total de pichones nacidos y e) Éxito reproductivo: número de pichones independizados por nido.

Con el fin de describir y evaluar el ciclo reproductivo se realizaron Modelos Lineales Generalizados (MLG) para analizar el efecto de la fecha de puesta sobre el tamaño de puesta, el éxito de eclosión, el número de eclosiones y el éxito reproductivo. La fecha de puesta se determinó como la fecha de aparición del primer huevo en el nido y se calculó como los días transcurridos desde la aparición del primer huevo en la colonia y el inicio de puesta en el nido bajo estudio. Cuando la puesta se perdió se consideró como fecha de inicio de puesta de ese nido la fecha del segundo intento reproductivo. La familia de distribución de errores seleccionada varió con el tipo de variable respuesta. Para variables de conteo, tales como el éxito reproductivo, el número de eclosiones y el tamaño de puesta, se utilizó una distribución de Poisson, en tanto que, para variables de proporciones, tales como el éxito de eclosión, se seleccionó una distribución Binomial.

Para relacionar los indicadores fisiológicos y reproductivos se determinaron otras variables explicativas indicadoras del progreso del periodo reproductivo y del esfuerzo parental:

a) Etapa de crianza (E). La crianza de los pichones se dividió en tres etapas en función de la edad y de aspectos del plumaje. Esto último se consideró con el objetivo de unificar criterios con las colonias de la PA donde no fue posible conocer la edad de los pichones. Etapa 1: desde el día de la eclosión hasta los 20 días de edad, o pichones aun sin rectrices, las cuales comienzan a aparecer a los 20 días aproximadamente (Casaux, 1998). Etapa 2: pichones con plumón entero y plumas rectrices, entre los 21 y 40 días aproximadamente. Etapa 3: pichones con muestras de comienzo de muda y pérdida del plumón hasta la finalización del periodo reproductivo, abarca pichones desde los 40-45 días hasta los 60 días aproximadamente.

b) Número de pichones en el nido (NP)

c) Peso total de la nidada (PN) determinado como la suma del peso de los pichones del nido.

En las colonias de Costa Danco se midieron solo las variables explicativas E, NP, PN y el éxito reproductivo. El resto de las variables reproductivas y descriptivas del ciclo reproductivo evaluadas para Punta Armonía, ISS, no se pudieron determinar por el arribo tardío a estas colonias.

Para evaluar el efecto del esfuerzo reproductivo sobre los parámetros de condición física se realizaron Modelos lineales Generalizados (GLM) según la distribución de la variable respuesta. En los modelos se evaluó la influencia de la interacción entre los parámetros reproductivos NP, E (factores fijos), PN (covariable) con la zona de reproducción (factor fijo) sobre los parámetros bioquímicos y hematológicos (variables dependientes). Como muchas de las interacciones fueron significativas, lo cual limita la posibilidad de analizar el efecto de los factores principales, se analizaron por separado los efectos para la PA y las ISS. Así, los modelos finales probaron la influencia de las variables reproductivas sobre los parámetros de condición en cada área. Las distribuciones de los GLM variaron según la variable respuesta considerada. Para las proporciones de cada tipo leucocitario se utilizó una distribución

Binomial, de Poisson en el caso del CLT, o Normal para variables continuas como el hematocrito y la relación H/L. Para evaluar la normalidad de los datos se analizaron los gráficos de residuos y exploratorios de los modelos y adicionalmente se aplicó la prueba de Shapiro-Wilk. Cuando las variables de conteo presentaron sobredispersión se procedió a cambiar la distribución de Poisson por una Binomial Negativa. A su vez, debido a que para la PA se contaba con dos temporadas de muestreo y con varias colonias, se incluyó el efecto del año y de las diferentes colonias como variables explicativas de efectos aleatorios mediante Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGM) (Zuur et al., 2009; Crawley, 2012). Los efectos aleatorios fueron considerado independientes uno de otro

Para la comparación de variables reproductivas y fisiológicas entre zonas se realizaron test de T o pruebas de Wilcoxon, dependiendo de la normalidad de la variable respuesta.

Los análisis estadísticos fueron realizados en el paquete estadístico R, versión 2.7.0 (RDevelopment Core Team 2008). El nivel de significancia utilizado fue de $P < 0,05$.

RESULTADOS

DESCRIPCIÓN DEL CICLO REPRODUCTIVO

Punta Armonía, ISS

Fecha de puesta

En la colonia de Punta Armonía se contabilizó un total de 42 nidos activos, de los cuales 17, 13 y 12 nidos se distribuyeron en los peñones 1, 2 y 3 respectivamente. El periodo de puesta se extendió desde el 28 de octubre al 15 de diciembre por lo que la extensión del periodo de puesta (i.e. número de días comprendidos entre la puesta del primer y último huevo en la colonia) fue de 49 días. La mediana de la fecha de puesta fue el 14 de noviembre.

Tamaño de puesta

El tamaño promedio de puesta fue de $2,73 \pm 0,7$ huevos por nido ($n= 42$). El tamaño de puesta modal fue de 3 huevos (el 60% de los nidos) con un rango entre 1 y 5 huevos, los cuales se distribuyeron de la siguiente manera: 1 puesta de 1 huevo (2,38%); 13 de 2 huevos (30,95%); 25 de 3 huevos (59,5%); 2 de 4 huevos (4,76%) y 1 de 5 (2,38%). La puesta de 5 huevos correspondió a un segundo intento reproductivo luego de la pérdida total de la puesta. En las puestas de 4 huevos, el cuarto huevo fue puesto como reposición de la pérdida de un huevo antes de la finalización de la puesta. El tamaño de la puesta varió con la fecha de reproducción, disminuyendo con el avance del ciclo reproductivo ($LRT= 0,27$; $p<0,0001$).

Eclosión y número de crías

El periodo de eclosión se extendió del 29 de noviembre al 19 de enero. El número total de huevos eclosionados fue de 93 (84,3 % del total de los huevos puestos), con un número medio de huevos eclosionados por nido de $2,16 \pm 0,75$ (rango= 0-3). En los nidos con reproducción tardía eclosionaron menor cantidad de huevos ($LRT= 0,34$; $p<0,01$). Al contemplar la proporción de los huevos eclosionados sobre el número de huevos puestos por nido (éxito de eclosión) se observó que esta proporción no varió en función de la fecha de reproducción ($LRT= 2,85$; $p=0,089$), siendo el éxito de eclosión promedio de 80,29%. El peñón 3 mostró el éxito de eclosión más alto (85,60 %), seguido por el peñón 1 (83,33%) y 2 (65,55%).

Supervivencia de pichones y éxito reproductivo

Durante la temporada reproductiva 2016 en Punta Armonía se emancipó un total de 75 pichones. En relación con la cantidad de huevos puestos, el porcentaje de pichones exitosos fue del 63% (i.e. éxito de emancipación), en tanto que en relación con los 93 pichones nacidos este porcentaje aumenta al 80,6% (i.e. porcentaje de sobrevivida). El éxito de emancipación y el porcentaje de sobrevivida fueron similares entre nidos tempranos y tardíos ($LRT= 2,85$; $p= 0,09$; $LRT= 2,79^{-12}$; $p= 0,92$).

El éxito reproductivo fue de $1,74 \pm 0,95$ pichones por nido. El tamaño más frecuente de nidada a la emancipación fue de 2 pichones ($n=20$ nidos), en tanto que el máximo número de pichones emancipados por nido fue de 3 crías ($n=9$ nidos, 12%). El éxito reproductivo varió con la fecha de puesta, disminuyendo desde las puestas tempranas a las tardías (LRT= 1,09; $p<0,05$).

Costa Danco, PA

Debido al tardío y limitado acceso a las colonias de Costa Danco solo se pudo estimar el número de nidos activos y el éxito reproductivo. Durante los censos se contabilizó un total de 79 nidos activos (51 en PP y 28 en IM) PP para la temporada 2016 y de 124 para la temporada 2018 (59 en PP, 34 en IM, y 28 en CH).

No se observaron diferencias en el éxito reproductivo ni entre años ($z=-0,19$; $p=0,84$) ni entre colonias en la Costa Danco ($z=-0,117$; $p=0,90$). El éxito reproductivo promedio para las colonias de la PA en ambas temporadas fue de $2,12 \pm 0,64$ pichones por nido para CH, $2,27 \pm 0,8$ para IM y $1,75 \pm 0,58$ para PP. De esta manera el éxito reproductivo para las tres colonias y los dos años fue de $2,03 \pm 0,71$ pichones por nido ($n= 43$, rango 1-3)

RELACION ENTRE PARÁMETROS BIOQUÍMICOS DEL PLASMA Y REPRODUCTIVOS DEL CORMORÁN ANTÁRTICO

Punta Armonía, ISS

Ninguno de los cuatro metabolitos plasmáticos evaluados (glucosa, colesterol, triglicéridos y proteínas totales) variaron significativamente entre individuos en etapas de crianza 2 y 3 (Tabla 4.1; Figura 4.1).

Tabla 4.1: Efectos del número de pichones en el nido, la etapa de crianza de pichones y el peso total de la nidada sobre la concentración de metabolitos plasmáticos en el Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS, durante la temporada reproductiva 2016

	Triglicéridos		Glucosa		Proteínas		Colesterol	
	<i>F-test</i>	<i>P</i>	<i>F-test</i>	<i>P</i>	<i>F-test</i>	<i>P</i>	<i>F-test</i>	<i>P</i>
Etapas de crianza	1,52	0,25	5,22	0,09	0,36	0,56	0,35	0,85
Número de pichones	14,33	0,001	2,21	0,16	0,10	0,90	0,28	0,75
Peso total de la nidada	1,64	0,23	0,22	0,65	0,16	0,69	0,14	0,99

La concentración de triglicéridos varió según el número de pichones en el nido (Tabla 4.1). Los valores de triglicéridos en adultos con nidadas de tres pichones fueron mayores que en los de nidadas de dos ($t=5,11$; $p=0,001$) y un pichón ($t=4,67$; $p=0,002$). Las diferencias entre adultos con uno y dos pichones no fueron significativas (Figura 4.2). Los requerimientos energéticos en el nido, en función del peso en gramos de la nidada, no afectaron significativamente el valor de los metabolitos del plasma (Tabla 4.1).

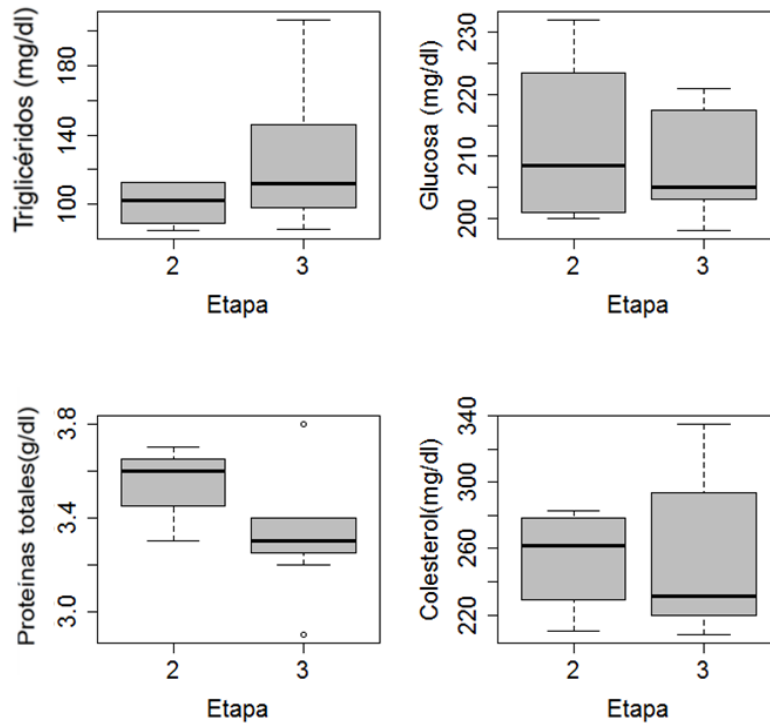


Figura 4.1: Concentración de metabolitos plasmáticos en adultos de Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS, según la etapa de crianza de pichones. Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers.

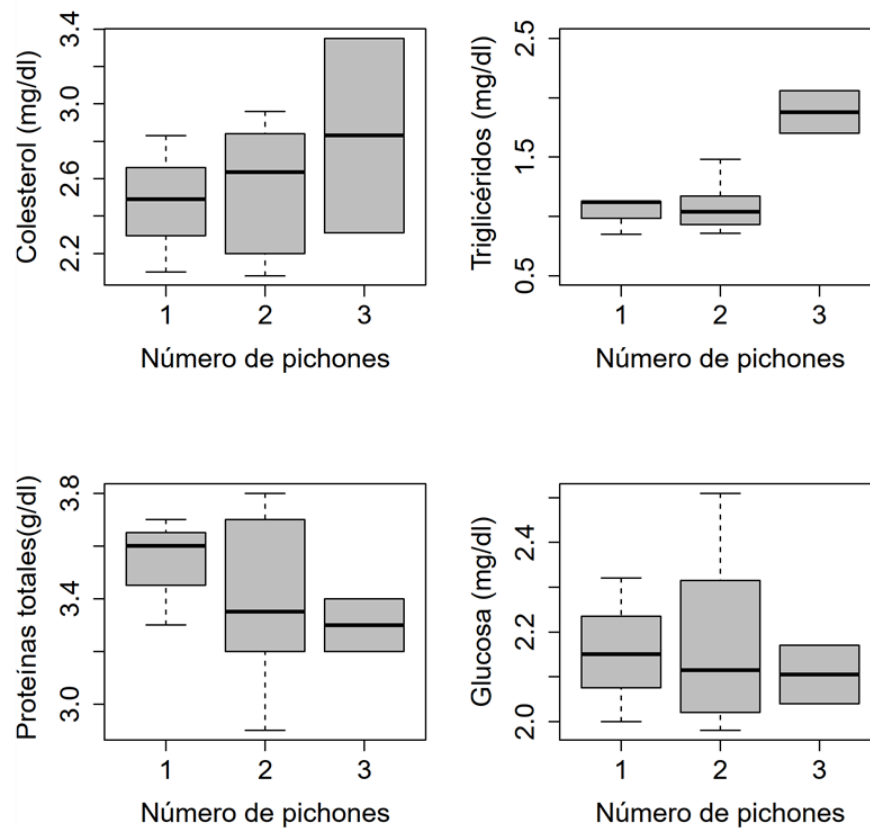


Figura 4.2: Concentración de metabolitos plasmáticos en el Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS, según el tamaño de la nidada. (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers)

Costa Danco, PA

Los efectos aleatorios de la colonia no fueron significativos para ninguna de las relaciones evaluadas, sin embargo, el año fue una variable significativa sobre los valores de proteínas (LRT=5,14; $p=0,02$) y colesterol (LRT=6,85; $p=0,008$)

Los valores de metabolitos plasmáticos no presentaron diferencias entre las etapas de crianza de pichones 2 y 3 (Tabla 4.2; Figura 4.3). La etapa 1 no se incluyó en los análisis por presentar muy bajo tamaño muestral (n=2) debido al arribo tardío a las colonias.

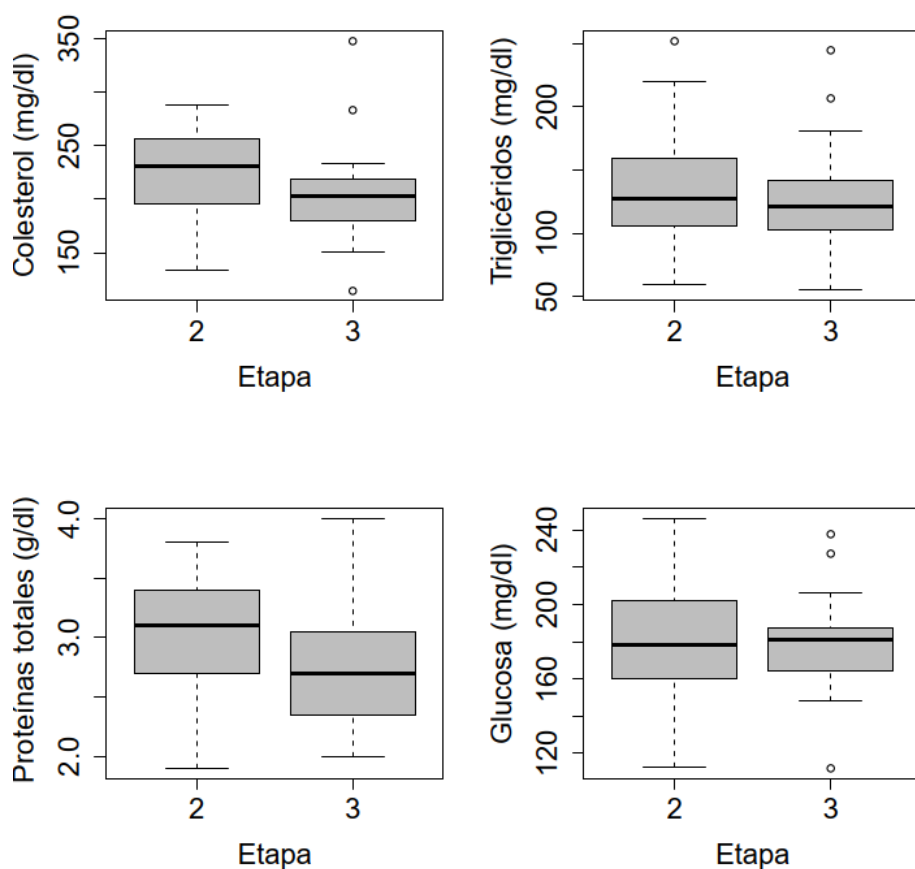


Figura 4.3: Concentración de metabolitos plasmáticos en adultos de Cormorán Antártico en Costa Danco, PA, según la etapa de crianza de pichones. Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valores máximos y mínimos o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers.

Ni el número de pichones en el nido al momento del muestreo, ni el peso total de la nidada tuvieron un efecto significativo sobre las concentraciones de metabolitos plasmáticos (Tabla 4.2; Figura 4.4).

Tabla 4.2: Efectos del número de pichones en el nido, etapa de crianza de pichones y peso total de la nidada sobre la concentración de metabolitos plasmáticos en el Cormorán Antártico en Costa Danco, PA

	Triglicéridos		Glucosa		Proteínas		Colesterol	
	<i>F-test</i>	<i>P</i>	<i>F-test</i>	<i>P</i>	<i>LRT</i>	<i>P</i>	<i>LRT</i>	<i>P</i>
Número de pichones	0,61	0,60	0,68	0,50	2,56	0,27	5,15	0,07
Etapa de crianza	0,77	0,45	0,84	0,36	1,72	0,18	2,08	0,14
Peso total de la nidada	0,78	0,46	0,87	0,35	3,17	0,07	0,61	0,43

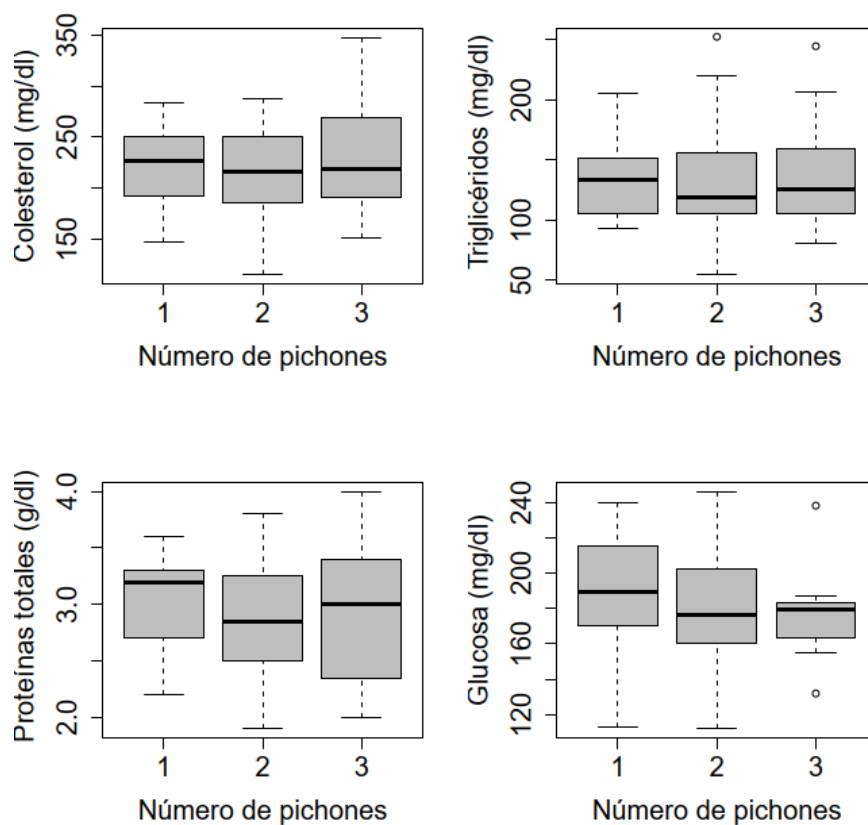


Figura 4.4: Concentración de metabolitos plasmáticos en el Cormorán Antártico en Costa Danco, PA, según el tamaño de la nidada. Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers.

RELACIÓN ENTRE PARÁMETROS HEMATOLÓGICOS Y REPRODUCTIVOS DEL CORMORÁN ANTÁRTICO

Punta Armonía, ISS

El CLT no presentó diferencias significativas con la etapa de crianza de pichones (Figura 4.5), aunque aumentó con el número de pichones en el nido (LRT= 2,01; $p=0,04$) (Figura 4.6) y con el peso total de la nidada (Tabla 4.3).

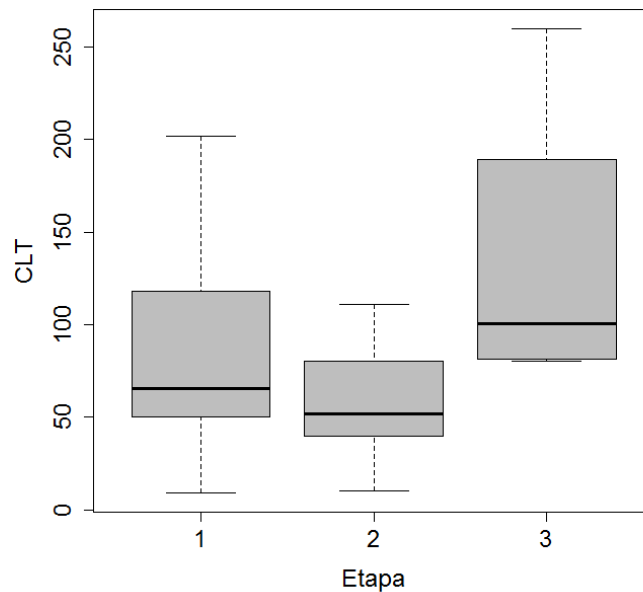


Figura 4.5: Conteo Leucocitario Total (CLT) respecto de la etapa de crianza de pichones para adultos de Cormorán Antártico de Punta Armonía, ISS: Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valore máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers)

Tabla 4.3: Efecto del número de pichones en el nido, etapa de crianza de pichones y peso total de la nidada sobre el Conteo Leucocitario Total (CLT) en el Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS.

	<i>LRT-test</i>	<i>P</i>
Número de pichones	2,01	0,04
Etapa de crianza	1,63	0,44
Peso total de la nidada	4,42	0,03

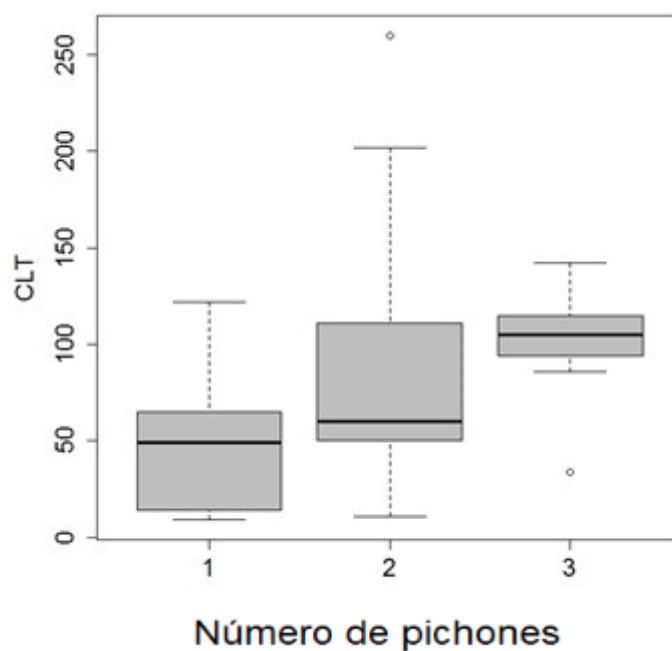


Figura 4.6: Conteo leucocitario total (CLT) en adultos de Cormorán Antártico con relación al tamaño de la nidada en Punta Armonía, ISS (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers)

El único tipo leucocitario que presentó diferencias significativas según la etapa de crianza de pichones fueron los linfocitos (Figura 4.7; Tabla 4.4), los cuales disminuyeron entre la etapa de crianza 1 y 2 ($z=-4,08$; $p<0,001$) y 1 y 3 ($z=-3,97$; $p <0,001$). El resto de los leucocitos permanecieron estables conforme avanzó la crianza de los pichones.

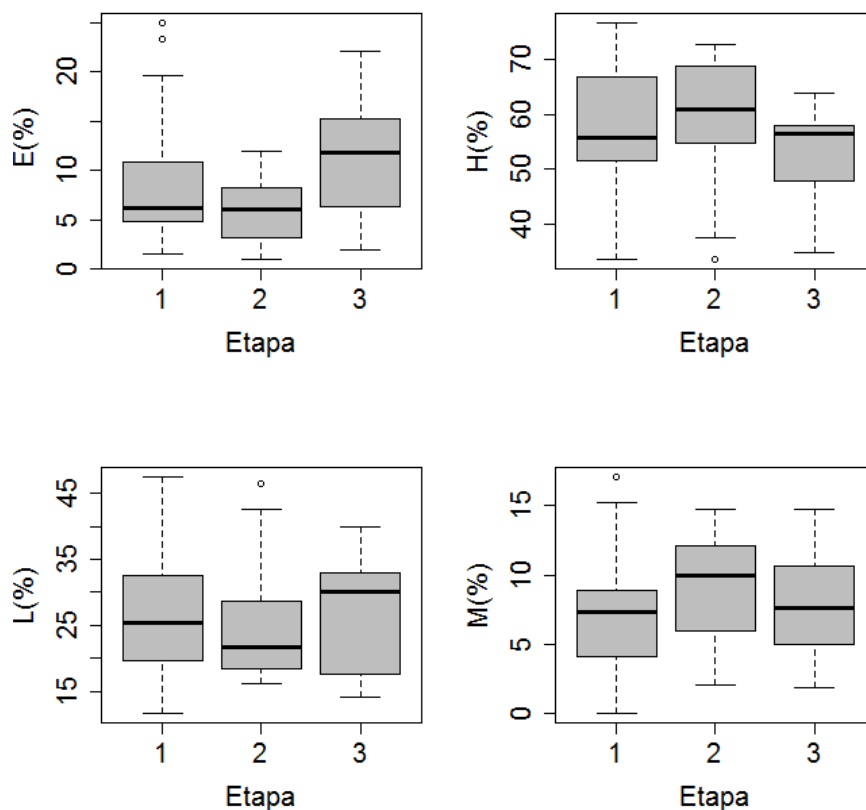


Figura 4.7: Proporción de cada tipo leucocitario en adultos de Cormorán Antártico para cada una de las etapas del período reproductivo en Punta Armonía, ISS, Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valore máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers)

Tabla 4.4: Efecto del número de pichones en el nido, etapa de crianza de pichones y peso total de la nidada sobre la proporción de los distintos tipos leucocitarios en el Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS.

	Heterófilos		Linfocitos		Monocitos		Eosinófilos	
	<i>F-test</i>	<i>P</i>	<i>F-test</i>	<i>P</i>	<i>F-test</i>	<i>P</i>	<i>F-test</i>	<i>P</i>
Número de pichones	3,82	0,03	9,83	0,00	3,14	0,05	0,27	0,76
Etapa de crianza	2,64	0,08	3,45	0,04	1,85	0,17	2,71	0,08
Peso total de la nidada	2,07	0,15	4,35	0,04	1,02	0,31	0,35	0,55

La proporción de eosinófilos no difirió entre nidos con distinto número de pichones, en tanto que el porcentaje de heterófilos y linfocitos variaron significativamente según el tamaño de la nidada (Tabla 4.4). Los heterófilos aumentaron en nidadas de 2 ($z=2,66$; $p=0,02$) y 3 pichones ($z=5,87$; $p<1e-04$) en comparación con nidos de 1 pichón, en tanto que los linfocitos disminuyeron significativamente con el aumento en el número de pichones (1- 2 pichones $z=2,76$; $p=0,01$). Los adultos que criaban 3 pichones tuvieron una proporción de monocitos ligeramente mayor que los que criaban 1 y 2 pichones ($F=3,14$; $p=0,05$) (Figura 4.8). Los linfocitos fueron los únicos leucocitos que se variaron en función del peso total de la nidada, disminuyendo con el incremento del peso de los pichones en el nido (Tabla 4.4)

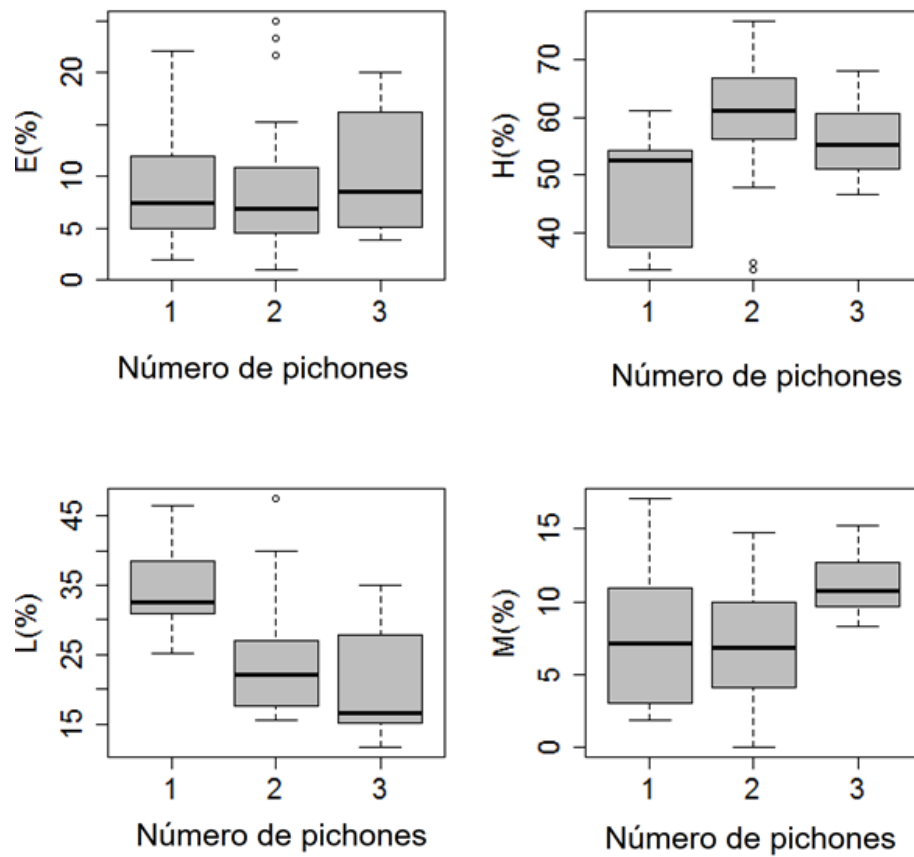


Figura 4.8: Proporción de cada tipo leucocitario en función del número de pichones en el nido, (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

La proporción H/L varió con la etapa de crianza de pichones ($F=3,22$; $p=0,05$) (Figura 4.9), aumentando entre la etapa de crianza inicial y tardía ($t=4,42$; $p<0,001$). Por otro lado, la relación H/L fue mayor en nidadas con 2 y 3 pichones en comparación con las nidadas de un pichón ($t=4,34$, $p<0,01$; $t=4,42$, $p<0,01$) (Figura 3.9) y aumentó con el peso de la nidada ($F=6,79$; $p=0,01$).

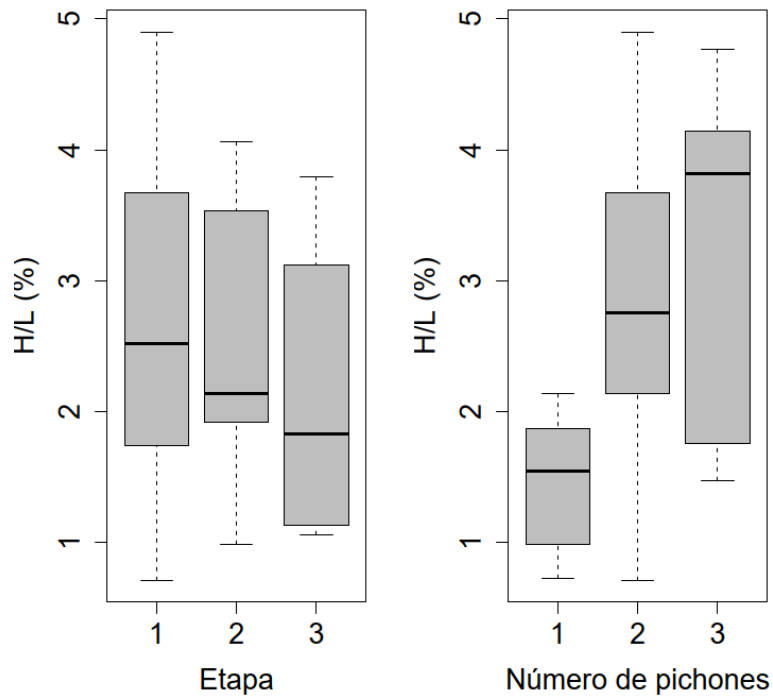


Figura 4.9: Proporción H/L de cada tipo leucocitario en función de a) etapa del ciclo reproductivo, b) número de pichones en el nido, (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

El HTO difirió entre etapas de crianza ($F=3,31$; $p=0,04$), aumentando entre las etapas 1 y 2 ($t=2,42$; $p=0,05$), y con el tamaño de la nidada, aumentando entre nidos con 2 y 3 pichones ($t=2,83$; $p=0,02$; Figura 4.10). No se observaron variaciones en el HTO según el peso total de la nidada (Tabla 4.5).

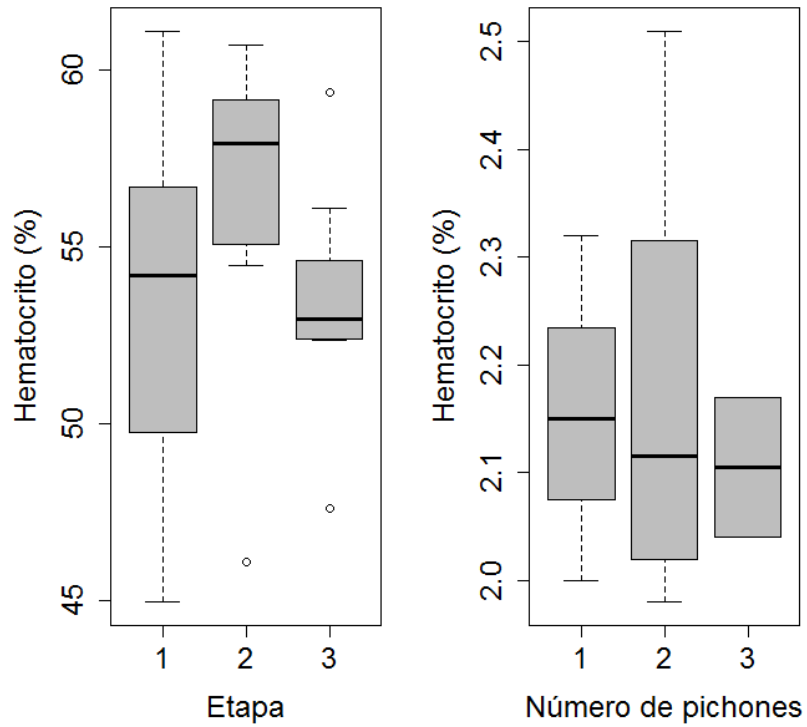


Figura 4.10: Valor del hematocrito del Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS en función de la etapa del ciclo reproductivo y del tamaño de la nidada (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valore máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

Tabla 4.5: Efectos del número de pichones en el nido, la etapa de crianza de pichones, el peso total de la nidada y el éxito reproductivo sobre el valor de hematocrito en el Cormorán Antártico en Punta Armonía, ISS.

	Hematocrito	
	<i>F-test</i>	<i>P</i>
Etapa de crianza	3,31	0,04
Número de pichones	4,24	0,02
Peso total de la nidada	1,16	0,25

Costa Danco, PA

El CLT disminuyó entre la segunda y tercera etapa de crianza de pichones (LRT= 5,13; p= 0,02) (Figura 3.11). A su vez, el número de pichones tuvo un efecto significativo sobre el CLT, el cual disminuyó entre nidos con 2 y 3 pichones (z=-3,57; p <0,01) (Figura 4.12). El peso total de pichones en el nido al momento del muestreo no tuvo efectos sobre el CLT (Tabla 4.6)

Tabla 4.6: Efecto del número de pichones en el nido, etapa de crianza de pichones, peso total de la nidada y edad media de los pichones del nido sobre el Conteo Leucocitario Total (CLT) en el Cormorán Antártico en Costa Danco, PA.

<i>Efectos fijos</i>	<i>LRT-test</i>	<i>P</i>
Número de pichones	14,57	<0,01
Etapa de crianza	5,13	0,02
Peso total de la nidada	1,72	0,18

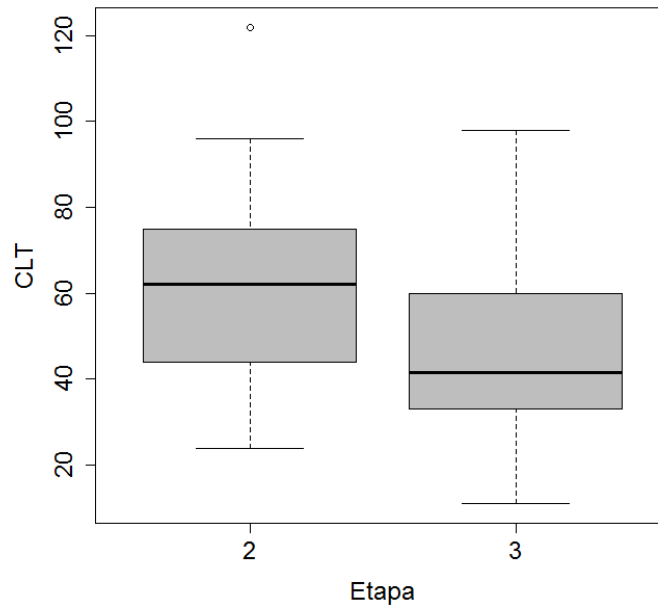


Figura 4.11: Número total de leucocitos en adultos de Cormorán Antártico según la etapa de crianza de pichones en Costa Danco, PA (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

Los eosinófilos y monocitos variaron según la etapa de crianza de pichones, en tanto que el recuento de heterófilos aumentó significativamente entre las etapas 2 y 3 ($F=7,02$; $p=0,01$). Por el contrario, los linfocitos disminuyeron con el avance de las etapas de crianza ($z=-5,041$; $p=4,62e-07$) (Tabla 4.7; Figura 4.13)

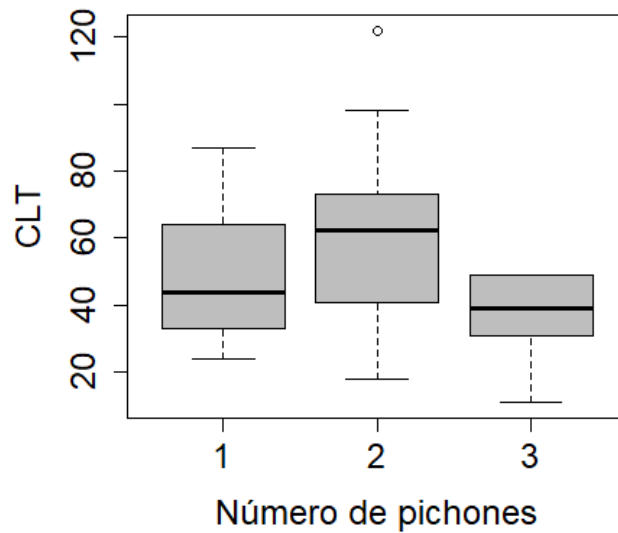


Figura 4.12: Número total de leucocitos en adultos de Cormorán Antártico según el número de pichones en el nido en Costa Danco, PA (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

La proporción de monocitos, heterófilos y eosinófilos no varió con el número de pichones en el nido, en tanto que la proporción de linfocitos disminuyó entre nidadas de uno y dos pichones ($z = 2,83$; $p = 0,01$) y entre uno y tres pichones ($z = 2,65$; $p = 0,02$) (Tabla 4.7) (Figura 4.14). El peso total de los pichones en el nido tuvo un efecto significativo solo sobre las proporciones de linfocitos (Tabla 4.7), los cuales disminuyeron con el incremento en el peso de la nidada.

Tabla 4.7: Efecto del número de pichones en el nido, etapa de crianza de pichones, peso total de la nidada y edad media de los pichones del nido sobre la proporción de los distintos tipos leucocitarios en el Cormorán Antártico en Costa Danco, PA.

	Heterófilos		Linfocitos		Monocitos		Eosinófilos	
	<i>F-test</i>	<i>P</i>	<i>F-test</i>	<i>P</i>	<i>F-test</i>	<i>P</i>	<i>F-test</i>	<i>P</i>
Número de pichones	0,96	0,38	4,39	0,01	0,01	0,98	1,51	0,23
Etapa de crianza	7,02	0,01	0,93	0,33	0,27	0,60	0,70	0,40
Peso total de la nidada	0,001	0,96	11,001	<0,01	0,87	0,42	1,04	0,31

La proporción H/L aumentó con el avance de las etapas del ciclo reproductivo ($F=5,59$; $p=0,02$). A su vez, esta proporción no varió con el peso total de la nidada ($F= 3,71$; $p=0,06$) ni con el número de pichones ($F= 0,84$; $p=0,43$) (Figura 4.15)

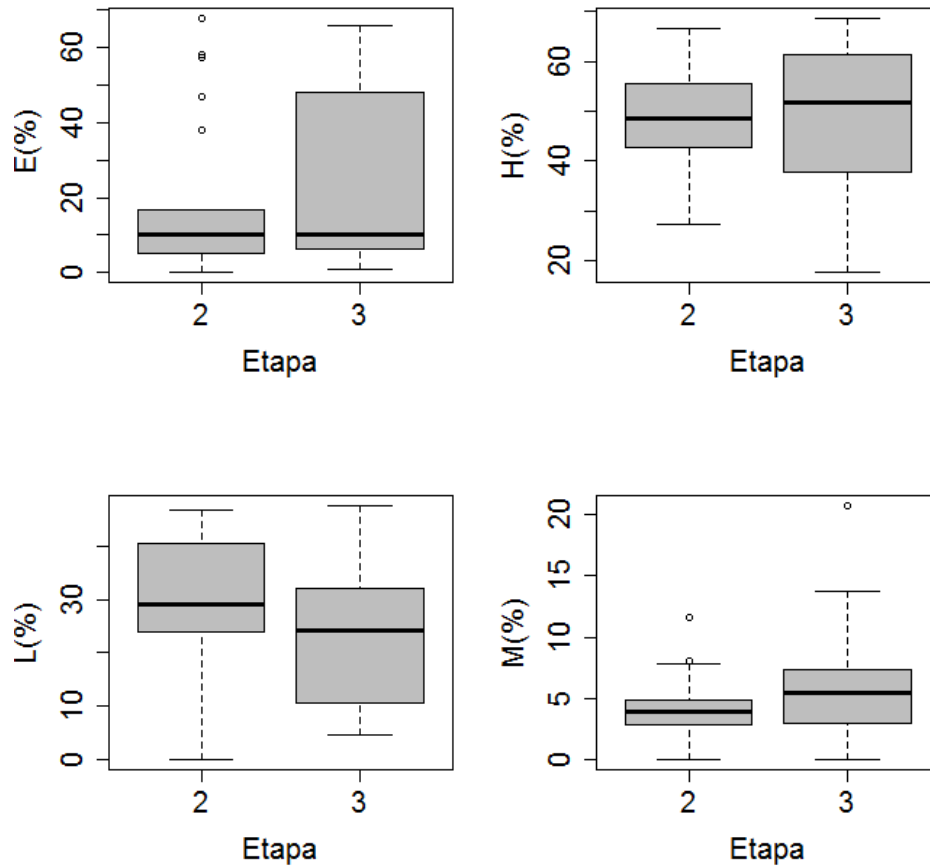


Figura 4.13: Proporción de cada tipo leucocitario (Eosinófilos (E), Heterófilos (H), Linfocitos (L) y Monocitos (M)) en función de la etapa del ciclo reproductivo en adultos de Cormorán Antártico de la Costa Danco, PA, (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

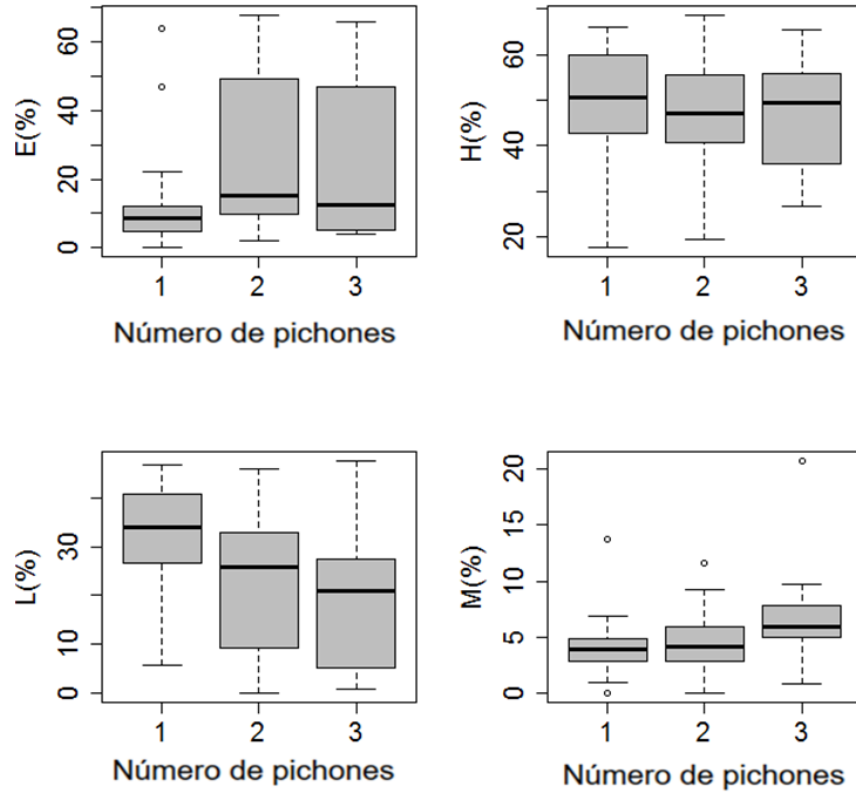


Figura 4.14: Proporción de cada tipo leucocitario (Eosinófilos (E), Heterófilos (H), Linfocitos (L) y Monocitos (M)) en adultos de Cormorán Antártico en función del número de pichones en el nido en Costa Danco, PA, (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

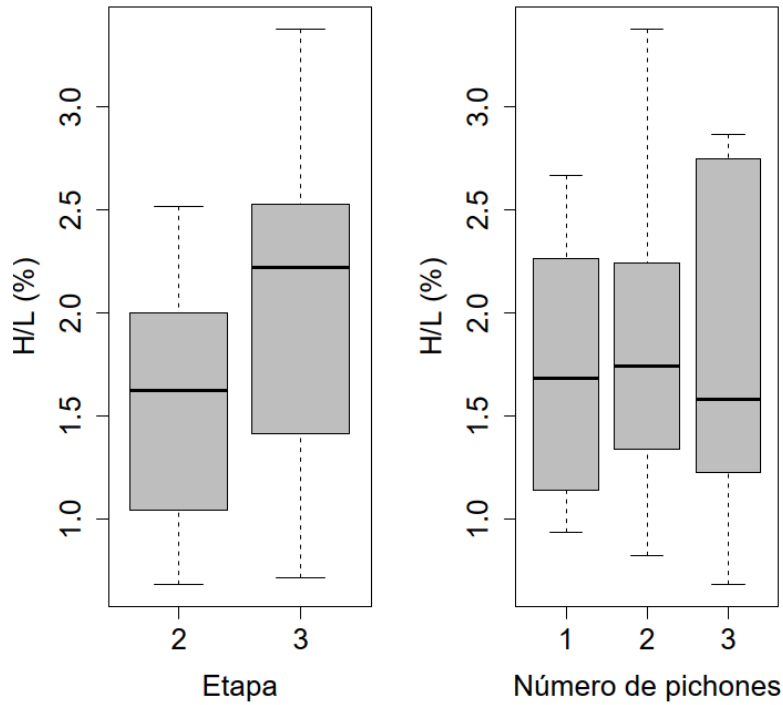


Figura 4.15: Proporción H/L de cada tipo leucocitario del Cormorán Antártico en Costa Danco, PA, en función de a) etapa del ciclo reproductivo, b) número de pichones en el nido en Costa Danco, PA (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

El año de muestreo explicó el 6,24% de la variación de los valores de HTO obtenidos para la PA, por lo que el efecto del año se tuvo en cuenta para el resto de los análisis. El efecto de las colonias de la Costa Danco sobre el HTO fue despreciable ($LRT=3,3e-08$; $p=0,99$) y el valor no varió significativamente con ninguno de los parámetros reproductivos evaluados (Tabla 3.8; Figura 4.16).

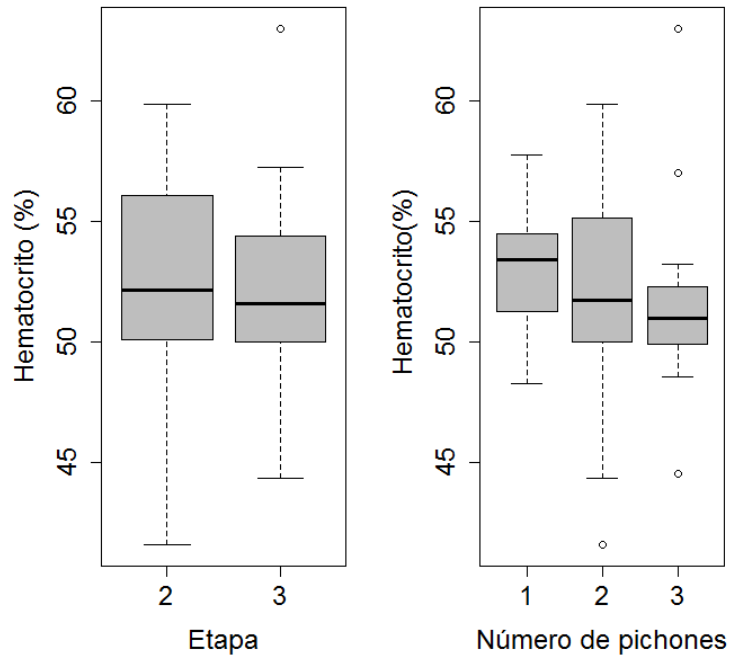


Figura 4.16: Valor del hematocrito del Cormorán Antártico en Costa Danco, PA en función de la etapa del ciclo reproductivo y del tamaño de la nidada (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers)

Tabla 4.8: Efectos del número de pichones en el nido, la etapa de crianza de pichones, el peso total de la nidada y el éxito reproductivo sobre el valor de hematocrito en el Cormorán Antártico en Costa Danco, PA

	Hematocrito	
	<i>LRT</i>	<i>P</i>
Etapa de crianza	0,003	0,95
Número de pichones	1,13	0,56
Peso total de la nidada	1,16	0,25

EFFECTO DE LA COLONIA REPRODUCTIVA SOBRE LA RELACIÓN ENTRE LOS METABOLITOS DEL PLASMA Y LA REPRODUCCIÓN

El efecto del peso total de la nidada no presentó una interacción significativa con la concentración de ninguno de los metabolitos del plasma. Los adultos de Punta Armonía presentaron una mayor concentración de triglicéridos y proteínas para nidadas de uno y tres pichones respectivamente (Tabla 4.9).

En las dos etapas de crianza consideradas los adultos de Punta Armonía presentaron mayores concentraciones de proteínas y colesterol que los adultos de Costa Danco (Tabla 4.10).

Tabla 4.9: Valores medios y desvío estándar (DS) de parámetros plasmáticos de adultos de Cormorán Antártico con distintos tamaños de nidada (NP1: nidadas de un pichón; NP2: nidadas de 2 pichones; NP3: nidadas con 3 pichones), agrupados por zona reproductiva.

	Punta Armonía		Costa Danco		t	P
	Media	DS	Media	DS		
<i>Triglicéridos</i>						
NP1	103,33	15,89	138,33	40,6	-1,84	0,43
NP2	101,56	13,55	126,00	62,14	-1,20	0,62
NP3	188,00	25,46	112,80	24,79	3,55	0,03
<i>Glucosa</i>						
NP1	215,67	16,01	192,33	28,26	1,57	0,16
NP2	207,67	9,48	198,50	29,38	0,91	0,38
NP3	210,50	9,19	182,00	38,41	1,55	0,18
<i>Proteínas</i>						
NP1	3,53	0,21	2,78	0,44	3,49	0,02
NP2	3,38	0,31	2,83	0,74	2,09	0,19
NP3	3,30	0,14	2,40	0,37	4,75	0,07
<i>Colesterol</i>						
NP1	247,33	36,53	198,50	43,17	1,77	0,26
NP2	251,50	40,41	199,60	58,32	2,09	0,07
NP3	283,00	73,54	190,80	37,82	1,68	0,19

Tabla 4.10: Valores medios y desvío estándar (DS) de parámetros plasmáticos de adultos de Cormorán Antártico en distintas etapas de crianza (E2: crianza media; 3: crianza tardía), agrupados por zona reproductiva.

	Punta Armonía		Costa Danco		t	P
	Media	DS	Media	DS		
<i>Triglicéridos</i>						
E2	100,75	13,96	132,44	51,1	-2,17	0,29
E3	127,43	44,26	107,00	37,4	0,86	0,70
<i>Glucosa</i>						
E2	212,25	14,75	194,31	32,89	1,62	0,13
E3	209,29	9,12	188,15	23,41	1,93	0,11
<i>Proteínas</i>						
E2	3,55	0,17	2,80	0,62	4,23	0,03
E3	3,33	0,27	2,44	0,45	3,93	0,01
<i>Colesterol</i>						
E2	254,23	32,67	202,81	52,39	2,44	0,04
E3	257,29	49,69	179,2	25,63	3,5	<0,01

EFFECTO DE LA COLONIA REPRODUCTIVA SOBRE LA RELACIÓN ENTRE LOS PARÁMETROS HEMATOLÓGICOS Y LA REPRODUCCIÓN

No hubo diferencias significativas entre zonas en el CLT para adultos criando uno y dos pichones, pero las diferencias fueron significativas en las nidadas de tres pichones (Wilcoxon: P=0,02) (Tabla 4.11).

El efecto de la zona sobre la proporción de cada tipo de leucocito en función del número de pichones en el nido se vio reflejado en general entre nidos con más de un pichón, siendo las

diferencias en las nidadas más pequeñas no significativas con excepción de los eosinófilos (Tabla 4.11). Para el mismo número de pichones las proporciones de heterófilos, linfocitos y monocitos fueron menores en Costa Danco, en tanto que los eosinófilos se encontraron en mayor proporción en esta localidad (Tabla 4.11).

El CLT durante la etapa 3 de crianza fue mayor en los adultos de Punta Armonía que en los de Costa Danco (Wilcoxon: $p=0,01$) La proporción de los distintos tipos leucocitarios también varió entre zonas en las distintas etapas de desarrollo de las crías, a excepción de los monocitos (Tabla 4.12). El recuento de heterófilos fue diferente entre colonias durante la etapa 2 (Wilcoxon: $p<0,01$) y la etapa 3 de crianza (Wilcoxon: $p<0,05$), siendo mayor en Punta Armonía. Las diferencias entre zonas por etapa de crianza también fueron significativas para los linfocitos, los cuales fueron mayores en Punta Armonía para las dos etapas evaluadas (Wilcoxon: $p<0,05$ E2; $p<0,05$ E3). Los leucocitos que presentaron mayor diferencia entre etapas del ciclo reproductivo fueron los eosinófilos, los cuales se encontraron en mayor proporción y aumentaron más con el progreso de la estación en los reproductores de la PA (Tabla 4.12).

Tabla 4.11: Valores medios y desvío estándar (DS) del conteo total leucocitario (CLT) y la proporción de cada tipo de leucocito en adultos de cormorán Antártico con distintos tamaños de nidada (NP1: nidadas de un pichón; NP: nidadas de 2 pichones; NP3: nidadas con 3 pichones), agrupados por zona reproductiva.

	<u>Punta Armonía</u>		<u>Costa Danco</u>		W	p
	Media	DS	Media	DS		
<i>CLT</i>						
NP1	53,10	41,09	47,67	14,22	15,00	1,00
NP2	84,04	57,60	74,60	27,47	126,00	0,98
NP3	99,86	33,70	41,40	8,85	31,50	0,02
<i>Heterófilos (%)</i>						
NP1	48,38	9,64	29,38	13,29	26,00	0,07
NP2	60,17	10,76	37,20	11,70	230,00	<0,01
NP3	56,14	7,55	38,27	10,79	31,00	0,03
<i>Linfocitos (%)</i>						
NP1	34,69	6,40	22,04	21,71	20,00	0,44
NP2	24,05	7,98	10,60	8,76	215,00	<0,01
NP3	21,33	8,91	12,95	19,45	28,00	0,10
<i>Monocitos (%)</i>						
NP1	7,94	5,05	8,07	4,93	16,00	0,93
NP2	6,85	3,96	5,87	3,72	141,00	0,57
NP3	11,30	2,70	4,99	2,54	35,00	<0,01
<i>Eosinófilos (%)</i>						
NP1	8,70	6,09	38,23	30,96	8,00	0,02
NP2	8,59	6,60	47,25	20,06	11,00	<0,01
NP3	10,71	6,87	41,96	21,61	4,00	0,03

Las diferencias en la proporción H/L entre reproductores de ambas localidades en la etapa 2 de crianza avanzada fueron significativamente diferentes (t-test=2,58; p<0,05), observándose mayores valores en los individuos de Punta Armonía (Figura 4.17, Tabla 4.13). En Punta Armonía esta proporción también fue mayor en nidadas con 2 y 3 pichones (t-test=2,9; p<0,01 y t-test=2,8; p<0,05 para NP2 y NP3 respectivamente) (Figura 4.17)

Tabla 4.12: Valores medios y desvío estándar (DS) del conteo total leucocitario (CLT) y la proporción de cada tipo de leucocito en adultos de Cormorán Antártico en distintas etapas de crianza (E2: crianza media; E3: crianza tardía), agrupados por zona reproductiva

	Punta Armonía		Costa Danco		W	p
	Media	DS	Media	DS		
<i>CLT</i>						
E2	57,55	34,71	71,33	28,70	37	0,37
E3	135,25	84,94	50,44	20,19	34	0,01
<i>Heterófilos (%)</i>						
E2	52,57	14,08	30,12	8,19	85,00	<0,01
E3	57,31	8,40	42,26	11,3	33,00	0,01
<i>Linfocitos (%)</i>						
E2	25,45	8,20	14,27	15,60	76,00	0,04
E3	29,05	10,12	12,05	13,60	3,002	0,03
<i>Monocitos (%)</i>						
E2	7,31	4,63	4,36	3,67	68,50	0,15
E3	6,92	2,66	7,63	2,76	13,00	0,52
<i>Eosinófilos (%)</i>						
E2	9,76	6,54	37,29	22,96	16,00	<0,01
E3	11,22	9,12	51,26	17,80	2,00	0,01

Tabla 4.13: Valores medios y desvío estándar (DS) de la proporción Heterófilos/Linfocitos (H/L) en adultos de Cormorán Antártico en nidadas con distintos tamaños de nidadas (NP1: nidadas de un pichón; NP2: nidadas de 2 pichones; NP3: nidadas con 3 pichones) y para distintas etapas de crianza (E2: crianza media; E3: crianza tardía), agrupados por zona reproductiva.

	Punta Armonía		Costa Danco		t	p
	Media	DS	Media	DS		
<i>H/L</i>						
NP1	1,47	0,49	2,00	0,93	-0,94	0,43
NP2	2,82	1,09	1,90	0,72	2,90	<0,01
NP3	3,12	1,40	1,30	0,73	2,80	0,01
<i>H/L</i>						
E2	2,54	1,04	1,56	0,66	2,58	0,01
E3	2,12	1,27	1,94	0,85	0,26	0,80

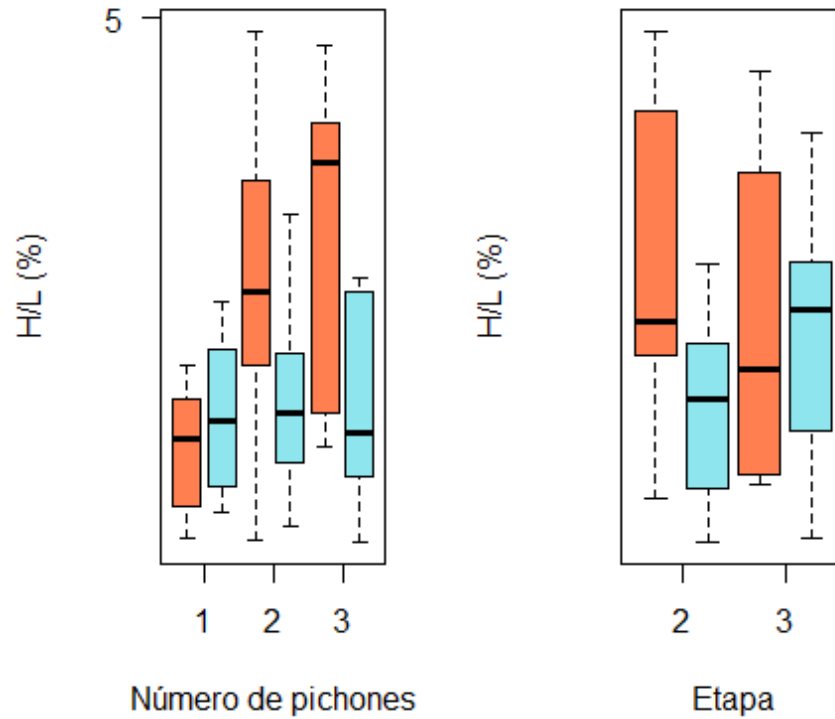


Figura 4.17: Proporción H/L en adultos del Cormorán Antártico en Punta Armonía (naranja) y Costa Danco (celeste) en función de a) etapa del ciclo reproductivo, b) número de pichones en el nido. (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers)

El HTO fue mayor en Punta Armonía en ambas etapas de crianza, aunque estas diferencias fueron levemente significativas solo durante la etapa media de pichones (Tabla 4.14) (Figura 4.18). A su vez, los cormoranes de Punta Armonía que criaban nidadas de tres pichones presentaron mayor valor de HTO que los adultos de la Costa Danco con el mismo tamaño de nidada (Figura 4.18).

Tabla 4.14: Valores medios y desvío estándar (DS) del hematocrito en adultos de Cormorán Antártico en nidadas con distintos tamaños de nidadas (NP1: nidadas de un pichón; NP2: nidadas de 2 pichones; NP3: nidadas con 3 pichones) y para distintas etapas de crianza (E2: crianza media; E3: crianza tardía), agrupados por zona reproductiva.

	Punta Armonía		Costa Danco		W	p
	Media	DS	Media	DS		
<i>HC</i>						
NP1	54,06	5,68	53,18	3,02	86,00	0,90
NP2	53,66	4,50	52,75	3,43	251,00	0,36
NP3	58,09	2,28	50,87	2,91	14,00	0,007
<i>HC</i>						
E2	54,71	5,77	52,07	4,58	147,00	0,04
E3	52,49	4,24	51,91	2,96	91,00	0,61

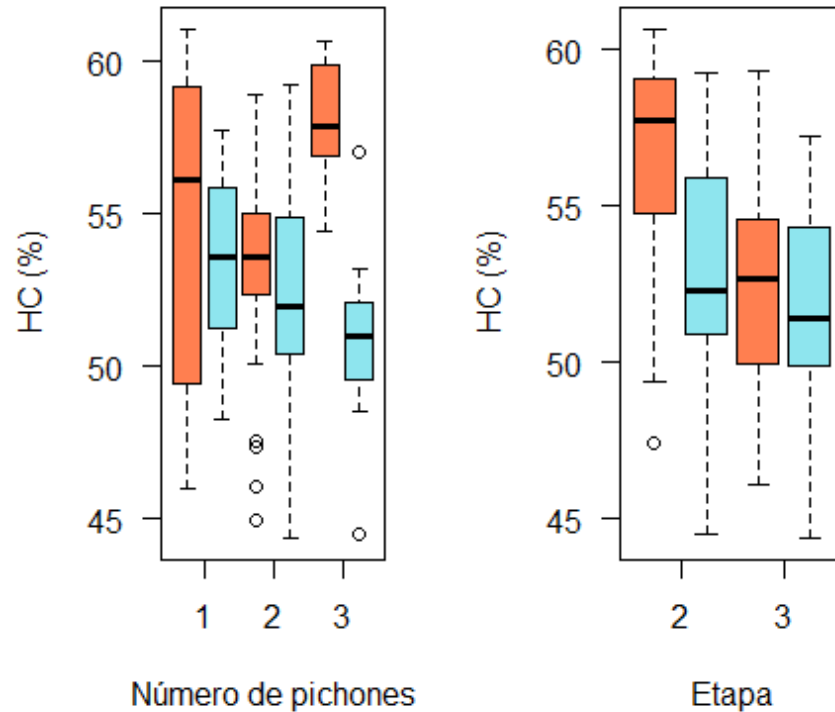


Figura 4.18: Proporción H/L en adultos del Cormorán Antártico en las Punta Armonía (naranja) y Costa Danco (celeste) en función de a) etapa del ciclo reproductivo, b) número de pichones en el nido (Referencias del gráfico: línea central; mediana; caja: percentiles 25 y 75; bigotes: valor máximo y mínimo o 2 desvíos estándar en caso de que haya outliers; puntos abiertos: outliers).

DISCUSIÓN

PARÁMETROS SANGUÍNEOS Y REPRODUCTIVOS DEL CORMORÁN ANTÁRTICO

Punta Armonía, ISS

Los parámetros bioquímicos evaluados en este trabajo presentaron muy poca variación en función de los parámetros reproductivos seleccionados como indicadores del esfuerzo parental. En la colonia de Punta Armonía, ISS, solo los triglicéridos presentaron cambios en función del

esfuerzo reproductivo, estando estos en mayor concentración en adultos que criaban tres pichones. La concentración de triglicéridos en aves está correlacionada con la cantidad de grasa corporal (Dabbert et al., 1997) y sus altos valores están asociados a la formación de reservas de grasa (García et al., 2010). Estas reservas son de rápida disponibilidad en caso de necesidades energéticas inmediatas, como por ejemplo cuando el aporte energético proveniente de la dieta es insuficiente. Si bien se hubiera esperado que la mayor inversión parental que requieren nidadas de mayor tamaño se vea reflejado en un mayor consumo de reservas de lípidos (Jenni-Eiermann & Jenni, 1994) y en una menor concentración de triglicéridos, la mayor concentración de este lípido observada en adultos con nidadas más grandes podría deberse a que los individuos que se encuentran en mejor condición corporal/nutricional podrían criar un mayor número de pichones. En este trabajo la mayor concentración de triglicéridos se vio acompañada por un mayor peso de los adultos en nidadas de tres pichones, lo que podría indicar una mayor calidad de los reproductores con nidadas más grandes. Perrins & Moss (1975) propusieron que las aves ajustan el tamaño de la nidada en función de su propia condición corporal (Hipótesis de optimización individual). Por ejemplo, en el caso del Pingüino de Barbijo (*Pygoscelis antarcticus*) se observó que los adultos de mayor calidad son más pesados, tienen mayor tamaño del pico y ponen nidadas más numerosas (Moreno et al., 1997). En el Cormorán de las Georgias (*Phalacrocorax georgianus*) la cantidad de alimento ofrecido por los padres es similar en nidadas de 1, 2 y 3 pichones en los primeros 10 días de edad, pero el incremento en el alimento ofrecido en nidadas más numerosas es significativamente mayor cuando los pichones alcanzan los 30 días (Shaw 1984). A su vez, tanto machos como hembras aumentan la cantidad y duración de los viajes de alimentación en función del número de pichones en el nido (Casaux., 1998). De esta manera, una mayor reserva adiposa les permitiría contar con una fuente extra de energía para ser utilizada en momentos de déficit energético y/o alimenticio con el avance de la temporada en momentos donde el esfuerzo parental en nidadas de 3 pichones se incrementa enormemente.

No se observaron diferencias en los metabolitos plasmáticos de los individuos muestreados a lo largo del período reproductivo. Las proteínas plasmáticas son buenas indicadoras del estado

nutricional a medio término (García-Rodríguez et al., 1987; Alonso-Alvarez & Ferrer, 2001) ya que su incremento y disminución en sangre es lenta (García-Rodríguez et al., 1987; Ferrer, 1990) y no son sensibles a la ingesta reciente de alimento. En este trabajo la falta de variación observada en las proteínas podría indicar un mantenimiento de la condición nutricional de los reproductores de Punta Armonía a lo largo del periodo reproductivo. Lo mismo parecería estar indicando la estabilidad observada en los valores de triglicéridos, los cuales en general son la principal y primer fuente de energía utilizada. Sin embargo, el peso de los adultos disminuyó con el avance de la temporada reproductiva (ver también Casaux, 1998), lo que estaría indicando que los metabolitos analizados no estén poniendo de manifiesto los cambios en la condición corporal de los adultos reproductores. Este hecho podría deberse a que las mediciones de metabolitos plasmáticos fueron realizadas en reproductores en etapas de cría media y tardía en el final de la temporada reproductiva, no contándose con datos de las etapas iniciales de cría al inicio de la reproducción. En un estudio previo desarrollado también en Punta Armonía se reporta una disminución del 10% de la masa corporal de los adultos con pichones entre 10 y 30 días de edad y un 20% a la edad de 45/50 días (Casaux., 1998), en tanto que en el Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) se observó que los adultos reproductores perdieron aproximadamente 80 gramos (3–4 % del peso corporal) durante la etapa inicial de la crianza (Svigelj & Quintana, 2007). De esta manera, los datos de parámetros bioquímicos de este trabajo que incluyen pichones de a partir de 20 días no incorporan parte de la disminución de masa corporal asociada al primer incremento en el esfuerzo parental entre los 10 y 20 días de edad de las crías. Así, probablemente la inclusión de datos provenientes de nidos en crianza temprana podría poner de manifiesto los cambios observados en el peso de los adultos y el deterioro del estado nutricional. Por otro lado, la ausencia de cambios en la condición corporal durante el progreso de la reproducción ha sido observada en otras especies de aves (Machado-Filho et al., 2010) y es esperable en aves que prioricen su propia condición física en detrimento del aprovisionamiento de pichones ante escenarios de oferta de alimento limitada con el fin de asegurar sus reproducciones futuras (Apanius et al., 2008).

Para poder comprender mejor las estrategias reproductivas del Cormorán Antártico evaluamos la condición del sistema inmune a lo largo del periodo reproductivo. Los costos asociados a la reproducción compiten con los recursos energéticos y nutricionales necesarios para el mantenimiento del sistema inmune, por lo que a medida que incrementan los costos asociados al crecimiento de los pichones se pueden ver afectados distintos componentes inmunológicos. En aves se han reportado cambios en el conteo leucocitario durante la reproducción, como por ejemplo entre incubación y crianza, entre reproductores tempranos y tardíos, y con el crecimiento de los pichones (Moreno et al., 1997; Fargallo et al., 2001). Sin embargo, y quizás debido a que no se muestrearon los mismos individuos focales a lo largo de toda la temporada, en este trabajo las variables seleccionadas para evaluar el progreso de la temporada reproductiva no tuvieron un efecto significativo sobre el CLT de los reproductores de Punta Armonía. Estos resultados coinciden con lo propuesto por Davis et al. (2008) quienes argumentan que la interpretación del CLT como medida de inmuno-competencia y estrés en los animales presenta grandes inconsistencias en la literatura ecológica. En este trabajo la única relación significativa observada en Punta Armonía fue entre el CLT y el número de pichones en el nido, con un mayor conteo leucocitario en adultos con nidadas más grandes. Como se mencionó anteriormente, las nidadas de 1, 2 y 3 pichones difieren en la cantidad de alimento recibidos de los padres a partir de los 10 días de edad de los pichones (Shaw, 1984), así como en el esfuerzo de forrajeo (Casaux, 1998). De esta manera, el mayor conteo leucocitario en adultos con nidadas más numerosas, con mayores valores de triglicéridos y mayor peso, apoyaría la idea de que los adultos con nidadas más grandes están en mejor condición y pueden invertir más en su sistema inmune que los reproductores criando menos pichones. Esta relación entre el sistema inmune y el peso ha sido reportada también en aves como la Golondrina Común (*Hirundo rustica*) (Saino et al., 1997) y el Mergulo Atlántico (*Alle alle*) (Kulaszewicz et al., 2017), en los cuales se observó que el índice de masa corporal, como indicador de las reservas corporales, estuvo positivamente relacionado al número total de leucocitos, indicando que los individuos más pesados tenían un sistema inmune innato más efectivo. En este contexto, nuestros resultados sugieren que los individuos de mayor peso y reservas lipídicas, y con un mejor sistema inmune

pueden afrontar mayores costos reproductivos y criar más pichones. Sin embargo, como se mencionó en el párrafo anterior, la interpretación de los valores del CLT es controversial (Davis et al., 2008) debido a que algunos estudios sugieren que un aumento de leucocitos indican un fuerte sistema inmune (Kulaszewicz et al., 2017), en tanto que otros reportan lo contrario (J. Moreno et al., 2002), por lo cual su interpretación debe ser acompañada del análisis del perfil leucocitario para poder comprender como los animales distribuyen sus recursos entre los diferentes componentes del sistema inmune. En este trabajo el análisis de la proporción de los tipos leucocitarios mostró una amplia variación en función de los parámetros de esfuerzo parental evaluados y no se pudieron detectar tendencias claras. Los linfocitos se vieron en general fuertemente influenciados por los parámetros reproductivos considerados, disminuyendo con el aumento de los distintos indicadores de esfuerzo parental. Los linfocitos son parte de la inmunidad adquirida y son responsables de la respuesta inmune a patógenos específicos (Dufva & Allander, 1995). Durante situaciones de estrés los animales suprimen su inmunidad mediada por células conduciendo a una disminución de la concentración de linfocitos (Hörak et al., 1998b). Por lo tanto, la disminución de estos leucocitos observada en este trabajo sugiere una reducción de la función inmune en los cormoranes de Punta Armonía debido al estrés asociado a la mayor demanda en el nido con el crecimiento de los pichones. En el Piquero Marrón (*Sula leucogaster*), Dehnhard & Hennicke (2013) observaron que en los machos disminuía la cantidad de linfocitos entre la incubación y la crianza de los pichones, etapa en la cual aumentan considerablemente las demandas en el nido por la necesidad de aprovisionar a las crías. En este trabajo el descenso de los linfocitos se vio acompañado por un aumento casi significativo de los eosinófilos durante la última etapa de crianza. Debido a que los eosinófilos están involucrados en la defensa contra parásitos (Beutler, 2004), su incremento podría estar indicando un deterioro de la salud, y posiblemente una mayor carga parasitaria en los reproductores durante la etapa de muda de los pichones debido a la alta demanda energética de la nidada durante ese periodo.

En este trabajo los linfocitos también descendieron con el aumento en el número de pichones en el nido. El efecto de la supresión del sistema inmune con el tamaño de la nidada también ha

sido previamente documentado en aves (Ilmonen et al., 2003; Shutler et al., 2004). Por otro lado, la disminución en el número de linfocitos con el tamaño de la nidada se vio acompañada por un aumento en la proporción de heterófilos. Los heterófilos aumentan en número durante procesos inflamatorios, estrés crónico e infecciones (Maxwell & Robertson, 1998). Debido a que en este trabajo no se observaron variaciones en los otros leucocitos indicadores de infecciones con el tamaño de la nidada, el aumento en el número de heterófilos parecería estar relacionado con el estrés generado por la reproducción. En concordancia con esto, se observó un aumento en la proporción H/L con el progreso de la estación reproductiva y con el aumento en el número de pichones. Los cambios en la relación H/L por efecto del estrés crónico asociado a la reproducción y a la mayor carga de trabajo asociada al crecimiento de los pichones ha sido ampliamente documentado en aves (Ilmonen et al., 2003; Garcia et al., 2010; Dehnhard & Hennicke, 2013). Como se mencionó anteriormente, la carga de trabajo en función de la cantidad de alimento provista a los pichones aumenta en gran proporción en el Cormorán de Georgias (Shaw, 1984). Este autor reportó que la ingesta diaria de alimento en una nidada de 2 pichones próxima a la emancipación es al menos ocho veces mayor que en una nidada de 3 pichones durante los primeros días de edad. El aumento en la carga de trabajo durante la temporada reproductiva podría explicar también el aumento del hematocrito entre las etapas inicial y media de la crianza. Por ejemplo, en el Pingüino Macaroni (*Eudyptes chrysolophus*) el hematocrito estuvo fuertemente relacionado a la actividad de forrajeo de los adultos, aumentando con el número de viajes de alimentación y con la duración total de los mismos (Crossin et al., 2015). Esto mismo podría estar explicando el aumento de los valores de hematocrito con el crecimiento de los pichones, así como con el tamaño de la nidada observados en los cormoranes de Punta Armonía. Casaux & Bertolin (2018) describieron para el Cormorán Antártico en Punta Armonía el efecto del tamaño de la nidada sobre el número de viajes de forrajeo diarios, los cuales fueron significativamente más numerosos para ambos sexos en nidadas de tres pichones. A su vez, también observaron en general un aumento en el número de salidas diarias de alimentación con el crecimiento de los pichones. De esta forma, el incremento en el valor del hematocrito con el aumento en los requerimientos energéticos de la nidada

observado en este trabajo podría deberse a los cambios en las actividades de alimentación, las cuales podrían estar induciendo la eritrocitosis.

El análisis en conjunto de los parámetros bioquímicos e inmunológicos de los adultos durante la reproducción en Punta Armonía, ISS, indicaría un deterioro de la condición de salud de estos cormoranes lo largo del ciclo reproductivo. Si bien los parámetros indicadores del estado nutricional se mantuvieron estables, se observó una disminución del peso de los reproductores a lo largo de la temporada junto con un aumento en la proporción H/L y cambios en el perfil leucocitario, lo que indicaría un empobrecimiento de la condición de salud. Como se mencionó previamente, los cambios en la condición corporal no se vieron reflejados en los metabolitos plasmáticos, lo cual podría deberse a los bajos tamaños muestrales y a la ausencia de datos al inicio de la reproducción. Otros metabolitos tales como la urea, el ácido úrico (Ferrer et al., 2013), y otros relacionados con la formación o consumo de depósitos de grasa tales como los ácidos grasos libres (Grana Grilli et al., 2018) podrían ayudar a detectar cambios en el estado nutricional.

Costa Danco, PA

En las colonias ubicadas sobre la Costa Danco, PA, no se observaron diferencias significativas en los metabolitos plasmáticos en función de ninguno de los parámetros reproductivos. Sin embargo, algunos parámetros mostraron algunas tendencias, aunque no significativas. Por ejemplo, las proteínas totales mostraron una disminución, aunque no significativa, con el aumento en el peso total de la nidada. Esto coincide con lo observado por Ferrer et al. (2013) en el Pingüino de Barbijo (*Pygoscelis antarctica*) donde los adultos que criaban nidadas más livianas presentaban menores valores de urea y ácido úrico, ambos productos del catabolismo de las proteínas, indicando un deterioro de la condición nutricional de los padres en nidadas de mayor peso. Así mismo, se observó una ligera disminución de todos los metabolitos entre las etapas de crianza media y tardía. Como se mencionó anteriormente, debido al arribo tardío a las colonias los muestreos en esta zona no se obtuvieron datos de adultos en etapa de crianza

inicial, lo cual podría estar influenciando la interpretación de los resultados obtenidos. La incorporación de valores del inicio de la etapa reproductiva podría haber ayudado a detectar una mayor variación en los parámetros bioquímicos con el avance de la temporada entre etapas iniciales y tardías.

Al evaluar el estado inmunológico de los cormoranes de la Costa Danco se observó que el CLT disminuyó entre la segunda y la tercera etapa de crianza y entre nidos con 2 y 3 pichones. Estos resultados son contrarios a lo registrado en Punta Armonía, donde el CLT aumento con el número de pichones. Como se mencionó anteriormente, la interpretación de la variación del CLT es compleja (Davis et al., 2008), por lo cual es necesario complementarla con la evaluación del perfil leucocitario para una mejor interpretación del estado de salud de los progenitores. Al igual que en Punta Armonía, el tipo leucocitario que más se vio afectado por los parámetros reproductivos en los cormoranes de la Costa Danco fueron los linfocitos, los cuales disminuyeron con todas las medidas de esfuerzo parental, lo que podría estar indicando una respuesta celular inducida por el estrés reproductivo. A su vez, durante el progreso de las etapas de crianzas de los pichones se observó acompañada de un aumento en el número de heterófilos y, por ende, de un incremento en el índice H/L con el desarrollo de los pichones. De esta manera, y al igual que lo observado en Punta Armonía, la reproducción es un evento energéticamente costoso que estaría compitiendo con los recursos asignados al propio mantenimiento en los cormoranes de la Costa Danco. Estos resultados apoyan la idea de que la inmunosupresión inducida por estrés puede ser una importante vía fisiológica que participa en el trade-off entre el número y la viabilidad de las crías. Como ocurrió en Punta Armonía, se observa una disminución de la condición de la salud de los reproductores de la Costa Danco a medida que progresa la temporada reproductiva, reflejada por condición inmunológica, y no por otros parámetros corporales. Otros estudios en aves también han reportado que los niveles de estrés se reflejan en parámetros inmunológicos y en niveles de corticosterona, pero no en la masa ni en el índice de estado corporal (Machado-Filho et al., 2010; Grana Grilli et al., 2018). En el Skua Pardo, Graña Grilli et al. (2018) observaron que las hembras desplegaban un mayor esfuerzo parental y que presentaban una menor condición inmunológica que los machos, pero

que ejemplares de ambos sexos presentaban similares valores de metabolitos plasmáticos. Estas observaciones, junto con lo visto en este trabajo, podrían indicar una mayor sensibilidad de los indicadores del sistema inmune a los cambios en la condición física.

COMPARACIÓN DE PARÁMETROS REPRODUCTIVOS Y SANGUINEOS DEL CORMORÁN ANTÁRTICO ENTRE ZONAS CON DISTINTA EXPLOTACIÓN COMERCIAL

El impacto sobre la salud y el nivel de estrés de los animales derivado de la reproducción puede verse intensificado en zonas con baja disponibilidad de alimento. A medida que los pichones crecen aumentan los requerimientos energéticos de la nidada y con ello el esfuerzo de forrajeo de los reproductores. Así, en zonas con baja oferta alimentaria las aves marinas pueden incrementar el esfuerzo de búsqueda de alimento, lo que afecta la relación costo-beneficio entre el mantenimiento de su condición y el esfuerzo reproductivo que están llevando a cabo. En este trabajo comparamos los parámetros bioquímicos e inmunológicos en cormoranes con requerimientos de cría similares reproduciendo en dos zonas con distinta oferta. Al comparar el estado inmunológico de cormoranes de ambas zonas con similares requerimientos de cría, se observó una peor condición de salud en los adultos de Punta Armonía. Tanto el CLT como la proporción de los principales leucocitos (heterófilos y linfocitos) y el índice H/L fueron mayores en los adultos de Punta Armonía. Se observó que el Cormorán Antártico en dicha localidad despliega viajes de alimentación más largos y que forrajea durante más tiempo para cubrir las necesidades energéticas debido al consumo de un mayor número de presas más crípticas y de menor tamaño en comparación con los reproductores de la Costa Danco (Casaux & Bertolin, 2018). De esta manera, el incremento en los costos de forrajeo podrían verse reflejados en un mayor estrés fisiológico reflejado por la relación H/L, y, por ende, en una menor inversión en el sistema inmune en estas poblaciones. Además, al comparar el éxito reproductivo entre zonas se observó que en la temporada reproductiva 2016 el éxito reproductivo en Punta Armonía (1,56 pichones por nido) fue menor que en Costa Danco (2,13 pichones por nido), lo que podría estar indicando que los cormoranes de Punta Armonía se

encuentran cerca del umbral de costos reproductivos adicionales que pueden aceptar, a partir del cual priorizan su auto-mantenimiento sobre el incremento en el aprovisionamiento de las crías cuando los costos de forrajear son demasiado altos (Harding et al., 2009).

Al comparar los metabolitos indicadores del estado nutricional a lo largo del ciclo reproductivo se observó una mayor concentración de proteínas y colesterol en los reproductores de Punta Armonía en las dos etapas reproductivas consideradas, lo que indicaría un mejor estado nutricional que en los adultos de Costa Danco. Estas observaciones reflejan una situación contraria a la derivada de la interpretación de la información sobre el sistema inmune (ver arriba), y a lo esperado según la hipótesis de una peor condición física en los cormoranes de Punta Armonía como consecuencia de un mayor esfuerzo de forrajeo (Casaux et al., 2013). Debido a que el aprovisionamiento de comida involucra dos procesos, la adquisición del alimento a través de las actividades de forrajeo y la distribución del alimento entre el propio mantenimiento y la demanda de las crías (Ferrer et al., 2012), es probable que debido a una situación de estrés alimentario, y alcanzado cierto umbral vinculado al esfuerzo de forrajeo, los reproductores de Punta Armonía prioricen la utilización del alimento obtenido mediante el incremento en las actividades de forrajeo para su propio mantenimiento en detrimento de la alimentación de los pichones, lo cual se vería reflejado en el menor éxito reproductivo observado en esta colonia. Sin embargo, en este trabajo se observó una disminución del peso de los cormoranes a lo largo del ciclo reproductivo en ambas zonas y un menor peso en los reproductores de Punta Armonía. De esta manera es probable que los metabolitos evaluados no estén poniendo de manifiesto el deterioro en la condición física de los cormoranes debido a un bajo tamaño muestral en Punta Armonía o a la falta de sensibilidad de estos parámetros. Por último, la masa corporal del adulto en gramos es en parte resultado del tamaño estructural del ave y no necesariamente refleja la cantidad de reservas endógenas, lo cual podría ser otro motivo de la contrariedad de los resultados observados. Lamentablemente en este trabajo no disponemos de un índice de condición corporal, ni de datos del estado nutricional de los reproductores al momento del nacimiento de los pichones en ninguna de las zonas bajo estudio. Ambos datos, junto con información del estado de salud de los pichones a la independencia,

serían de gran utilidad para terminar de comprender como la disponibilidad de alimento estaría afectando las decisiones reproductivas en esta especie.

CAPITULO V

Conclusiones Generales

La actividad pesquera piscícola que se desarrolló en Antártida durante las décadas del 60 y 70 produjo el colapso de los stocks de peces explotados, así como de las especies acompañantes (Kock, 1992). Por este motivo la Comisión para la Conservación de los Recursos Vivos Marinos Antárticos (CCRVMA) prohibió la actividad en distintas regiones de Antártida, incluyendo la subárea 48.1, a la cual pertenecen las Islas Shetland del Sur (ISS) y el Noroeste de la Península Antártica (PA). En la actualidad la actividad pesquera en Antártida continúa cerrada en esta subárea, y se encuentra restringida a escasas zonas y sobre unas pocas especies. Sin embargo, la pesca ilegal y las presiones para realizar nuevas “exploraciones” o pesquerías sobre nuevas especies es permanente, por lo cual, todos los años la CCRVMA revisa y desarrolla medidas de protección que deben ser implementadas durante cada temporada de pesca. Para tomar estas decisiones de manejo la CCRVMA se basa en información científica que incluye los efectos de la actividad comercial, ya sea directos o indirectos.

El objetivo principal de esta tesis doctoral fue determinar la condición de salud del Cormorán Antártico, y su relación con la variación de la oferta alimentaria causada por la pesca comercial en Antártida. Con el fin de alcanzar este objetivo se evaluaron por primera vez parámetros fisiológicos relacionados con el estado de salud y nutricional en esta especie. Además, se contempló la evaluación de estos parámetros en la colonia de Punta Armonía, ISS, un área sometida a gran presión pesquera en el pasado que provocó la sobreexplotación de algunas de las principales presas del Cormorán Antártico, y en Costa Danco, PA, un área no afectada por la pesquería. De esta manera se puede comparar el estado nutricional de los cormoranes que reproducen bajo distintas condiciones de alimentación. Además, este estudio abarca una perspectiva integral sobre como varían los parámetros fisiológicos en esta especie dentro y entre áreas, analizándolos junto con la composición de la dieta y los parámetros reproductivos.

COMPOSICIÓN DE LA DIETA

La composición general de la dieta fue similar entre zonas, siendo los peces de la familia Nototheniidae el componente principal de la dieta. A su vez el pez más consumido en ambas localidades fue *Notothenia coriiceps*, por lo que la diferencia en la composición observada en la dieta se debió principalmente a contribución de la segunda especie más consumida en cada área, *Harpagifer antarcticus* en Punta Armonía y *Trematomus newnesi* en Costa Danco. Estudios previos indicaban que la presa que más aportaba a las diferencias en la dieta entre nuestras áreas de estudio era *Gobionotothen gibberifrons*, en coincidencia con una mayor abundancia de esta especie en la PA, debido a su lejanía de las áreas explotadas por la actividad pesquera comercial (Casaux & Barrera-Oro, 2016). Sin embargo, a diferencia a lo esperado *G. gibberifrons*, no mostró diferencias entre zonas en nuestro estudio. El similar aporte de esta presa en ambas zonas se debió a una subrepresentación de esta especie en la dieta de Costa Danco en comparación con los registros previos. Debido a que los cormoranes son oportunistas este echo parecería indicar un cambio en composición ictícola de la zona, ya sea un incremento en la abundancia de *T. newnesi* o una disminución en la abundancia de *G. gibberifrons*.

Por otro lado, se observó que la composición de la dieta en ambas localidades varió a lo largo del ciclo reproductivo, con una disminución del consumo de *N. coriiceps* y un incremento en el aporte de las segundas presas en importancia con el progreso de la estación reproductiva. Este cambio ya había sido previamente reportado por Casaux (1998) para Punta Armonía y estaría relacionado a una partición de recursos por ambos sexos con el fin de disminuir la competencia intra-específica (Casaux et al., 2001). Estos autores observaron que las hembras aumentan el consumo de pequeños ejemplares de *H. antarcticus* frente a una mayor demanda de los pichones dejando disponible para los machos ejemplares grandes de *N. coriiceps* en aguas cercanas a las colonias (Casaux et al., 2001). Si bien en este trabajo no se analizó la composición de la dieta según el sexo de los individuos creemos que dicha estrategia podría estar explicando la variación en el consumo de presas observado en este trabajo a lo largo de la temporada reproductiva en ambas zonas de estudio.

PARÁMETROS HEMATOLÓGICOS

En general los parámetros bioquímicos e inmunológicos estudiados estuvieron dentro de los rangos de referencia establecidos para otras aves marinas. El hematocrito (HTO) presentó valores medios a altos en comparación con otras aves marinas. Este hecho podría deberse al clima extremo de Antártida, en el cual las aves se caracterizan por tener una elevada frecuencia respiratoria por unidad de volumen de sangre para mantener un alto nivel de energía metabólica (Myrcha & Kostelecka-Myrcha, 1980), o a la capacidad de buceo de esta especie, ausente en las otras aves voladoras antárticas. Para terminar de comprender las adaptaciones fisiológicas de esta especie al clima y al buceo sería conveniente la medición de otras medidas indicadoras de la función respiratoria tales como el contenido medio de hemoglobina por célula y el tamaño y número de eritrocitos.

En lo que respecta a los parámetros bioquímicos, se determinaron valores de referencia de proteínas totales, glucosa, triglicéridos y colesterol para adultos reproductores de ambos sexos en las dos localidades de estudio. Estos parámetros se encontraron dentro de los rangos ya descritos para otras especies y tuvieron leves diferencias entre áreas de estudio, lo cual no estaría reflejando el distinto grado de estrés fisiológico sugerido por los parámetros inmunológicos. La menor sensibilidad de los parámetros plasmáticos en comparación con los inmunológicos ya ha sido reportada para otras aves marinas (Lormée et al., 2003; Graña Grilli, 2015) lo que podría estar relacionado a un mecanismo buffer de las aves marinas frente a condiciones reproductivas desfavorables.

Por otro lado, cabe destacar que el Cormorán Antártico presentó altos valores del índice Heterofilos/Linfocitos (H/L) en ambas zonas de estudio. Si bien los valores de H/L estuvieron dentro de los rangos observado en otros cormoranes (Gallo et al., 2013; Minias et al., 2013) sus valores medio fueron altos. La mayoría de los estudios previos utilizados en la comparación se basaron en individuos juveniles, por lo cual los valores más altos de H/L registrados en este trabajo coincidirían con la idea general de que la reproducción es un evento estresante en aves

marinas, el cual podría ser aún mayor en ambientes climáticos extremos. Además, se observó que los cormoranes de Punta Armonía presentaron una mayor proporción H/L que los de la Costa Danco, lo que indicaría que el estrés crónico asociado a la reproducción estaría siendo intensificado por factores ambientales, posiblemente relacionados con la disponibilidad de alimento y las condiciones de forrajeo (Casaux, 2013).

PARÁMETROS HEMATOLÓGICOS Y REPRODUCTIVOS

Con el aumento en los requerimientos energéticos de la nidada, ya sea a través del crecimiento de los pichones, o con el número de crías en el nido, el Cormorán Antártico incrementa su esfuerzo parental por medio de un aumento en el número y/o duración de las salidas de alimentación (Casaux, 1998). Lo antedicho debería, según la hipótesis del estrés de la reproducción (Ricklefs, 1983) disminuir la condición corporal de los adultos en respuesta a un incremento en el costo reproductivo. Sin embargo, los indicadores plasmáticos de la condición corporal evaluados en este trabajo (triglicéridos, colesterol y proteínas plasmáticas) no evidenciaron cambios en la condición física de los cormoranes durante la reproducción dado que se mantuvieron estables en ambas zonas bajo distintos grados de esfuerzo parental. Por el contrario, el peso de los adultos disminuyó con el crecimiento de los pichones en ambas localidades, lo que indicaría un deterioro de la condición corporal. Esta disminución en peso también fue observada en cormoranes de Punta Armonía mediante el pesado a lo largo de la temporada reproductiva de los mismos ejemplares (Casaux, 1998) Es probable que la falta de sensibilidad de los indicadores plasmáticos en relación a cambios en la condición corporal de estos cormoranes se deba a que en este trabajo solo se consideraron reproductores en etapas medias/tardías del ciclo reproductivo, en los que los mayores cambios en la condición corporal ya habían tenido lugar en etapas previas.

Los parámetros inmunológicos fueron, en general, sensibles a cambios en los requerimientos energéticos de la nidada. En particular, los linfocitos fueron el tipo leucocitario que más se vio afectado por el esfuerzo parental en ambas localidades. La disminución de los linfocitos está

asociada a la liberación de glucocorticoides a la sangre como respuesta a un evento estresante y/o a la supresión del sistema inmune. A su vez, se observó un incremento en la proporción H/L con el aumento en la demanda parental, tanto con el número de pichones en Punta Armonía como con la etapa de crianza en Punta Armonía y en Costa Danco, poniendo en evidencia una vez más el estrés asociado a la reproducción en esta especie.

A través de lo observado como respuesta en el sistema inmune celular, los resultados de este trabajo parecen indicar la existencia de un costo diferencial de la reproducción entre los cormoranes de Punta Armonía y Costa Danco. La inducción de la respuesta inmune es un proceso energético que compite con las reservas energéticas disponibles para la actividad reproductiva (Norris & Evans 2000). En este trabajo se evidenció una mayor supresión de la respuesta celular inmune y un mayor estrés fisiológico (H/L) en la etapa media de crianza en los adultos que nidificaban en Punta Armonía en comparación con los de Costa Danco. Durante esta etapa, que incluyó pichones entre los 20 y 40 días de edad, se produce un incremento significativo en el peso de alimento diario ofrecido a cada pichón (Casaux, 2003). Por lo cual frente al escenario de un esfuerzo de forrajeo más costoso, los individuos de Punta Armonía dispondrían de una mayor restricción energética para la inversión en su sistema inmune que los reproductores de Costa Danco. El mayor estrés de los cormoranes de Punta Armonía no se mantuvo durante la etapa de crianza avanzada, el momento de mayor requerimiento energético de la nidada (Casaux, 1998), lo que parecería indicar una disminución del esfuerzo reproductivo en los cormoranes de esta localidad hacia el final de la reproducción. Este hecho podría reflejar una respuesta adaptativa parental de los cormoranes, quienes quizás ajusten el esfuerzo reproductivo en función del nivel de reservas endógenas y/o condición física. De esta manera, la elevada demanda energética en el nido durante la última etapa de crianza llevaría a los cormoranes de Punta Armonía al umbral de costos reproductivos que se pueden permitir en función del trade-off entre la reproducción actual y futura. El mayor costo reproductivo sobre el sistema inmune en los cormoranes de Punta Armonía también se observó en función del número de pichones en el nido, lo cual era de esperar según las diferencias en la cantidad de

alimento consumido por día entre nidadas de uno, dos y tres pichones a partir de los 30 días de edad (Casaux, 2003).

CONSIDERACIONES FINALES

Este estudio fue el primero en determinar valores hematológicos de cormoranes que reproducen en sitios de Antártida. La ubicación remota de las colonias bajo estudio provocó varias complicaciones metodológicas, principalmente por la dificultad de acceso a las colonias y la conservación de muestras sanguíneas, lo que hizo imposible incrementar el número de muestras en las distintas etapas del ciclo reproductivo y el cumplimiento de los diseños experimentales. Sin embargo, a pesar de las dificultades, la base de datos sería apropiada para el objetivo principal de este estudio, principalmente si se toma en cuenta que es el primer trabajo en determinar variables fisiológicas en esta especie y su interacción con la dieta, área de estudio y parámetros reproductivos. Estos datos aumentan nuestra habilidad para monitorear los efectos de los cambios ambientales sobre las poblaciones del Cormorán Antártico. Por ejemplo, mediante los parámetros fisiológicos en este trabajo se determinó el estrés asociado a la reproducción en esta especie y su intensificación en zonas con menor oferta alimentaria, lo que pone en evidencia el efecto a largo plazo de las pesquerías sobre las poblaciones del Cormorán Antártico, y probablemente sobre otras especies de predadores tope de Antártida.

Sin embargo, son necesarios más estudios que profundicen la relación entre los parámetros fisiológicos y la disponibilidad de alimento mediante el análisis combinado de parámetros de forrajeo y sanguíneos. Además, sería de gran utilidad la evaluación de otros metabolitos plasmáticos relacionados con el estado nutricional y la evaluación del estado de salud de los pichones a la independencia para poder terminar de comprender el efecto de la oferta trófica y su relación con las decisiones reproductivas de esta especie frente a condiciones variables de reproducción.

BIBLIOGRAFÍA

- Ainley, D. G., & Blight, L. K. (2008). Ecological repercussions of historical fish extraction from the Southern Ocean. *Fish and Fisheries*, *10*(1), 13–38.
- Alonso-Alvarez, C., & Ferrer, M. (2001). A biochemical study of fasting, subfeeding, and recovery processes in yellow-legged gulls. *Physiological and Biochemical Zoology*, *74*(5), 703–713. <https://doi.org/10.1086/322932>
- Alonso-Alvarez, Carlos, Ferrer, M., & Velando, A. (2002). The plasmatic index of body condition in Yellow-legged Gulls *Larus cachinnans*: A food-controlled experiment. *Ibis*, *144*(1), 147–149. <https://doi.org/10.1046/j.0019-1019.2001.00023.x>
- Apanius, V., Westbrook, M. A., & Anderson, D. J. (2008). Reproduction and immune homeostasis in a long-lived seabird, the nazca booby (*Sula granti*). *Ornithological Monographs*, *65*(1), 1–48. <https://doi.org/10.1525/om.2008.65.1.1>
- Artacho, P., Soto-Gamboa, M., Verdugo, C., & Nespolo, R. F. (2007a). Blood biochemistry reveals malnutrition in black-necked swans (*Cygnus melanocoryphus*) living in a conservation priority area. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, *146*(2), 283–290. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2006.10.031>
- Artacho, P., Soto-Gamboa, M., Verdugo, C., & Nespolo, R. F. (2007b). Using haematological parameters to infer the health and nutritional status of an endangered black-necked swan population. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, *147*(4), 1060–1066. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2007.03.017>
- Balasz, J., Palomeque, J., Palacios, L., Musquera, S., & Jimenez, M. (1974). Hematological values of some great flying and aquatic-diving birds. *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology*, *49*(1), 137–145. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(74\)90549-0](https://doi.org/10.1016/0300-9629(74)90549-0)
- Ballance, L., Pitman, R. L., Hewitt, R. P., Siniff, D. B., Trivelpiece, W. Z Clapham, P. J., & Brownell Jr, R. L. (2006). The removal of large whales from the Southern Ocean: evidence for long-term ecosystem effects? In *Whales, whaling and ocean ecosystems* (pp. 215–230). University of California Press.
- Barbosa, A., & Palacios, M. J. (2009). Health of Antarctic birds: A review of their parasites, pathogens and diseases. *Polar Biology*, *32*(8), 1095–1115. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0640-3>
- Barrera-Oro, E. R., Marschoff, E. R., & Casaux, R. J. (2000). Trends in relative abundance of fjord *Notothenia rossii*, *Gobionotothen gibberifrons* and *Notothenia coriiceps* at potter cove, South Shetland Islands, after commercial fishing in the area. *CCAMLR Science*, *7*, 43–52.
- Barrera-Oro, E., & Marschoff, E. R. (1990). A declining trend in the abundance of *Notothenia*

- rossii marmorata* and *Notothenia gibberifrons* observed in fjords in two sites in the South Shetland Islands. *CCAMLR Selected Scientific Papers*, 263–274.
- Barrera-Oro, Esteban, Marschoff, E., & Ainley, D. (2017). Changing status of three notothenioid fish at the South Shetland Islands (1983–2016) after impacts of the 1970–80s commercial fishery. *Polar Biology*, 40(10), 2047–2054.
- Barret, R., Camphuysen, K., Anker-Nilssen, T., Chardine, J., & Furness, R. (2007). Diet studies of seabirds: a review and recommendations. *Journal of Marine Science.*, 64, 1675–1691.
- Beltrán, M., Tavella, G., & Casaux, R. (2017). Diet of post-breeding Antarctic Shags *Phalacrocorax bransfieldensis* at Cockburn Island, Antarctic Peninsula. *Marine Ornithology*, 45(1), 17–19.
- Bernstein, N., & Maxon, S. (1985). Reproductive energetics of blue-eyed shags in Antarctica. *The Wilson Bulletin*, 97, 450–462.
- Beutler, B. (2004). Innate immunity: an overview. *Molecular Immunology*, 40, 845–859.
- Birkhead, T., Fletcher, F., & Pellatt, E. (1998). Sexual selection in the zebra finch *Taeniopygia guttata*: condition, sex traits and immune capacity. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 44, 179–191.
- Bókony, V., Lendvai, Á. Z., Likér, A., Angelier, F., Wingfield, J. C., & Chastel, O. (2009). Stress Response and the value of reproduction: Are birds prudent parents? *American Naturalist*, 173(5), 589–598. <https://doi.org/10.1086/597610>
- Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957). An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27, 326–349.
- Brown, M. (1996). *Assessing Body Condition in Birds* (V. Nolan & E. Ketterson (eds.)). Plenum Press.
- Calado, J. G., Paiva, V. H., Ramos, J. A., Velando, A., & Munilla, I. (2020). Anthropogenic food resources, sardine decline and environmental conditions have triggered a dietary shift of an opportunistic seabird over the last 30 years on the northwest coast of Sapan. *Regional Environmental Change*, 20(1), 10.
- Campbell, T. (1995). *Avian Hematology and Cytology*. Iowa State University Press.
- Campbell, T. W., & Ellis, C. K. (2007). Hematology of birds. In *Avian and Exotic animal hematology and cytology* (pp. 3–50).
- Cansse, T., Fauchet, L., Wells, M. R., & Arnould, J. P. Y. (2020). Factors influencing prey capture success and profitability in Australasian gannets (*Morus serrator*). *Biology Open*, 9(1). <https://doi.org/10.1242/bio.047514>
- Capurro, A. P. (2019). *Áreas Marinas Protegidas en Antartida: Analisis de criterios para su designacion, con énfasis en la region de la Peninsula Antartica*. Instituto Tecnológico de Buenos Aires.

- Carpenter, F. L. (1975). Bird hematocrits: Effects of high altitude and strength of flight. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 50, 415–417.
- Casaux, R., Baroni, A., & Barrera-Oro, E. (2002). Fish in the diet of the Antarctic shag at four colonies on the Danco Coast, Antarctic Peninsula. *Antarctic Science*, 14(1), 32–36. <https://doi.org/10.1017/S095410200200055X>
- Casaux, R., Barrera-Oro, E., Baroni, A., & Ramón, A. (2003). Ecology of inshore notothenioid fish from the Danco Coast, Antarctic Peninsula. *Polar Biology*, 26(3), 157–165. <https://doi.org/10.1007/s00300-002-0463-y>
- Casaux, R., & Bertolin, M. L. (2018). Foraging patterns of the antarctic shag *phalacrocorax bransfieldensis* at Harmony point, Antarctica. *Marine Ornithology*, 46(2), 169–175.
- Casaux, R., Coria, N., & Barrera-Oro, E. (1997). Fish in the diet of the Antarctic shag *Phalacrocorax bransfieldensis* at Laurie Island, South Orkney Islands. *Polar Biology*, 18(3), 219–222. <https://doi.org/10.1007/s0030000050179>
- Casaux, R. J. (2003). On the accuracy of the pellet analysis method to estimate the food intake in the Antarctic shag, *Phalacrocorax bransfieldensis*. *Folia Zoologica*, 52(2), 167–176.
- Casaux, R. J., Barrera-Oro, E., Favero, M., & Silva, P. (1998). New correction factors for the quantification of fish represented in pellets of the Imperial Cormorant *Phalacrocorax atriceps*. *Marine Ornithology*, 26(1–2), 35–39.
- Casaux, R. J., & Ramon, A. (2002). The diet of the South Georgia shag *Phalacrocorax georgianus* at South Orkney Islands in five consecutive years. *Polar Biology*, 25(8), 557–561.
- Casaux, R. (2013). Does prey availability affect the foraging effort and breeding success in the Antarctic Shag (*Phalacrocorax bransfieldensis*)? *Chinese Birds*, 4(3), 240–247. <https://doi.org/10.5122/cbirds.2013.0022>
- Casaux, R., & Baroni, A. (2002). Does fish prey size affect the foraging patterns and breeding output of the Antarctic shag *Phalacrocorax bransfieldensis*. *CCAMLR Document WG-EMM-02*, 4.
- Casaux, R., & Barrera-Oro, E. (2016). Linking population trends of Antarctic shag (*Phalacrocorax bransfieldensis*) and fish at Nelson Island, South Shetland Islands (Antarctica). *Polar Biology*, 39(8), 1491–1497. <https://doi.org/10.1007/s00300-015-1850-5>
- Casaux, R., Favero, M., Silva, P., & 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. <https://doi.org/10.1648/0273-8570-72.1.22>
- Casaux, Ricardo, & Barrera-Oro, E. (2006). Shags in Antarctica: Their feeding behaviour and ecological role in the marine food web. *Antarctic Science*, 18(1), 3–14. <https://doi.org/10.1017/S0954102006000010>

- Casaux, Ricardo J., & Barrera-Oro, E. R. (1993). The diet of the blue-eyed shag, *Phalacrocorax atriceps bransfieldensis* feeding in the Bransfield Strait. *Antarctic Science*, 5(4), 335–338. <https://doi.org/10.1017/S0954102093000458>
- Casaux, RJ. (1998). *Biología reproductiva y ecología alimentaria del Cormorán antártico Phalacrocorax bransfieldensis (Aves: phalacrocoracidae) en las Islas Shetland del Sur, Antártida*. Universidad Nacional de La Plata.
- Casaux, RJ, Favero, M., Coria, N., & Silva, P. (1998). Diet of the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps*: comparison of pellets and stomach contents. *Marine Ornithology*, 25, 1–4.
- Castellini, M. A., & Rea, L. D. (1992). The biochemistry of natural fasting at its limits. *Experientia*, 575–582.
- Charnov, E. L., & Krebs, J. (1974). On clutch-size and fitness. *Ibis*, 116, 217–219.
- Church, G. E., Furness, R. W., Tyler, G., Gilbert, L., & Votier, S. C. (2018). Change in the North Sea ecosystem from the 1970s to the 2010s: Great skua diets reflect changing forage fish, seabirds, and fisheries. *ICES Journal of Marine Science*, 76(4), 925–937. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsy165>
- Clarke, K. (1993). Nonparametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143.
- Clarke, K. R., Clarke, K. R., Gorley, K. N., Clarke, K., & Gorley, R. (2006). *PRIMER v6: user manual/tutorial*.
- Clarke, K., & Warwick, R. (2001). *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. Primer-E, Plymouth*. Primer- E.Ltd. <https://doi.org/1>
- Cook, T. R., Cherel, Y., Bost, C. A., & Tremblay, Y. (2007). Chick-rearing Crozet shags (*Phalacrocorax melanogenis*) display sex-specific foraging behaviour. *Antarctic Science*, 19(1), 55–63. <https://doi.org/10.1017/S0954102007000089>
- Crawley, M. J. (2012). *The R book*. John Wiley & Sons.
- Crossin, G. T., Takahashi, A., Sakamoto, K. Q., Trathan, P. N., & Williams, T. D. (2015). Habitat selection by foraging macaroni penguins correlates with hematocrit, an index of aerobic condition. *Marine Ecology Progress Series*, 530, 163–176. <https://doi.org/10.3354/meps11320>
- D'Amico, V. L., Coria, N., Palacios, M. G., Barbosa, A., & Bertellotti, M. (2014). Physiological differences between two overlapped breeding Antarctic penguins in a global change perspective. *Polar Biology*, 39(1), 57–64. <https://doi.org/10.1007/s00300-014-1604-9>
- Dabbert, C., Martin, T., & Powell, K. C. (1997). Use of body measurements and serum to estimate the nutritional status of mallards wintering in the Mississippi alluvial valley, USA. *Journal of Wildlife Diseases*, 33, 57–63.

- Dahood-Fritz, A. (2017). *Conserving biodiversity in the western antarctic peninsula region: marine protected area desing and policy implications.*
- Daunt, F., Wanless, S., Greenstreet, S. P. R., Jensen, H., Hamer, K. C., & Harris, M. P. (2008). The impact of the sandeel fishery closure on seabird food consumption, distribution, and productivity in the northwestern North Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65(3), 362–381. <https://doi.org/10.1139/F07-164>
- Davis, A. K., Maney, D. L., & Maerz, J. C. (2008). The use of leukocyte profiles to measure stress in vertebrates: A review for ecologists. *Functional Ecology*, 22(5), 760–772. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2008.01467.x>
- Dehnhard, N., & Hennicke, J. C. (2013). Leucocyte profiles and body condition in breeding brown boobies and red-tailed tropicbirds: Effects of breeding stage and sex. *Australian Journal of Zoology*, 61(2), 178–185. <https://doi.org/10.1071/ZO12123>
- Dein, J. (1986). Hematology. In G. J. Harrison & W. R. Harrison (Eds.), *Clinical Avian Medicine* (pp. 174–191).
- Diamond, A., & Devlin, C. (2003). Seabirds as Indicators of Changes in Marine Ecosystems: Ecological Monitoring on Machias Seal Island. *Enviromental Monitoring and Assessment*, 88, 153–175. <https://doi.org/10.1023/A>
- Dias, E., Morais, P., Leopold, M., Campos, J., & Antunes, C. (2012). Natural born indicators: Great cormorant *Phalacrocorax carbo* (Aves: Phalacrocoracidae) as monitors of river discharge influence on estuarine ichthyofauna. *Journal of Sea Research*, 73, 101–108. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.06.012>
- Ducklow, H. W., Baker, K., Martinson, D. G., Quetin, L. B., Ross, R. M., Smith, R. C., Stammerjohn, S. E., Vernet, M., & Fraser, W. (2007). Marine pelagic ecosystems: The West Antarctic Peninsula. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 362(1477), 67–94. <https://doi.org/10.1098/rstb.2006.1955>
- Duffy, D. (1995). Why Is the Double-Crested Cormorant a Problem ? Insights from Cormorant Ecology and Human Sociology. *Society, Waterbird*, 18(1995), 25–32.
- Duffy, W., & Laurenson, L. (1983). Pellets of Cape Cormorants as indicators of diet. *Condor*, 85, 305–307.
- Dufva, R., & Allander, K. (1995). Intraspecific variation in plumage coloration reflects immune response in great tit (*Parus major*) males. *Functional Ecology*, 9, 785–789.
- Eastman, J. T. (2005). The nature of the diversity of Antarctic fishes. *Polar Biology*, 28, 93–107.
- Eeva, T., Hasselquist, D., Langefors, Å., Tummeleht, L., Nikinmaa, M., & Ilmonen, P. (2005). Pollution related effects on immune function and stress in a free-living population of pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. *Journal of Avian Biology*, 36(5), 405–412. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2005.03449.x>

- Einoder, L. D. (2009). A review of the use of seabirds as indicators in fisheries and ecosystem management. *Fisheries Research*, 95(1), 6–13. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.09.024>
- Ellis, S., Croxall, J., & Cooper, J. (1998). *Penguin Conservation Assessment and Management Plan*.
- Fair, J., Whitaker, S., & Pearson, B. (2007). Sources of variation in haematocrit in birds. *Ibis*, 149(3), 535–552. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.2007.00680.x>
- FAO. (2004). *Coordinating Working Party on Fishery Statistics. Handbook of fishery statistical standards*.
- FAO. (2018). *El estado mundial de la pesca y la acuicultura 2018. Cumplir los objetivos de desarrollo sostenible*.
- Fargallo, J. A., De León, A., & Potti, J. (2001). Nest-maintenance effort and health status in chinstrap penguins, *Pygoscelis antarctica*: The functional significance of stone-provisioning behaviour. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 50(2), 141–150. <https://doi.org/10.1007/s002650100341>
- Ferrer, M. (1990). Hematological studies in birds. *The Condor*, 92, 1085–1086.
- Ferrer, M., Belliure, J., Viñuela, J., & Martin, B. (2013). Parental physiological condition and reproductive success in chinstrap penguins (*Pygoscelis antarctica*). *Polar Biology*, 36, 529–535.
- Ferrer, Miguel, Belliure, J., Viñuela, J., & Martin, B. (2013). Parental physiological condition and reproductive success in chinstrap penguins (*Pygoscelis antarctica*). *Polar Biology*, 36(4), 529–535. <https://doi.org/10.1007/s00300-012-1279-z>
- Ferrer, Miguel, Morandini, V., Perry, L., & Bechard, M. (2017). Factors affecting plasma chemistry values of the black-browed albatross *Thalassarche melanophrys*. *Polar Biology*, 40(8), 1537–1544. <https://doi.org/10.1007/s00300-017-2075-6>
- Forero, M. G., Tella, J. L., Hobson, K. A., Bertellotti, M., & Blanco, G. (2002). Conspecific food competition explains variability in colony size: A test in Magellanic Penguins. *Ecology*, 83(12), 3466–3475. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[3466:CFCEVI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[3466:CFCEVI]2.0.CO;2)
- Furness, R. W., & Camphuysen, K. (1997). Seabirds as monitors of the marine environment. *ICES Journal of Marine Science*, 54(4), 726–737. <https://doi.org/10.1006/jmsc.1997.0243>
- Furness, Robert W. (2007). Responses of seabirds to depletion of food fish stocks. *Journal of Ornithology*, 148(SUPL. 2), 247–252. <https://doi.org/10.1007/s10336-007-0152-2>
- Gallo, L., Quintana, F., Svagelj, W., & Uhart, M. (2013). Hematology and Blood Chemistry Values in Free-Living Imperial Cormorants (*Phalacrocorax atriceps*). *Avian Diseases*, 57(4), 737–743. <https://doi.org/10.1637/10521-022713-reg.1>

- García-Rodríguez, T., Ferrer, M., Carrillo, J. C., & Castroviejo, J. (1987). Metabolic responses of *Buteo buteo* to long-term fasting and refeeding. *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology*, 87(2), 381–386. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(87\)90139-3](https://doi.org/10.1016/0300-9629(87)90139-3)
- Garcia, M. T. A., Hermosa, Y., & Aguirre, J. I. (2010). Does breeding status influence haematology and blood biochemistry of yellow-legged gulls? *Acta Biologica Hungarica*, 61(4), 391–400. <https://doi.org/10.1556/ABiol.61.2010.4.3>
- Gladbach, A., Gladbach, D. J., & Quillfeldt, P. (2010). Variations in leucocyte profiles and plasma biochemistry are related to different aspects of parental investment in male and female Upland geese *Chloephaga picta leucoptera*. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology*, 156(2), 269–277. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2010.02.012>
- Graña Grilli, M. (2015). *Uso del espacio, dieta y estado corporal del skua pardo (Stercorarius antacticus lonnbergi) durante su período reproductivo en Antártida* [Universidad Nacional de La Plata]. <http://sedici.unlp.edu.ar/handle/10915/44703>
- Graña Grilli, M., Pari, M., & Ibañez, A. (2018). Poor body conditions during the breeding period in a seabird population with low breeding success. *Marine Biology*, 165(9), 1–9. <https://doi.org/10.1007/s00227-018-3401-4>
- Grana Grilli, M., Pari, M., & Ibañez, A. E. (2018). Poor body conditions during the breeding period in a seabird population with low breeding success. *Marine Biology*, 165, 142.
- Griminger, P. (1986). Lipid metabolism. In P. . Sturkie (Ed.), *Avian Physiology*. Springer.
- Gustafsson, L., Nordling, D., Andersson, M. S., Sheldon, B. C., & Qvarnstrom, A. (1994). Infectious diseases, reproductive effort and the cost of reproduction in birds. *Philosophical Transactions - Royal Society of London, B*, 346(1317), 323–331. <https://doi.org/10.1098/rstb.1994.0149>
- Hale, K. A., & Briskie, J. V. (2007). Decreased immunocompetence in a severely bottlenecked population of an endemic New Zealand bird. *Animal Conservation*, 10(1), 2–10. <https://doi.org/10.1111/j.1469-1795.2006.00059.x>
- Halpern, B. S., Walbridge, S., Selkoe, K. A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J. F., Casey, K. S., Ebert, C., Fox, H. E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H. S., Madin, E. M. P., Perry, M. T., Selig, E. R., Spalding, M., Steneck, R., & Watson, R. (2008). A global map of human impact on marine ecosystems. *Science*, 319(5865), 948–952. <https://doi.org/10.1126/science.1149345>
- Hamer, K. C., Furness, R. W., & Caldow, R. W. G. (1991). The effects of changes in food availability on the breeding ecology of great skuas *Catharacta skua* in Shetland. *Journal of Zoology*, 223, 175–188.
- Härkönen, T. (1986). *Guide to the otoliths of the bony fishes of the northeastern Atlantic*.

Danbiu Aps.

- Harr, K. E. (2002). Diagnostic value of biochemistry. In *Clinical Avian Medicine* (pp. 612–630).
- Harris, C., Carr, R., Lorenz, K., & Jones, S. (2011). Important bird areas in Antarctica. In *Environmental Research & Assessment*. <https://doi.org/10.1117/12.2007529>
- 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*(3), 523–533. <https://doi.org/10.1111/ibi.12159>
- Harrison, G. J., Harrison, L. R., & Ritchie, B. W. (1994). *Avian medicine: principles and application* (D. W. Zantop (ed.)). Wingers Pub.
- Harvey, S., Phillips, J. G., Rees, A., & Hall, T. R. (1984). Stress and adrenal function. *Experimental Zoology*, *232*, 633–645.
- Hecht, T. (1987). A guide to the otoliths of Southern Ocean fishes. *South African Journal of Antarctic Research*, *4*.
- Hilborn, R., Amoroso, R. O., Bogazzi, E., Jensen, O. P., Parma, A. M., Szuwalski, C., & Walters, C. J. (2017). When does fishing forage species affect their predators? *Fisheries Research*, *191*, 211–221. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2017.01.008>
- Hoberg, E. P. (1987). *Tetrabothrius shinni* sp. nov. (Eucestoda) from *Phalacrocorax atriceps bransfieldensis* (Pelecaniformes) in Antarctica with comments on morphological variation, host–parasite biogeography, and evolution. *Canadian Journal of Zoology*, *65*(12), 2969–2975.
- Hoegh-Guldberg, O., & Bruno, J. F. (2010). The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science*, *328*(5985), 1523–1528. <https://doi.org/10.1126/science.1189930>
- Hõrak, P., Ots, I., & Murumägi, A. (1998a). Haematological health state indices of reproducing Great Tits: a response to brood size manipulation. *Functional Ecology*, *12*, 750–756.
- Hõrak, P., Ots, I., & Murumägi, A. (1998b). Hematological health state indices of reproducing Great Tits. A response to brood size manipulation. *Functional Ecology*, *12*, 700–707.
- Ibañez, A. E., Najle, R., Larsen, K., & Montalti, D. (2015). Hematology, Biochemistry and Serum Protein Analyses of Antarctic and non-Antarctic Skuas. *Waterbirds*, *38*(2), 153–161. <https://doi.org/10.1675/063.038.0204>
- Ibarra, C., Marinao, C., Suárez, N., & Yorrio, 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. <https://doi.org/10.1676/16-184.1>
- Imonen, P., Hasselquist, D., Langefors, Å., & Wiehn, J. (2003). Stress, immunocompetence

- and leukocyte profiles of pied flycatchers in relation to brood size manipulation. *Oecologia*, 136(1), 148–154. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1243-2>
- Jenni-Eiermann, S., & Jenni, L. (1994). *Plasma metabolite levels predict individual body mass changes in a small long-distance migrant, the garden warbler*. 112, 888–899.
- Johnson, J., Ross, R., McCullough, R., & Mathers, A. (2010). Diet shift of double-crested cormorants in eastern Lake Ontario associated with the expansion of the invasive round goby. *Journal of Great Lakes Research*, 36(2), 242–247. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2010.02.013>
- Kalmbach, E., Griffiths, R., Crane, J. E., & Furness, R. W. (2004). Effects of experimentally increased egg production on female body condition and laying dates in the great skua *Stercorarius skua*. *Journal of Avian Biology*, 35(6), 501–514. <https://doi.org/10.1111/j.0908-8857.2004.03271.x>
- Kamler, E. (2003). Antarctic fishes: the chemical composition of muscle, liver and food of two notothenioids. *Fisheries & Aquatic Life*, 11, 197–206.
- Kamler, E., Krasicka, B., & Rakusa-Suszczewski, S. (2001). Comparison of lipid content and fatty acid composition in muscle and liver of two notothenioid fishes from Admiralty Bay (Antarctica): An eco-physiological perspective. *Polar Biology*, 24(10), 735–743. <https://doi.org/10.1007/s003000100275>
- Kennedy, M., & Spencer, H. G. (2014). Classification of the cormorants of the world. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 79(1), 249–257. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.06.020>
- Kerr, M. G. (2002). Veterinary laboratory medicine. In *Veterinary Record* (Vol. 170, Issue 8). Blackwell Science. <https://doi.org/10.1136/vr.e1289>
- Kitaysky, A. S., Piatt, J. F., & Wingfield, J. C. (2007). Stress hormones link food availability and population processes in seabirds. *Marine Ecology Progress Series*, 352, 245–258. <https://doi.org/10.3354/meps07074>
- Kitaysky, A. S., Wingfield, J. C., & Piatt, J. F. (1999). Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding Black-legged Kittiwakes. *Functional Ecology*, 13(5), 577–584. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00352.x>
- Knox, G. . (2006). *Biology of the southern ocean*. CRC Press.
- Kock, K. H. (1992). *Antarctic fish and fisheries*. University Press.
- Kuiken, T., & Danesik, K. L. (1999). Hematology and serum chemistry of captive juvenile double-crested cormorants (*Phalacrocorax auritus*). *Canadian Veterinary Journal*, 40(7), 493–496.
- Kulaszewicz, I., Wojczulanis-Jakubas, K., & Jakubas, D. (2017). Trade-offs between reproduction and self-maintenance (immune function and body mass) in a small seabird, the little auk. *Journal of Avian Biology*, 48(3), 371–379. <https://doi.org/10.1111/jav.01000>

- Lack, D. (1968). *Ecological adaptations for breeding in birds*.
- Lewandoski, A., Campbell, T., & Harrinson, G. (1986). Clinical chemistries. In *Clinical Avian Medicine and Surgery* (pp. 192–200).
- Lormée, H., Jouventin, P., Trouve, C., & Chastel, O. (2003). Sex-specific patterns in baseline corticosterone and body condition changes in breeding Red-footed Boobies *Sula sula*. *Ibis*, *145*(2), 212–219. <https://doi.org/10.1046/j.1474-919X.2003.00106.x>
- Lumeij, J. T., Kantor, A., & Van den Brom, W. E. (1987). *Circadian rythm of plasma glucose in fasted pigeons (Columba livia domestica). A contribution to clinical investigative methods for birds, with special reference to the racing pigeon, Columba livia domestica*. Universiteit, Utrecht, The Netherlands.
- Lumeij, J. T., & Overduin, L. M. (1990). Plasma chemistry references values in psittaciformes. *Avian Pathology*, *19*(2), 235–244. <https://doi.org/10.1080/03079459008418676>
- Machado-Filho, RA Balsamão, G., & Marini, M. (2010). Seasonal differences in immune profiles and body conditions of migratory and permanent resident neotropical flycatchers. *Condor*, *112*, 579–590.
- Magath, V., Abraham, R., Helbing, U., & Thiel, R. (2016). Link between estuarine fish abundances and prey choice of the great cormorant *Phalacrocorax carbo* (Aves, Phalacrocoracidae). *Hydrobiologia*, *763*(1), 313–327. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2384-0>
- Malacalza, V., Poretti, T., & Bertellotti, M. (1994). La dieta de *Phalacrocorax albiventer* en Punta Leon (Chubut, Argentina) durante la temporada reproductiva. *Ornitologia Neotropical*, *5*, 91–97.
- Mallory, M. L., Robinson, S. A., Hebert, C. E., & Forbes, M. R. (2010). Seabirds as indicators of aquatic ecosystem conditions: A case for gathering multiple proxies of seabird health. *Marine Pollution Bulletin*, *60*(1), 7–12. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.08.024>
- Márquez et al., 2003, Casaux, R., Baroni, A., Bertolin, M. y Carlini, A. Caloric content of fish preys of Antarctic pinnipeds. Scientific Committee on Antarctic Research Open Science Conference, Buenos Aires.
- Marra, P. P., & Holberton, R. L. (1998). Corticosterone levels as indicators of habitat quality: Effects of habitat segregation in a migratory bird during the non-breeding season. *Oecologia*, *116*(1–2), 284–292. <https://doi.org/10.1007/s004420050590>
- Marschoff, E. R., Barrera-Oro, E. R., Alescio, N. S., & Ainley, D. G. (2012). Slow recovery of previously depleted demersal fish at the South Shetland Islands, 1983-2010. *Fisheries Research*, *125–126*, 206–213. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2012.02.017>
- Masello, J. F., & Quillfeldt, P. (2004). Are haematological parameters related to body condition, ornamentation and breeding success in wild burrowing parrots *Cyanoliseus patagonus*? *Journal of Avian Biology*, *35*(5), 445–454. <https://doi.org/10.1111/j.0908->

- Maxwell, M. H., & Robertson, G. W. (1998). The avian heterophil leucocyte: a review. *World's Poultry Science Journal*, 54(2), 155–178. <https://doi.org/10.1079/wps19980012>
- Michalik, A., Van Noordwijk, H., Brickle, P., Eggers, T., & 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(11), 1537–1546. <https://doi.org/10.1007/s00300-010-0843-7>
- Minias, P., Kaczmarek, K., Janiszewski, T., & Markowski, J. (2013). Hematology and plasma biochemistry values of great cormorant (*Phalacrocorax carbo sinensis*) nestlings. *Journal of Wildlife Diseases*, 49(1), 194–196. <https://doi.org/10.7589/2012-02-055>
- Miri, L., & 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.
- Monaghan, P., Wright, P. J., Bailey, M. C., & Uttley, J. D. (1996). The influence of changes in food abundance on diving and surface-feeding seabirds. In *Studies of high latitude seabirds 4: trophic relationships and energetics of endotherms in cold oceanic systems* (Vol. 91, pp. 10–19).
- Montevicchi, W. A., & Myers, A. (1996). Dietary changes of seabirds indicate shifts in pelagic food webs. *Sarsia*, 80, 313–322.
- Morandini, V., Ferrer, M., Perry, L., & Bechard, M. (2018). Blood chemistry values in nestlings of Rockhopper Penguins (*Eudyptes chrysocome*): the effect of sex and body condition. *Polar Biology*, 41(12), 2533–2541. <https://doi.org/10.1007/s00300-018-2389-z>
- Moreno, J., Barbosa, A., Potti, J., & Merino, S. (1997). The effects of hatching date and parental quality on chick growth and creching age in the Chinstrap Penguin (*Pygoscelis antarctica*): A field experiment. *Auk*, 114(1), 47–54. <https://doi.org/10.2307/4089064>
- Moreno, J., Yorio, P., Garcia-Borboroglu, P., Potti, J., & Villar, S. (2002). Health state and reproductive output in Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*). *Ethology Ecology and Evolution*, 14(1), 19–28. <https://doi.org/10.1080/08927014.2002.9522758>
- Moreno, R., Stowasser, G., McGill, R. A. R., Bearhop, S., & Phillips, R. A. (2016). Assessing the structure and temporal dynamics of seabird communities: The challenge of capturing marine ecosystem complexity. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 199–212. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12434>
- Morgenthaler, A., Millones, A., Gandini, P., & Frere, E. (2016). Pelagic or benthic prey? Combining trophic analyses to infer the diet of a breeding South American seabird, the Red-legged Cormorant, *Phalacrocorax gaimardi*. *Emu*, 116(4), 360–369. <https://doi.org/10.1071/MU15101>
- Myrcha, A., & Kostelecka-Myrcha, A. (1980). Hematological studies on Antarctic birds. I:

- Hematological indices in some species of the birds studied during Australian summer. *Polish Polar Research*, 1(2–3), 169–173.
- Naveen, R., Forrest, S., Dagit, R., Blight, L., Trivelpiece, W., & Trivelpiece, S. (2000). Censuses of penguin, blue-eyed shag, and southern giant petrel populations in the Antarctic Peninsula region, 1994–2000. *Polar Record*, 36, 323–334.
- Newman, S. H., Piatt, J. F., & White, J. (1997). Hematological and Plasma Biochemical Reference Range of Alaskan Seabirds: The ecological significance and Clinical Importance. *Colonial Waterbirds*, 20, 492–504.
- Oksanen, J., Kindt, R., Legendre, P., O’Hara, B., Stevens, M., & Oksanen, M. (2007). The vegan package. *Community Ecology Package*, 10, 631–637.
- Orians, G. H., & Pearson, N. E. (1979). On the theory of central place foraging. Analysis of ecological systems. *Ohio State University Press*, 2, 157–177.
- Orta, J., Garcia, E., Christie, D., Jutglar, F., & Kirwan, G. (2017). Imperial shag (*Phalacrocorax atriceps*). In *Handbook of the birds of the world alive* (Lynx). <http://www.hbw.com/node/52649>
- Ots, I., Murumägi, A., & Hõrak, P. (1998). Haematological health state indices of reproducing Great Tits: Methodology and sources of natural variation. *Functional Ecology*, 12(4), 700–707. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00219.x>
- Perrins, C. M., & Moss, D. (1975). Reproductive rates in Great Tit. *Ecology*, 24, 138–207.
- Phillips, A., Caldow, R., & Furness, R. (1996). The influence of food availability on the breeding effort and reproductive success of Arctic Skuas *Stercorarius parasiticus*. *Ibis*, 138(3), 410–419. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919x.1996.tb08059.x>
- Quillfeldt, P., Masello, J. F., & Möstl, E. (2004). Blood chemistry in relation to nutrition and ectoparasite load in Wilson’s storm-petrels *Oceanites oceanicus*. *Polar Biology*, 27(3), 168–176. <https://doi.org/10.1007/s00300-003-0572-2>
- Raymond, B., Lea, M. A., Patterson, T., Andrews-Goff, V., Sharples, R., Charrassin, J. B., Cottin, M., Emmerson, L., Gales, N., Gales, R., Goldsworthy, S. D., Harcourt, R., Kato, A., Kirkwood, R., Lawton, K., Ropert-Coudert, Y., Southwell, C., van den Hoff, J., Wienecke, B., ... Hindell, M. A. (2015). Important marine habitat off east Antarctica revealed by two decades of multi-species predator tracking. *Ecography*, 38(2), 121–129. <https://doi.org/10.1111/ecog.01021>
- Rehder, N. B., & Bird, D. M. (1983). Annual profiles of blood packed cell volumes of captive American kestrels. *Canadian Journal of Zoology*, 61(11), 2550–2555. <https://doi.org/10.1139/z83-337>
- Reyes-arriagada, R., Hiriart-bertrand, L., Riquelme, V., Simeone, A., Pütz, K., & Lüthi, B. (2013). *Population Trends of a Mixed-Species Colony of Humboldt and Magellanic Penguins in Southern Chile after Establishing a Protected Area Tendance d ’ une colonie*

mixte de Manchots de Humboldt et de Manchots de Magellan dans le sud du Chili à la suite de l' . 8(2).

- Reynolds, S. J., Hughes, B. J., Wearn, C. P., Dickey, R. C., Brown, J., Weber, N. L., Weber, S. B., Paiva, V. H., & Ramos, J. A. (2019). Long-term dietary shift and population decline of a pelagic seabird—A health check on the tropical Atlantic? *Global Change Biology*, 25(4), 1383–1394. <https://doi.org/10.1111/gcb.14560>
- Ricklefs, R. E. (1983). Some considerations on the reproductive energetics of pelagic seabirds. *Studies in Avian Biology*, 8, 84–94.
- Riffenburgh, B. (Ed.). (2006). *Encyclopedia of the Antarctic*. Routledge.
- Rosa, C. D., Rosa, R., Rodrigues, E., & Bacila, M. (1993). Blood-constituents and electrophoretic patterns in Antarctic birds-penguins and skuas. *Comparative Biochemistry and Physiology A: Physiology*, 117–123.
- Saino, N., Calza, S., & Moller, A. (1997). Immunocompetence of nestling barn swallows in relation to brood size and parental effort. *Journal of Animal Ecology*, 827–836.
- Schiller, C. (2003). *Monitoring river health initiative technical report number 36*. [www .deh .gov .au/index .%0Ahtml .12/05/07 .](http://www.deh.gov.au/index.%0Ahtml.12/05/07)
- Schrimpf, M., Naveen, R., & Lynch, H. J. (2018). Population status of the Antarctic shag *Phalacrocorax (atriceps) bransfieldensis*. *Antarctic Science*, 30(3), 151–159. <https://doi.org/10.1017/S0954102017000530>
- Scope, A., Filip, T., Gabler, C., & Resch, F. (2002). The influence of stress from transport and handling on hematologic and clinical chemistry blood parameters of racing pigeons (*Columba livia domestica*). *Avian Diseases*, 46(1), 224–229. [https://doi.org/10.1637/0005-2086\(2002\)046\[0224:TIOSFT\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1637/0005-2086(2002)046[0224:TIOSFT]2.0.CO;2)
- Shaw, P. (1984). *The factors affecting the breeding performance of Atriceps, Antarctic blue-eyed shag (Phalacrocorax Bransfieldensis)*. Durham theses, Durham University.
- Shutler, D., Mullie, A., & Clark, R. G. (2004). Tree swallow reproductive investment, stress, and parasites. *Canadian Journal of Zoology*, 82(3), 442–448. <https://doi.org/10.1139/z04-016>
- Stearns, S. (1992). *The Evolution of Life Histories*. Oxford University Press.
- Sturkie, P., & Griminger, P. (1986). Body fluids: Blood. In P. D. Sturkie (Ed.), *Avian Physiology* (pp. 103–129). Springer-Verlag.
- Svagelj, W., & Quintana, F. (2007). Sexual size dimorphism and sex determination by morphometric measurements in breeding imperial shags (*Phalacrocorax atriceps*). *Waterbirds*, 30, 97–102.
- Tejedo, P., Pertierra, L., Benayas, J., & Boada, M. (2011). Equilibrios sobre el hielo: una breve (pero completa) revisión del conocimiento sobre el impacto humano en la Antártida.

Ecosistemas, 20(1), 69–86. <https://doi.org/10.7818/re.2014.20-1.00>

- Tella, J. L., Forero, M. G., Bertellotti, M., Donazar, J. A., Blanco, G., & Ceballos, O. (2001). Offspring body condition and immunocompetence are negatively affected by high breeding densities in a colonial seabird: a multiscale approach. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 268, 1455–1461.
- Thompson, P. M., & Ollason, J. C. (2001). Lagged effects of ocean climate change on fulmar population dynamics. *Nature*, 413(6854), 417–420. <https://doi.org/10.1038/35096558>
- Travis, E. K., Vargas, F. H., Merkel, J., Gottdenker, N., Miller, R. E., & Parker, P. G. (2006). Hematology, plasma chemistry, and serology of the flightless cormorant (*Phalacrocorax harrisi*) in the Galápagos Islands, Ecuador. *Journal of Wildlife Diseases*, 42(1), 133–141. <https://doi.org/10.7589/0090-3558-42.1.133>
- Vleck, C. M., Vortalino, N., Vleck, D., & Bucher, T. L. (2000). Stress, Corticosterone, and Heterophil to Lymphocyte Ratios in Free-Living Adélie Penguins. *The Condor*, 102(2), 392–400. <https://doi.org/10.2307/1369652>
- Wanless, S., Harris, M. P., & Morris, J. A. (1992). Diving behaviour and diet of the blue-eyed shag at South Georgia. *Polar Biology*, 12(8), 713–719. <https://doi.org/10.1007/BF00238872>
- Whyte, R. J., & Bolen, E. G. (1984). Impact of Winter Stress on Mallard Body Composition. *The Condor*, 86(4), 477–482. <https://doi.org/10.2307/1366830>
- Wikelski, M., & Cooke, S. J. (2006). Conservation physiology. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(1), 38–46. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.10.018>
- Williams, R., & Mc Eldowney, A. (1990). A guide to the fish otoliths from waters off the Australian Antarctic Territory, Heard and Macquarie Islands. *ANARE Research*.
- Work, M. (1996). Weights, hematology and serum chemistry of seven species of free-ranging tropical pelagic seabirds. *Journal of Wildlife Diseases*, 32, 643–657.
- Zavalaga, C. B., & Paredes, R. (1999). Foraging behaviour and diet of the guanay cormorant. *South African Journal of Marine Science*, 7615(21), 251–258. <https://doi.org/10.2989/025776199784125980>
- Zuur, A., Ieno, E., Walker, N., Saveliev, A., & Smith, G. (2009). Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. In *Journal of Statistical Software* (Vol. 32, Issue Book Review 1). <https://doi.org/10.18637/jss.v032.b01>

