# NOTAS SOBRE LA DIETA DE LA COTÚA OLIVÁCEA (Phalacrocorax olivaceus) EN UNA LAGUNA MARINO-COSTERA DE LA PENÍNSULA DE ARAYA, VENEZUELA

# NOTES ABOUT THE DIET OF THE OLIVACEOUS CORMORANT (*Phalacrocorax olivaceus*) INHABITING IN A MARINE-COASTAL LAGOON OF PENINSULA DE ARAYA, VENEZUELA

JORGE MUÑOZ G.<sup>1</sup>, GEDIO MARÍN E.<sup>2</sup>, (†) JOSÉ ANDRADE V.<sup>2</sup>, RENNY ALZOLA C.<sup>3</sup>

Universidad de Oriente, <sup>1</sup>Centro de Investigaciones Ecológicas Guayacán. <sup>2</sup>Departamento de Biología, Núcleo de Sucre. <sup>3</sup>Departamento de Biología, Núcleo de Bolívar. jmunoz@sucre.udo.edu.ve

#### RESUMEN

Phalacrocorax olivaceus (Pelecaniformes: Phalacrocoracidae) está distribuida a lo largo de las costas y principales ríos de Venezuela. Con el objeto de estudiar la composición cualitativa y cuantitativa de su dieta en una laguna marinocostera de la península de Araya, fueron analizados, por frecuencia de ocurrencia (FO), 40 contenidos estomacales in situ. El espectro trófico estuvo integrado por peces (FO = 62,5 %), crustáceos (FO = 25%) y gasterópodos (FO = 12,5%). P. olivaceus consumió mayoritariamente peces de las familias Ariidae (Cathorops spixii, Arius sp.), Dactylopteridae (Dactylopterus volitans), Engraulidae, (Cetengraulis edentulus), Batrachoididae (Thalassophryne maculosa) y Mugilidae (Mugil liza), en ese orden; siguiendo en importancia, crustáceos (e.g., Carpillus sp., Balanus sp.) y gasterópodos (Astraea sp., Fasciola tulipa). Los peces presentaron un promedio de 2,9 ± 1,34 individuos por estómago, con una longitud corporal promedio de 15,5 ± 3,51 cm, mientras el peso del contenido estomacal promedió 93,37 ± 42,52 g. Independientemente de la disponibilidad estacional de algunas presas y/o los hábitat explotados, en algunas especies de cotúas la presencia mayoritaria de un determinado renglón alimentario podría ser el resultado no tanto de la abundancia estacional del mismo sino de su tamaño, como se ha sugerido para P. carbo y P. auritus. Más que ser capturados directamente por el ave, la presencia de invertebrados en el espectro dietético de P. olivaceus podría deberse a que son presas habituales de los peces consumidos. Estos hallazgos parecen indicar que P. olivaceus es un versátil depredador piscívoro, el cual prefiere consumir especies de peces bentónicos con poca capacidad de desplazamiento.

PALABRAS CLAVE: Phalacrocorax olivaceus, diet, marine coastal lagoon.

## ABSTRACT

The olivaceous cormorant (*Phalacrocorax olivaceus*) is distributed throughout venezuelan coasts and major rivers. In the interest of studying their diet qualitatively and quantitatively, 40 stomach contents from those birds were analyzed *in situ* using occurrence frequency (OF) in a marine coastal lagoon located in Peninsula de Araya, Venezuela. Trophic composition consisted of fishes (OF: 62,5%), crustaceans (OF: 25%) and gastropods (OF: 12,5%). The Olivaceous Cormorant feeds mainly on fishes belonging to families Ariidae (*Cathorops spixii, Arius* sp.), Dactylopteridae (*Dactylopterus volitans*), Engraulidae (*Cetengraulis edentulus*), Batrachoididae (*Thalassopryne maculosa*), and Mugilidae (*Mugil liza*), in that order, following in importance crustaceans (*Carpillus* sp., *Balanus* sp.) and gastropods (*Astraea* sp., *Fasciola tulipa*). Birds averaged  $2,9 \pm 1,34$  fishes per stomach and  $15,5 \text{ cm} \pm 3,51$  of body size, while the stomach content weight averaged  $93,37 \text{ g} \pm 45,52$ . Notwithstanding seasonal prey availability and/or the exploited habitats, prevalence of some prey items in olivaceous cormorant might be the result of their size instead of their seasonal abundance, as suggested for *P. carbo* and *P. auritus* cormorant species. The presence of invertebrate items in cormorants' stomach contents may be because they are frequent preys ingested by fishes which in turn are consumed by birds. These results could indicate that *P. olivaceusis* a versatile predator of benthonic fishes with slow movements.

**KEY WORDS:** *Phalacrocorax olivaceus*, diet, marine coastal lagoon.

Recibido: octubre 2006. Aprobado: octubre 2007.

Versión final: octubre 2007

Los estudios dietarios en las aves constituyen un aporte determinante en la comprensión de la dinámica ecológica de sus poblaciones, pues, entre otros, sirven como bioindicadores de cambios ambientales, facilitando así el procesamiento de datos para los programas de conservación (Furness y Greenwood 1994).

Si bien los cormoranes (Phalacrocoracidae), con 39 especies, son de distribución cosmopolita Orta (1992), las investigaciones sobre su ecología alimentaria han sido más ampliamente tratadas en regiones templadas de latitudes boreales (e.g., Mill 1969; Rae 1969; West et al. 1975; Morrison et al. 1977; Ainley et al. 1981; Pilon et al. 1983; Im y Hafner 1985; Van Eerden y Munsterman 1986; Craven y Lev 1987; Kennedy y Greer 1988; Barret et al. 1990; Suter 1991; Harris y Wanless 1993; Keller 1995; Blackwell et al.1995; Derby y Lovvorn 1997) y australes (Serventy 1938; Miller 1979; Beltzer 1983; Blaber y Wassenberg 1989; Casaux y Barrera-Oro 1993; Punta et al. 1993; Malacalza et al. 1994, Coria et al. 1995; Libenson 1996; Casaux et al. 1997; Gosztonyi y Kuba 1998; Favero et al. 1998; Cedrola et al. 2000; Ferrari et al. 2004) que en las tropicales (Glahn et al. 1995; Branco et al., 2002; Regidor y Terroba 2001; Gil de Weir 2000; Rodríguez y Lentino 2002).

La cotúa olivácea (Phalacrocorax olivaceus sin.

*P. brasilianum*) es el único representante de la familia Phalacrocoracidae en Venezuela, donde se distribuye en lagunas y ríos caudalosos de todo el territorio y a lo largo del litoral marino (Hilty 2002).

En Venezuela existen dos trabajos sobre la dieta de *P. olivaceus*: uno en el área de influencia litoral del lago de Maracaibo, en el occidente (Gil de Weir 2000), y otro, en granjas camaroneras del estado Anzoátegui, al oriente (Rodríguez y Lentino 2002). El resto de las otras pocas investigaciones en Sudamérica de la especie están referidas a otros países (*e.g.*, Morrison *et al.* 1977; Regidor y Terroba 2001).

En este estudio se analizan el tipo, número y frecuencia de presas consumidas por *P. olivaceus*, capturados en un complejo lagunar marino-costero, en la península de Araya, ubicada en la porción nororiental del litoral venezolano. El área seleccionada es un sitio habitual de alimentación y sesteo de una colonia de la especie.

Durante un año (mayo 2003-abril 2004) se capturaron un total de 40 individuos de *P. olivaceus* en el complejo lagunar Chacopata-Bocaripo (10° 40° N y 63° 48° W), ubicado en la península de Araya, estado Sucre, Venezuela (Figura 1), con redes de niebla expuestas en las zonas de paso de estas aves y/o con redes de pesca artesanal.

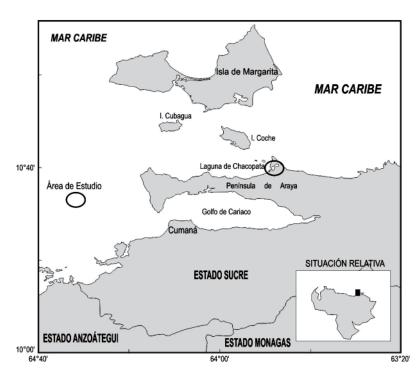


Figura 1. Zona de estudio (complejo lagunar Bocaripo-Chacopata, península de Araya, estado Sucre, Venezuela).

Los ejemplares se trasladaron hasta el Laboratorio de Ambientes Marinos del Centro de Investigaciones Ecológicas Guayacán, en la península de Araya, donde se disecaron con la finalidad de extraerles el tracto digestivo, obteniéndose de esta manera el contenido estomacal.

Para analizar cuantitativamente la ingesta se utilizó la Frecuencia de Ocurrencia (FO), *i.e.*, la proporción de muestras en la cual aparece un tipo de alimento en particular (Ricker 1971).

El espectro trófico (Tabla 1) estuvo integrado por peces (FO=62,5%), moluscos (FO=22,5%) y crustáceos (FO=15%). La aparición de peces por estómago fluctuó entre 1 y 5  $(\overline{X}$ =2,9 ± 1,34); mientras que los pesos de

los contenidos estomacales fluctuaron entre 14 y 145 g  $(\overline{X}=93.37 \pm 42.52)$ , con márgenes de longitud entre 10,8 y 21,0 cm  $(\overline{X}=15.5 \pm 3.51)$ .

De los 40 tractos estomacales examinados, 6 estaban vacíos; en el resto se identificaron seis ítempeces que correspondieron, en orden de porcentaje de presencia, a representantes de las familias Batrachoididae (Thalassophryne maculosa), Ariidae (Arius sp., Arius spixii), Dactylopteridae (Dactylopterus volitans), Engraulidae (Cetengraulis edentulus) y Mugilidae (Mugil curema); siguiendo en orden de importancia, moluscos gasterópodos (Astraea sp., Fasciola tulipa) y cefalópodos, y crustáceos (Carpillus sp., Balanus sp.) (Tabla 1).

Tabla 1. Hábito, porcentaje de presencia y ocurrencia numérica de las presas halladas en los contenidos estomacales de la Cotúa Olivácea (n = 40).

Presas	Hábito	% de presencia	Aparición/estómago
PECES			
Thalassopryne maculosa	Bentónico	27,0	11
Arius spixii	Bentónico	22,5	9
Arius sp.	Bentónico	22,5	9
Dactylopterus volitans	Bentónico	10,0	4
Cetengraulis edentulus	Pelágico	7,5	3
GASTERÓPODOS	Bentónico		8
Astraea sp.	Bentónico	10,0	
Fasciola tulipa	Bentónico	10,0	
CEFALÓPODOS	Pelágico	2,5	1
CRUSTÁCEOS	•		4
Balanus sp.	Bentónico	5,0	
Carpillus sp.	Bentónico	10,0	

En términos generales, los miembros de la familia Phalacrocoracidae tienden a comportarse como versátiles depredadores generalistas, pero consumiendo mayoritariamente peces bentónicos con poca capacidad de desplazamiento (Orta 1992).

P. olivaceus no parece ser la excepción. Así, análisis practicados a sus egagrópilas (n=73) en el Refugio de Fauna Silvestre Los Olivitos, aledaño al lago de Maracaibo, en el occidente de Venezuela, informan consumo de 14 especies de peces Gil de Weir (2000); no obstante, en este estudio, los análisis directos de contenido estomacal (n=40) arrojaron un espectro íctico de apenas 6 especies, lo cual resulta llamativo pues el área de estudio comprende dos lagunas costeras hipersalinas de alta productividad (Márquez 1985), y bordeadas de manglares, los cuales constituyen áreas de desove y desarrollo de

diversas especies de peces Acosta (1985), Marín y Dodson (2000) y con una alta diversidad de invertebrados marinos (Tineo 2002).

Sin embargo, hubo coincidencia en el tipo preferencial de peces consumidos por *P. olivaceus*: los bagres (*Ariidae*); tanto así, que en el complejo lagunar Chacopata-Bocaripo y en Los Olivitos constituyeron el 45% y el 41% de la dieta, respectivamente. Las restantes especies de peces identificados no fueron comunes entre las aves de ambas localidades, lo cual reflejaría, en parte, diferentes condiciones ecológicas de ambos ambientes, que a su vez repercuten en la abundancia de individuos y riqueza de especies de la ictiofauna e invertebrados disponibles como alimento. De hecho, a excepción de los camarones, otros renglones de invertebrados no tuvieron presencia en el estudio llevado a cabo en Los Olivitos; no así en estas

lagunas peninsulares, donde tres especies de moluscos y dos de crustáceos resultaron parte sustancial de la dieta. Por el contrario, en las poblaciones que invaden las granjas camaroneras, en el estado Anzoátegui, los bagres representaron sólo el 12% de la dieta, los camarones el 88% y los crustáceos 1% (Rodríguez y Lentino 2002).

Ferrari et al. (2004), en el estuario de río Gallegos (Patagonia), encontró que los crustáceos, moluscos, poliquetos y tunicados formaban parte de la dieta del cormorán imperial (P. atriceps), aunque dejan ver que estos invertebrados no pudieran ser consumidos directamente por el ave sino que aparecen porque son consumidos por los peces de los que se alimenta la misma. En cambio, Goutner et al. (1997), en un ambiente estuarino del Mediterráneo griego, y Pilon et al. (1983), en las islas Magdalen del golfo de Saint Lawrence (Canadá), señalan consumo exclusivo de peces por parte del gran cormorán (P. carbo).

La baja riqueza específica y cantidad promedio de peces por estómago (2,9) de *P. olivaceus*, pudieran ser compensadas, en parte, por un mayor peso promedio del contenido estomacal. Por ejemplo, en *P. atriceps* fue de 30,4 g  $\pm$  34,6 (Ferrari *et al.* 2004) contra 93,37 g  $\pm$  42,52 de *P. olivaceus*.

Es por ello, quizá, que, independientemente de la disponibilidad estacional de algunas presas y/o los hábitat explotados, en algunas especies de cormoranes la presencia mayoritaria de un determinado renglón alimentario viene como resultado no tanto de la abundancia estacional del mismo sino de su tamaño, como se ha sugerido para *P. carbo* y *P. auritus* (Pilon *et al.* 1983; Goutner *et al.* 1997). De hecho, en algunos individuos de *P. olivaceus* se observaron peces consumidos que ocupaban todo el tracto esofágico, sobresaliéndoles la cola a nivel del fondo de la cavidad bucal.

Vale comentar que el auge de la industria camaronera en la región litoral nororiental venezolana ha generado un conflicto de corte ambiental, pues, en la últimas dos décadas, las poblaciones de este cormorán vienen utilizando el camarón criado en estas granjas como su presa preferencial (Rodríguez y Lentino, 2002). Ello ha conducido a que los empresarios hayan iniciado campañas sistemáticas de extirpación de *P. olivaceus* en los centros de producción, sin la supervisión ambiental adecuada, lo que pudiera provocar un éxodo y/o disminución paulatina de sus poblaciones, y, por ende, alteraciones de la dinámica de las tramas tróficas en los humedales costeros nororientales venezolanos.

### REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Acosta S. M. 1985. Inventario de la fauna ictiológica de la costa noroeste de la laguna de Chacopata, Estado Sucre, Venezuela. Tesis de Licenciatura, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.
- AINLEY D., ANDERSON D., KELLY P. 1981. Feeding ecology of marine cormorants in southwestern North America. Condor 83: 120-131.
- Barret R.T., Rov N., Loen J., Montevecchi W.A. 1990. Diets of shags *Phalacrocorax aristotelis* and cormorants *Phalacrocorax carbo* in Norway and possible implications for gadoid stock recruitment. Mar. Ecol. Prog. Serv. 66: 205-218.
- Beltzer H.A. 1983. Nota sobre fidelidad y participación trófica del "Bigua común" (*Phalacrocorax olivaceus*) en ambientes del río Paraná medio (Palecaniformes: Phalacrocoracidae). Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral 14 (2): 111-114.
- BLABER S.J.M., WASSENBERG T.J. 1989. Feeding ecology of piscivorous birds *Phalacrocorax varius*, *P. melanoleucos* and *Sterna bergii* in Moreton Bay, Australia: diets dependence on trawler discards. Mar. Biol. 101: 1-10.
- BLACKWELL B. F., KROHN W. B., ALLEN R. B. 1995. Foods of nestling Double-crested Cormorants in Penobscot Bay: Maine, USA: temporal and spatial comparisons. Colon. Waterbirds 18:199-208.
- Branco J.O., Braun J.R.R. *et al.* 2002. Seasonal changes in the abundance of *Phalacrocorax brasilianus* (Gmelin) in the estuary of Scaco da Fazenda, Itajai, Santa Catarina, Brazil. Revista Brasileira de Zoologia 19 (4): 1057–1062.
- Casaux R.J., E Barrera-ORO. R. 1993. The diet of he Blue-eyed shag, *Phalacrocorax atriceps bransfieldensis*, feeding in the Bransfield Strait. Antarct. Sci. 5: 335-338.
- Casaux R.J., Favero M., Coria N., Silva. P. 1997. Diet of the Imperial Cormorant *Phalacrocorax atriceps*: comparison of pellets and stomach contents. Mar. Ornithol. 25: 35-39.
- CEDROLA P.V., GANDINI P., FRERE E. 2000. Dieta del Cormorán Imperial en la costa norte de la

- Provincia de Santa Cruz. Pp. 48 in Resúmenes. IV Jornadas Nacionales de Ciencias del Mar, Centro Nacional Patagónico, Univ. Nacional de la Patagonia San Juan Bosco, Puerto Madryn, Chubut, Argentina.
- CORIA R., CASAUX R.J., FAVERO M., SILVA P. 1995. Analysis of the stomach content of the Blue-eyed Shag *Phalacrocorax atriceps bransfieldensis* at Nelson Island, South Shetland Islands. Polar Biol. 15: 349-352.
- CRAVEN S. R., LEV E. 1987. Double-crested Cormorants in the Apostle Islands, Wisconsin, USA: population trends, food habits, and fishery depredations. Colon. Waterbirds 10: 64-7 1.
- DERBY C. E., LOVVORN J. R. 1997. Comparison of pellets versus collected birds for sampling diets of double-crested cormorants. The Condor 99: 549-553.
- Favero M., Casaux J., Silva P., Barrera-Oro E., Coria N. 1998. The diet of Antarctic Shag during summer at Nelson Island, Antarctica. The Condor 100: 112-118.
- Ferrari S., Alegre B., Gandini P. 2004. Dieta del cormorán imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en el sur de Santa Cruz (Patagonia, Argentina). Ornitol. Neotrop. 15: 103-110.
- FFRENCH R.P. 1976. A Guide to the Birds of Trinidad and Tobago. Livingston, Wynnewood, Pennsylvania.
- Furness R.W. Greenwood J. (Eds.). Birds as environmental indicators. Academic Press, New York.
- GIL DE WEIR K. 2000. Abundancia y Dieta de la Cotúa Olivácea (Phalacrocrax olivaceus) en el Refugio de Fauna Silvestre y Reserva de Pesca Ciénaga de Los Olivitos. Tesis de Magíster Scientiarum. Universidad del Zulia, Maracaibo, Edo. Zulia, Venezuela, 80 pp.
- GLAHN J. E., Dixson P. J., LITTAUER G. A., MCCOY R. B. 1995. Food habits of Double-crested Cormorants wintering in the delta region of Mississippi. Colon. Waterbirds 18:158-167.
- Gosztonyi A.E., Kuba L. 1998. Fishes in the diet of the Imperial Cormorant *Phalacrocorax atriceps* at Punta Lobería, Chubut, Argentina. Mar. Ornithol.

- 26: 59-61.
- GOUTNER V., PAPAKOSTAS G., ECONOMIDIS P.S. 1997. Diet and growth of Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) nestlings in a Mediterranean estuarine environment (Axios Delta, Greece). Israel J. Zool. 43: 133-148.
- HARRIS M. L., WANLESS S. 1993. The diet of Shags *Phalacrocorax aristotelis* during the chick-rearing period assessed by three methods. Bird Ecol. 32:29-46.
- IM B.H., HAFNER H. 1985. Impact des oiseaux piscivores et plus particulierement du Grand Cormoran (*Phalacrocorax carbo sinensis*) sur les exploitations piscicoles en Camargue, France. Bull. Mens. Off. Nat. Chasse 94: 30-36.
- Kennedy G.J.A., Greer J.E. 1988. Predation by cormorants, *Phalacrocorax carbo* (L.), on the salmonid populations of an Irish river. Aquacult. Fish. Manag. 19: 159-170.
- Keller T. 1995. Food of Cormorants *Phalacrocorax carbo* sinensis wintering in Bavaria, southern Germany. Ardea 83: 185-192.
- LAEGDSGAARD P., JOHNSON C. 2001. Why juvenil fish utilise mangrove habitats? J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 257(2):229-253.
- LIBENSON L.V. 1996. La dieta del cormorán cuello negro (*Phalacrocorax magellanicus*) y el cormorán real (*P. albiventer*) en el puerto de Comodoro Rivadavia (Chubut, Argentina). Nat. Patagon. Ser. Cien. Cienc. Biol. 4: 85-94.
- Luwdig J.P., Hull C.N., Ludwig M.E., Auman H.J. 1989. Food habits and ecology of nesting double crested cormorants in the Upper Great Lakes, 1986-1989. Jack-Pine Warbler 67: 115-126.
- MALACALZA V.E., PORETTI T., BERTELLOTI N.M. 1994. La dieta de *Phalacrocorax albiventer* en Punta León (Chubut, Argentina) durante la temporada reproductiva. Ornitol. Neotrop. 5: 91-97.
- MARÍN B.J., DODSON J. 2000. Age, growth and fecundity of the silver mullet, *Mugil curema* (Pisces: Mugilidae), in coastal areas of Northeastern Venezuela. Rev. Biol. Trop. 48(2/3): 389-398.

- MÁRQUEZ A.M. 1985. Variación de la biomasa fitoplanctónica en la laguna de Chacopata en relación a factores físicos y químicos. Tesis de Licenciatura, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.
- MILLS D. 1969. The food of cormorant at two breeding colonies on the east coast of Scotland. Scott. Birds 5: 268-276.
- MILLER B. 1979. Ecology of the little black cormorant, *Phalacrocorax sulcirostris*, and little pied cormorant, *P. melanoleucos*, in inland New South Wales. I. Food and feeding habits. Aust. Wildl. Res. 6: 79-85.
- MORRISON M.L., SHANLEY E. JR., SLACK D. 1977. The food of nestling Olivaceous Cormorants. Southwest. Nat. 22: 321-326.
- ORTA J. 1992. Family Phalacrocoracidae (Cormorants). Pp. 326-353. In J. Del Hoyo, A. Elliott, and J. Sargatal (eds.), Handbook of the Birds of the World, Vol. 1. Lynx Edicions, Barcelona. 696 pp.
- PILON C., BURTON J., MCNEIL R. 1983. Summer food of the great and double-crested cormorants on the Magadalen Islands, Quebec. Can. J. Zool. 61: 2733-2739.
- Punta G.E., Saravia J.R., Yorio P.M. 1993. The diet and foraging behavior of two Patagonian cormorants. Mar. Ornithol. 21: 27-36.
- RAE B.B. 1969. The food of cormorants and shags in Scottish estuarine and coastal waters. Mar. Res. Dep. Agric. Fish. Scotl. 1: 1-16.
- Regidor H., Terroba. A. 2001. Feeding habits of Bigua *Phalacrocorax brasilianus* (Gmelin 1789) (Aves, Phalacrocoracidae) in northwestern Argentina.

- Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción 72: 121-123.
- Rodríguez F. A., Lentino M. 2002. Population, diet and impact of Neotropical Cormorants in relation to shrimp production in northeastern Venezuela. 23rd International Ornithological Congress, Beijing, China. pp 217.
- SERVENTY D.L. 1938. The feeding habits of cormorants in southwestern Australia. Emu 38: 293-316.
- SUTER W. 1991. Food and feeding of cormorants Phalacrocorax carbo wintering in Switzerland. Pp. 156-165 in Van Eerden, M.R. & M. Zijlstra (eds.). Proceedings workshop 1989 on Cormorants Phalacrocorax carbo. Ministerie van Verkeer en Waterstaat, The Netherlands.
- Tineo C.A. 2002. Diversidad de los moluscos en la laguna de Bocaripo, estado Sucre, Venezuela. Tesis de Licenciatura, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.
- Van Eerden M.R., Munsterman M.J. 1986. Importance of the Mediterranean for wintering cormorants *Phalacrocorax carbo* sinensis. Pp. 123-141 in X. Monbailliu (eds.). Mediterrean marine avifauna Population studies and conservation. NATO ASI series, Vol. G12. Springer-Verlag, Berlin.
- VELDKAMP R. 1995. Diet of cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* at Wanneperveen, The Netherlands, with special reference to bream Abramis brama. Ardea 83:143-155.
- WEST B., CABOT D., GREER-WALKER M. 1975. The food of the cormorant "*Phalacrocorax carbo*" at some breeding colonies in Ireland. Proc. R. Ir. Acad. Sect. B 75: 285-304.