

Tesis Doctoral

Comportamiento de búsqueda de alimento del Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*): caracterización, consistencias individuales y factores determinantes

Harris, Sabrina Evelyn

2014

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Harris, Sabrina Evelyn. (2014). Comportamiento de búsqueda de alimento del Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*): caracterización, consistencias individuales y factores determinantes. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Harris, Sabrina Evelyn. "Comportamiento de búsqueda de alimento del Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*): caracterización, consistencias individuales y factores determinantes". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2014.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES

Comportamiento de búsqueda de alimento del Cormorán Imperial
(*Phalacrocorax atriceps*): caracterización, consistencias
individuales y factores determinantes

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el
área: CIENCIAS BIOLÓGICAS

por

LIC. SABRINA EVELYN HARRIS

DIRECTORA DE TESIS: DRA. ANDREA RAYA REY

DIRECTOR ASISTENTE: DR. FLAVIO QUINTANA

CONSEJERO DE ESTUDIOS: DR. JUAN CARLOS REBORDA

LUGAR DE TRABAJO: BIOLOGÍA Y MANEJO DE RECURSOS ACUÁTICOS
CENTRO NACIONAL PATAGÓNICO (CONICET)
PUERTO MADRYN, CHUBUT

Buenos Aires, 2014

COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA DE ALIMENTO DEL CORMORÁN IMPERIAL (*PHALACROCORAX ATRICEPS*): CARACTERIZACIÓN, CONSISTENCIAS INDIVIDUALES Y FACTORES DETERMINANTES

RESUMEN Se estudió el comportamiento de búsqueda de alimento del Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en la colonia de Punta León (42°05'S; 64°30'O) utilizando sistemas de posicionamiento global (GPS). A partir del análisis de diversos parámetros de los viajes de alimentación de individuos reproductores se distinguieron cuatro tipos de búsqueda. Se evaluó la consistencia que presentan los individuos en diversos parámetros de sus viajes entre días sucesivos, entre períodos y entre temporadas reproductivas, siendo en general más alta a menores intervalos de tiempo y menor a largo plazo. A su vez, al comparar los viajes de alimentación de individuos que se reproducían por primera vez con aquellos con experiencia, los machos sin experiencia reproductiva difirieron de aquellos que se habían reproducido anteriormente. Se registraron diferencias en el comportamiento de búsqueda de alimento entre aquellos que consumieron presas bentónicas y pelágicas, a partir del análisis de isótopos de carbono y nitrógeno. Por último, se describió el comportamiento de los individuos a lo largo del año a partir del uso de dispositivos de geolocalización (GLS). La consistencia en el comportamiento y la especialización en un tipo de presa particular por parte de los individuos podría estar reflejando una disponibilidad de recursos estable a largo plazo, pero también podría eventualmente disminuir la plasticidad que dichos individuos serían capaces de desarrollar frente a cambios en el ambiente.

Palabras clave: aves marinas - Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) – búsqueda de alimento– consistencia de comportamiento – experiencia reproductiva – dieta por isótopos estables – sistema de posicionamiento global (GPS) – geolocalizadores (GLS)

**PREY SEARCH BEHAVIOR OF THE IMPERIAL SHAG
(PHALACROCORAX ATRICEPS): CHARACTERIZATION, INDIVIDUAL
CONSISTENCIES AND DETERMINANT FACTORS**

ABSTRACT Foraging behavior of Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*) breeding at Punta León colony (42°05'S; 64°30'W) was analyzed with Global Positioning System (GPS) devices. Four types of prey search behavior were distinguished using several parameters of the foraging trips of breeding individuals. Consistency in foraging behavior was evaluated for the same individuals on successive days, between periods within the season and amongst years and consistency was highest for most parameters within short intervals of time than on longer intervals. Individuals breeding for the first time were compared with individuals with breeding experience and males without breeding experience differed in their prey search behavior from their experienced counterparts. Differences in some foraging trips parameters were associated with benthic and pelagic diets, evaluated through carbon and nitrogen stable isotope analysis. Behavior of individuals was assessed throughout the year with the use of Geolocation Light Sensors (GLS). Behavioral consistency and dietary specialization may reflect long term environmental stability and prey abundance, but may also eventually reduce the plasticity individuals are able to develop if the environment changes.

Key words: seabirds – Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*) – prey search behavior – behavioral consistency – breeding experience – diet through stable isotopes – Global Positioning System (GPS) – Geolocation Light Sensors (GLS)

AGRADECIMIENTOS

A mi Directora, Andrea Raya Rey, por brindarme las herramientas justas para mi formación, por guiarme a cada paso y también permitirme crear mi propio camino. Por todo lo compartido en estos años y por ayudarme a crecer en mi vida profesional y personal.

A mi Director Asistente, Flavio Quintana, por ser el que hizo posible que emprendiera el doctorado. Por sugerir temas de investigación y contactarme con mi Directora de tesis, Andrea. Y sobre todo por confiar en mí y permitirme tener la autonomía necesaria para llevar a cabo mi doctorado.

A Juan Carlos Reboreda, por ser mi consejero de estudios. Por ayudarme a elegir las materias y por resolver cuestiones académicas cuando la distancia no me permitió hacerlo personalmente.

Al CONICET por otorgarme la beca Doctoral para sustentarme durante el transcurso de mi doctorado.

A Ricardo Saenz Samaniego por su ayuda en el campo y su compañía en la vida.

A Marcela Uhart por sus enseñanzas en la manipulación de animales y su ayuda en el campo. Por invitarme a acompañarla en otras campañas que fueron la inspiración para que emprendiera un doctorado.

Al grupo de trabajo de Biología y Manejo de Recursos Acuáticos del CENPAT (Flavio Quintana, Agustina Gómez Laich, Walter Svagelj, Juan Emilio Sala, Luciana Gallo, Paula Giudicci y Javier Ciancio) por la ayuda en el campo y su compañía en la oficina. Y a Patricia Dell'Arciprete además por su ayuda con R.

A los propietarios de la estancia, por el permiso para acceder al Área Protegida Punta León a través de su propiedad. A Miguel y a Chola por los mates y tortas cada vez que pasamos por la estancia.

A las instituciones del CENPAT Y CADIC por los espacios de trabajo.

Al grupo de trabajo del Laboratorio de Ecología y Conservación de Vida Silvestre del CADIC (Andrea Raya Rey, Adrián Schiavini, Marcela Liljesthron, Natalia Dellabianca, Gabriela Sciocia y Mariano Diez, Natalia Paso Viola, Natalia Rosciano, Luciana Riccialdelli, Laura Fasola y Alejandro Valenzuela) por brindarme un espacio físico en su laboratorio y tenderme una red vincular en el Fin del Mundo.

A Richard Phillips, por el tiempo dedicado durante mi estadía en Cambridge, tanto en la oficina enseñándome a analizar datos de GLS, como durante fines de semana compartiendo momentos con él y su familia.

A mi familia por fomentar mi pasión y dejar que me deje llevar por ella. A mi viejo, el naturalista - artista que nunca dejaré de admirar, a mi vieja por el aguante en todo momento, y más que nunca en momentos de crisis, y a Edu por su compañía todos los años de facu que compartimos. También a mis abuelas, las mujeres más admirables de mi vida.

A William Conway un auténtico naturalista y ornitólogo apasionado, que desde pequeña influyó sobre mi percepción de lo maravillosa que es la naturaleza.

A mis amigas de Baires, por crecer junto a ellas y aprender a ir por más.

A mis amigas de Madryn, que a pesar de las distancias siempre están super presentes.

A Héctor, por todo lo construido en mi vida.

A todos, gracias!

DEDICATORIA

Al primero que conocí que se levantaba antes del amanecer para ir a ver pajaritos, a mi abuelo, Keith.





ÍNDICE

RESUMEN	II
ABSTRACT	III
AGRADECIMIENTOS	IV
DEDICATORIA	VI

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN GENERAL

RESUMEN	2
INTRODUCCIÓN	3
El individuo como unidad experimental	4
El sitio y la especie de estudio	6
Relevancia	9
Organización de la tesis	11
REFERENCIAS	11

CAPÍTULO II

ESTRATEGIAS DE BÚSQUEDA DE ALIMENTO

RESUMEN	15
INTRODUCCIÓN	16
METODOLOGÍA	18

RESULTADOS	20
Áreas de ARS	21
Escalas de ARS	23
ARS anidado	23
Comportamientos de búsqueda	24
Viajes directos cortos	25
Viajes directos largos	26
Viajes con vuelos al azar	26
Viajes en círculo amplio	27
DISCUSIÓN	28
CONCLUSIONES	33
REFERENCIAS	34

CAPÍTULO III

CONSISTENCIAS INDIVIDUALES EN EL

COMPORTAMIENTO

RESUMEN	39
INTRODUCCIÓN	40
METODOLOGÍA	43
RESULTADOS	47
consistencias entre viajes en días sucesivos durante el cuidado temprano de pichones	47

consistencia entre viajes consecutivos en dos etapas dentro de la temporada reproductiva	50
consistencias entre viajes en distintas temporadas reproductivas	54
DISCUSIÓN	58
CONCLUSIONES	61
REFERENCIAS	62

CAPÍTULO IV

EXPERIENCIA REPRODUCTIVA Y BÚSQUEDA DE

ALIMENTO

RESUMEN	67
INTRODUCCIÓN	68
METODOLOGÍA	70
RESULTADOS	72
DISCUSIÓN	76
CONCLUSIONES	79
REFERENCIAS	79

CAPÍTULO V

TIPOS DE PRESA Y COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA

RESUMEN	83
INTRODUCCIÓN	84
METODOLOGÍA	

Muestras de las aves	86
Muestras de las presas potenciales	87
Análisis de isótopos estables	87
Modelos de mezcla para isótopos	88
Análisis de datos	89
Estimación del nivel trófico	89
RESULTADOS	90
Análisis isotópico del Cormorán Imperial y sus potenciales presas	90
Comportamiento de búsqueda de alimento de las parejas y análisis de presas	92
Estimación del nivel trófico	99
DISCUSIÓN	100
CONCLUSIONES	103
REFERENCIAS	104

CAPÍTULO VI

COMPORTAMIENTO A LO LARGO DEL AÑO

RESUMEN	108
INTRODUCCIÓN	109
METODOLOGÍA	111
RESULTADOS	115
Variación a lo largo del año para cada sexo	116
Hembras	116
Machos	117
Variaciones individuales y entre sexos para cada estadio	118

DISCUSIÓN	121
Segregación de horarios en Cormoranes de Ojos Azules	121
Horarios de alimentación durante el período reproductivo	123
Período no reproductivo	125
CONCLUSIONES	127
REFERENCIAS	127

CAPÍTULO VII

CONCLUSIONES GENERALES

REFERENCIAS	135
-------------	-----



INTRODUCCIÓN GENERAL



RESUMEN

En el presente capítulo se hace una introducción general de la tesis. Se realiza una breve descripción de la colonia de Punta León donde se reproduce la especie de estudio, el Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*), y se plantean los objetivos más generales que se abordarán en las subsiguientes secciones separadas en capítulos. Se hace mención de cómo se recolectarán los datos a partir de registradores con sistemas de posicionamiento global (GPS) y geolocalizadores (GLS) y muestras de sangre para realizar estudios de dieta y finalmente se realiza una descripción breve de la estructura de la tesis mencionando los objetivos y su relevancia, que luego se tratarán en profundidad en cada capítulo correspondiente.

INTRODUCCIÓN

La búsqueda de presas en el mar es un aspecto fundamental en la vida de las aves marinas (Charnov 1976). El comportamiento que los individuos desarrollen para encontrar el alimento será moldeado por una combinación de factores internos tales como su edad, sexo o historia de vida y factores externos tales como el tipo y distribución de las presas preferidas y las características particulares del ambiente en el momento de la búsqueda (Orians y Pearsons 1979; Dingemanse et al. 2002; Mauck et al. 2004; Bregnballe 2006; Daunt et al. 2007). En algunas especies de aves marinas dimórficas como es el caso de los cormoranes (Schreiber y Burger 2002), los machos difieren en su comportamiento de búsqueda respecto a las hembras debido en parte a las diferencias en su tamaño corporal. Los cormoranes machos, de mayor tamaño, tienen la posibilidad de bucear a mayores profundidades en busca de presas que las hembras de menor tamaño (Quillfeldt et al. 2011; Gómez Laich et al. 2012). Aquellos individuos de mayor edad que han atravesado varios periodos reproductivos tendrán más conocimiento sobre cómo buscar alimento, debido a la experiencia acumulada, que individuos que no han tenido eventos reproductivos previos (Curio 1983; Limmer y Becker 2009). Por otro lado, los individuos que poseen mejor condición física podrán invertir más energía en la búsqueda de alimento sin que el costo sea demasiado grande para su propia supervivencia (Ricklefs y Wikelski 2002; Angelier et al. 2007).

A su vez, la probabilidad de encontrar a las presas será mayor si estas son abundantes y su distribución está fuertemente ligada a algún aspecto del ambiente marino (sustrato/profundidad), que sea identificable por el predador. De modo contrario será menos probable que las mismas sean halladas si estas son escasas o sea difícil a los predadores predecir su ubicación a partir de información proveniente de búsquedas

anteriores (Fauchald 2009). El ambiente marino es heterogéneo y dinámico y los organismos que lo habitan se agrupan en zonas o parches con características particulares (Nelson 2006). Un predador en busca de presas que se distribuyen en parches puede realizar varios tipos de movimientos que pueden ser dirigidos o no, a lugares particulares. Un tipo de movimiento de búsqueda no dirigido está dado por un conjunto de movimientos correlacionados entre sí con Direcciones Asignadas al Azar que denominamos CRW (del inglés Correlated Random Walk, CRW, Kareiva y Shigesada 1983). Como ejemplo de movimiento dirigido encontramos al de Búsqueda Restringida en un Área que denominamos ARS (en inglés Area Restricted Search) y ocurre cuando un predador restringe su búsqueda incrementando la cantidad de tiempo invertido en una parte de su trayectoria en detrimento del resto (Kareiva y Odell 1987). Este tipo de comportamiento se desarrolla cuando el individuo se dirige (volando o buceando) hacia zonas particulares en las que realiza un mayor esfuerzo de búsqueda debido, por ejemplo, a que tiene información adicional sobre la ubicación de las presas (Perry y Pianka 1997).

El individuo como unidad experimental

Dado que todo comportamiento está irrevocablemente asociado a un individuo particular, es imposible estudiar el comportamiento separándolo del efecto de la identidad de quien lo desarrolla (Moskowitz y Hershberger 2002). Los individuos tienen la capacidad de aprender a partir de experiencias pasadas, aunque esta habilidad difiere entre individuos, por lo que es posible que unos más que otros modifiquen su comportamiento de modo tal de optimizarlo a partir del conocimiento resultante de

eventos previos (Dingemanse et al. 2002). Los eventos exitosos reforzarán el componente de memoria del comportamiento de búsqueda y es de esperar que los individuos que repiten algunos aspectos de su comportamiento de eventos anteriores se vuelvan más consistentes en su comportamiento a lo largo del tiempo. Cuando el éxito en la obtención de alimento no está ligado a una característica particular del ambiente durante la búsqueda (por ejemplo, al tipo de sustrato o una profundidad particular) los individuos no tendrán la ventaja de poder copiar aspectos de su comportamiento de eventos previos y por tanto no serán tan consistentes en su comportamiento de búsqueda (Stephens et al. 2007).

Una de las formas de estudiar el comportamiento teniendo en cuenta el efecto individual es utilizar a los individuos como unidades experimentales. De este modo se puede determinar si los mismos individuos realizan un comportamiento dado y si mantienen ciertas características de dicho comportamiento en el tiempo. Una vez determinado cómo es el comportamiento que desarrollan y la variabilidad que presentan en el tiempo se puede estimar la repetibilidad de dicho comportamiento en la población. La repetibilidad, expresada como un índice, evalúa la variabilidad individual frente a la variabilidad poblacional. La repetibilidad será mayor cuando los individuos son consistentes en su comportamiento, pero difieren de otros individuos de la población (Lessels y Boag 1987). A su vez, se puede determinar si los individuos son consistentes en su comportamiento comparando eventos tomados en distintos intervalos de tiempo: entre días sucesivos, o separados a varios días de distancia durante la temporada reproductiva o incluso entre temporadas distintas (Woo et al. 2008; Bell et al. 2009). Mediante la focalización en el individuo como centro del estudio es posible evaluar aspectos del comportamiento a un nivel individual, e incluso determinar la proporción

de la variabilidad que presenta una población debido a su variabilidad inter e intra-individual (Stephens et al. 2007).

El sitio y la especie de estudio

El Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) es un ave marina voladora y buceadora dimórfica que consume diversas presas, mayormente bentónicas y asociadas en cierto grado al lecho marino incluyendo *Raneya brasiliensis* y *Riberoclinus eigenmanni*, (Malacalza et al. 1994; Svagelj y Quintana 2011; Gómez Laich et al. 2012; Zavalaga et al. no publ.). Esta ave marina se distribuye en colonias a lo largo de las costas patagónicas al sur del paralelo 42°04'S (**Fig 1**).

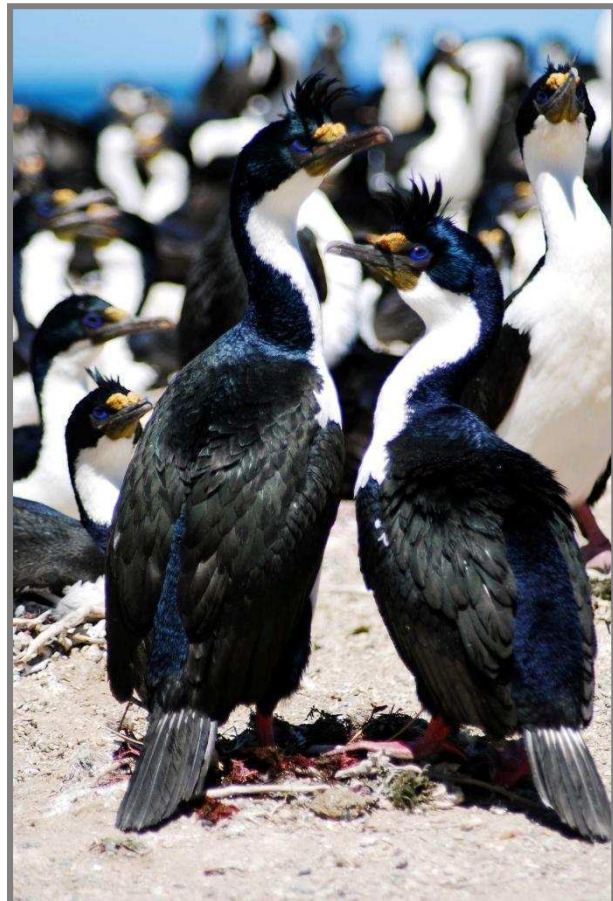
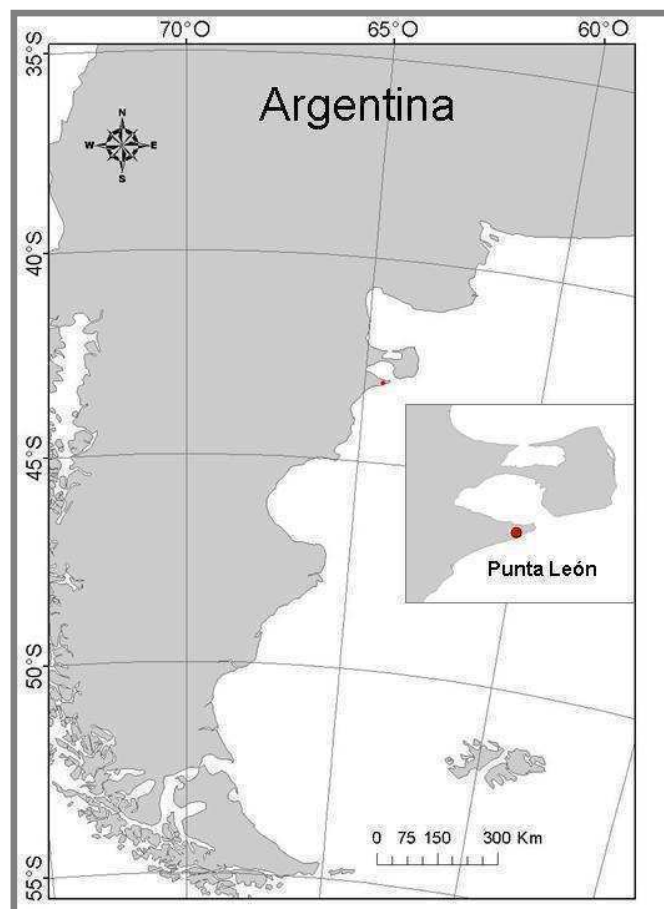


Figura 1. Pareja de Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) con plumaje nupcial.

El estudio para esta tesis se llevó a cabo en la colonia de Punta León (42°05'S; 64°30'O), Chubut, al extremo norte de su distribución (**Fig. 2**), donde más de 4000 parejas de Cormorán Imperial anidan cada temporada y han sido estudiadas durante más de veinte años (Yorio et al. 1994; Quintana et al. 2011; Svagelj et al. 2012). Como

resultado de la investigación a largo plazo en esta colonia se tiene mucha información sobre aspectos reproductivos, de historia de vida y de comportamiento de los individuos gracias a la utilización de dispositivos con diferentes sensores, adosados a los animales, tales como los que incluyen un sistema de posicionamiento global de aquí en más denominados GPS (Earth and Ocean Technology, Kiel, Alemania) y geolocalizadores GLS (proporcionados por British Antarctic Survey, BAS), entre otros. A su vez, 1.000 pichones son anillados cada año desde 2004 con lo cual se conoce la edad exacta de un alto porcentaje de la población haciendo a este lugar propicio para el estudio del comportamiento teniendo en cuenta la experiencia reproductiva. Los individuos reproductores maduros de esta colonia están acostumbrados a la presencia humana con lo cual el efecto de nuestra presencia y manipulación es despreciable sobre la mayoría de los parámetros fisiológicos indicadores de salud y estrés de los individuos (Uhart et al. datos no publ.). Esto es importante por un lado dado que se quieren obtener datos del comportamiento de los individuos per se y más aún cuando el fin último de los estudios es la conservación de la especie.

Figura 2. Ubicación del sitio de estudio: la colonia de Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) de Punta León, Chubut.



Durante la etapa reproductiva los Cormoranes Imperiales dividen las tareas en forma relativamente equitativa dentro de la pareja. Ambos realizan viajes de alimentación diarios, a una distancia menor a 50 km de la colonia, en viajes de menos de 7 horas y se turnan para buscar alimento o quedarse en la colonia cuidando el nido y su contenido. Con el uso de dispositivos que incluyen sensores GPS es posible saber la trayectoria del viaje (error < 5 m) y el comportamiento (volando, flotando o buceando) de los individuos durante sus viajes de alimentación y a partir de esta información extraer varios parámetros de su comportamiento (distancia máxima, tiempo total dedicado al buceo, etc. Quintana et al. 2011, **Fig. 3**). Se han estudiado con detalle numerosos aspectos del comportamiento de los individuos de esta colonia con el uso de dispositivos de alta complejidad que registran diversos parámetros tales como dirección, velocidad, movimiento, aceleración, etc. (Daily Diaries Wilson et al. 1997; Gómez Laich et al. 2012), pero hasta el presente estudio no se había evaluado la consistencia que presentan los individuos en su comportamiento de búsqueda de presas. Además, en el presente estudio se relaciona el comportamiento de búsqueda con aspectos tales como la experiencia reproductiva de los individuos o el tipo de alimento que consumen.

Figura 3. Colocación de dispositivo miniGPS adherido a las plumas de la espalda con cinta tessa blanca a un Cormorán Imperial macho anillado “ABY” y el mismo individuo en el nido con sus pichones.



Relevancia

Este estudio permite analizar el comportamiento de búsqueda de presas que realiza un ave marina a nivel individual. Nos ayuda a comprender mejor cómo realiza esta búsqueda y el efecto del momento dentro de la temporada e incluso el año sobre el comportamiento que despliega en un momento dado. Al utilizar al individuo como unidad de estudio es posible determinar la consistencia que presenta su comportamiento en el tiempo, la repetibilidad resultante a nivel poblacional y si existen factores que lo podrían estar moldeando, tales como la experiencia reproductiva o el tipo de presa. Como resultado se podrán estudiar cuestiones más generales de la dinámica poblacional en relación al comportamiento de alimentación de los individuos, e incluso a partir de la consistencia en el comportamiento que presenten inferir el efecto que podría tener algún cambio en el ambiente sobre el comportamiento de los individuos, y en última instancia su aptitud biológica.

El estudio abarca varias temporadas reproductivas aportando información sobre el comportamiento de los individuos durante más de un año, lo cual permite evaluar también si existen variaciones en el comportamiento de año a año o si el sistema oceánico que utilizan los individuos se mantiene relativamente estable reflejado en la consistencia en el comportamiento que presenten las aves. A largo plazo, las variaciones observadas en el comportamiento de los individuos podrán ser utilizadas como indicadores de cambios que puedan ocurrir de año a año en el tipo de presas, y su distribución local que puede forzar modificaciones en el comportamiento de búsqueda. A su vez este estudio ofrece una herramienta de detección temprana de cambios en el

ambiente observables a partir del comportamiento de los individuos en el tiempo. En última instancia si se logran identificar las causas de dichos cambios y si estos obedecen a una actividad antrópica modificable, a partir de la información obtenida se podría instar a la toma de medidas de manejo para mitigar los efectos antes que se vean reflejados en una disminución de la población reproductora de las aves.

El objetivo de esta tesis es estudiar el comportamiento de búsqueda de presas que realiza el Cormorán Imperial (**Fig. 4**) y analizar aquellos parámetros que optimizan esta actividad utilizando información obtenida de una muestra de individuos de la Colonia de Punta León, Argentina, sin realizar un diseño de manipulación experimental. Para ello se utilizarán registradores remotos de posicionamiento (GPS) como los mencionados previamente. En función de los objetivos planteados y los datos obtenidos se evaluaron la consistencia que presentan los individuos en este comportamiento en el tiempo y, de existir, los factores que lo determinan. Se espera evaluar la repetibilidad en el comportamiento de búsqueda de la población (en días sucesivos, en dos momentos de la temporada y entre años) y evaluar el efecto de la experiencia reproductiva y el tipo de presa sobre dicho comportamiento. Por último, se describen aspectos del comportamiento de los individuos fuera de la etapa reproductiva obtenida a partir del uso de geolocalizadores.

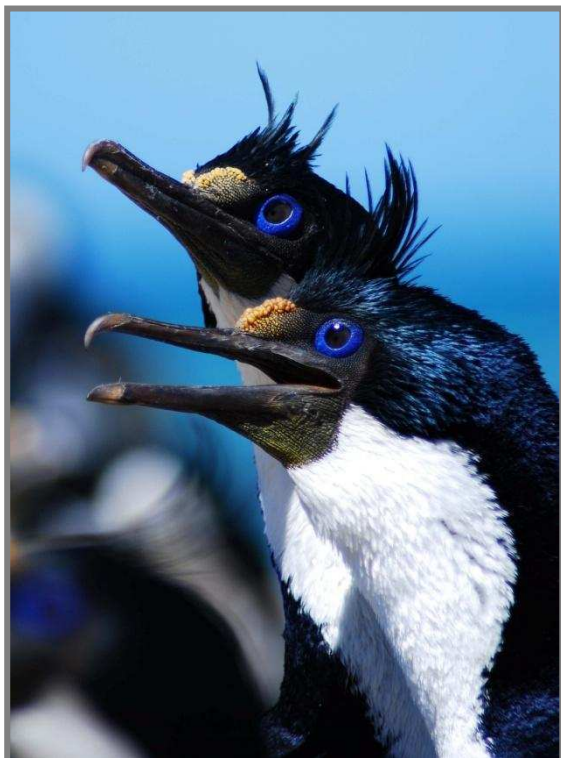


Figura 4. Pareja de Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*).

Organización y estructura de la tesis

La presente tesis está separada en siete capítulos en los cuales se desarrollan los objetivos que se plantearon. Cada capítulo incluye una introducción a la temática, metodología de estudio, resultados, discusión, conclusión y bibliografía. El primer capítulo es introductorio del enfoque elegido para estudiar el comportamiento de la especie. En el segundo se describen los distintos tipos de comportamiento registrados en la población, en el tercer capítulo se evalúa la consistencia en el comportamiento que presentan los individuos en días sucesivos, en distintas etapas de la temporada y entre años. En el cuarto capítulo se comparan los comportamientos de individuos reproductores con y sin experiencia reproductiva. En el quinto capítulo se relacionan los comportamientos de alimentación con el tipo de presas consumidas inferidas a partir de información de las marcas isotópicas de carbono y nitrógeno de la sangre de los individuos. En el sexto capítulo se evalúa el comportamiento de los individuos a lo largo del año incluyendo los meses de invierno y ampliando la información de comportamiento fuera de la temporada reproductiva. Finalmente, el séptimo capítulo contiene una conclusión general de la tesis.

REFERENCIAS

- Angelier F., Shaffer S. A., Weimerskirch H., Trouvé C., Chastel O. 2007. Corticosterone and foraging behaviour in a pelagic seabird. *Physiological and Biochemical Zoology* 80: 283-292.

- Bell A., Hankison S. J., Laskowski K. L. 2009. The repeatability of behavior: a meta-analysis. *Journal of Animal Behaviour* 77: 771-783.
- Bregnballe T. 2006. Age-related fledgling production in great cormorants *Phalacrocorax carbo*: influence of individual competence and disappearance of phenotypes. *Journal of Avian Biology* 37: 147-157.
- Charnov E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- Curio E. 1983. Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125:400-404.
- Daunt F., Wanless S., Harris M. P., Money L., Monaghan P. 2007. Older and wiser: improvements in breeding success are linked to better foraging performance in European shags. *Functional Ecology* 21: 561-567.
- Dingemanse N. J., Both C., Drent P. J., Van Oers K., Van Noordwijk A. J. 2002. Repeatability and heritability of exploratory behavior in great tits from the wild. *Journal of Animal Behaviour* 64: 929-938.
- Fauchald P. 2009. Spatial interaction between seabirds and prey: review and synthesis. *Marine Ecology Progress Series* 391: 139-151.
- Gómez Laich A., Quintana F., Shepard E. L. C., Wilson R. P. 2012. Intersexual differences in the diving behaviour of Imperial Cormorants. *Journal of Ornithology* 153: 139-147.
- Kareiva P. M., Shigesada N. 1983. Analyzing insect movement as a correlated random walk. *Oecologia* 56: 234-238.
- Kareiva P., Odell G. 1987. Swarms of predators exhibit 'preytaxis' if individual predators use area-restricted search. *American Naturalist* 130: 233-270.
- Lessells C. M., Boag P. T. 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *Auk* 104: 116-121.
- Limmer B., Becker P. H. 2009. Improvement in chick provisioning with parental experience in a seabird. *Journal of Animal Behaviour* 77: 1095-1101.
- Malacalza V. E., Poretti T. I., Bertellotti N. M. 1994. La dieta de *Phalacrocorax albiventer* en Punta León (Chubut, Argentina) durante la temporada reproductiva. *Ornitología Neotropical* 5: 91-97.
- Mauck R. A., Huntington C. E., Grubb T. C. 2004. Age-specific reproductive success: evidence for the selection hypothesis. *Evolution* 58: 880-885.
- Moskowitz D. S., Hershberger S. L. 2002. Modeling intraindividual variability with repeated measures data: Methods and applications. Lawrence Erlbaum Associates, Publishers. Mahwah, New Jersey.
- Nelson J. S. 2006. *Fishes of the World*. Fourth Edition. John Wiley & Sons, Inc. Hoboken, New Jersey.
- Orians G. H., Pearson N. E. 1979. On the theory of central place foraging. Pages 154-177 in *Analysis of ecological systems* (Horn D. J., Mitchell R. D., Stairs G. R. Eds). Ohio State University Press, Columbus.
- Perry G., Pianka E. R. 1997. Animal foraging: past, present and future. *TREE* 12: 360-364.
- Quillfeldt P., Scroff S., van Noordwijk H. J., Michalik A., Ludynia K., Masello J. F. 2011. Flexible foraging behaviour of a sexually dimorphic seabird: large males do not always dive deep. *Marine Ecology Progress Series* 428: 271-287.
- Quintana F., Wilson R., Dell'Arciprete P., Shepard E., Gómez Laich A. 2011. Women from Venus, men from Mars: inter-sex foraging differences in the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* a colonial seabird. *Oikos* 120: 350-358.
- Ricklefs R. E., Wikelski, M. 2002. The physiology/life history nexus. *TRENDS in Ecology and Evolution* 17: 462-468.

- Schreiber E. A., Burger J. 2002. Biology of marine birds. (Lutz P. L., Ed) CRC Marine Biology series, Corporate Blvd, Boca Raton, Florida.
- Stephens D. W., Brown J. S., Ydenberg R. C. 2007. Foraging behavior and ecology. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Svigelj S. W., Quintana F. 2007. Sexual size dimorphism and determination by morphometric measurements in breeding Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*). *Waterbirds* 30: 97-102.
- Svigelj W. S., Quintana F. 2011. Breeding performance of the Imperial Shag (*Phalacrocorax atriceps*) in relation to year, laying date and nest location. *Emu* 11: 162-165.
- Wilson R. P., Pütz K., Peters G., Culik B., Scolaro J. A., Charrassin J. B., Ropert-Coudert Y. 1997. Long term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. *Wildlife Society B* 25: 101-106.
- Woo K. J., Elliot K. H., Davidson M., Gaston A. J., Davoren G. K. 2008. Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology* 77: 1082-1091.
- Yorio P., Quintana F., Campagna C., Harris G. 1994. Diversidad, abundancia y dinámica espacio-temporal de la colonia mixta de aves marinas de Punta León, Patagonia. *Ornitología Neotropical* 5: 69-77.



ESTRATEGIAS DE BÚSQUEDA DE ALIMENTO

EL CONTENIDO DE ESTE CAPÍTULO FUE PUBLICADO EN:

Harris S., Quintana F. and Raya Rey A. 2012. Prey search behavior of the Imperial Cormorant (*Phalacrocorax atriceps*) during the breeding season at Punta León, Argentina. *Waterbirds* 35: 312-323.



RESUMEN

El comportamiento de búsqueda de presas de un ave marina puede ser analizado a partir del tiempo que invierte en cada segmento del viaje para determinar la existencia de Búsqueda Restringida en un Área (Area Restricted Search, ARS) al igual que otras características relacionadas con la sinuosidad de su trayectoria y el tipo de actividad que realiza en cada instante (volar, flotar o bucear). Un total de 46 Cormoranes Imperiales (*Phalacrocorax atriceps*), 18 machos y 28 hembras, fueron equipados con dispositivos de posicionamiento global (GPS) que grabaron sus posiciones durante un viaje de alimentación (1 dato por segundo), durante el período reproductivo en los años 2004, 2005, 2007 o 2008. En promedio, la duración de los viajes de las hembras fue superior a la de los machos y no se detectaron diferencias entre años para ninguna de las características analizadas. Se detectó el comportamiento de ARS en 43 individuos, 22 de ellos además tuvieron ARS pequeños anidados dentro de áreas de ARS más grandes. La escala de búsqueda de los individuos que presentaron ARS no tuvo correlación con la distancia máxima alcanzada y no difirió entre sexos o años. A partir de un análisis de conglomerados se distinguieron cuatro tipos de comportamiento: viajes directos cortos ($n = 7$), viajes directos largos ($n = 31$), viajes con dirección de vuelo al azar ($n = 6$) y círculos amplios ($n = 2$), estando presentes los cuatro tipos de comportamiento en ambos sexos. La variabilidad en los tipos de comportamiento que realizan los individuos de una población puede deberse a diferencias en el tipo de presa que buscan, la estabilidad del ambiente en un momento dado, a restricciones fisiológicas de los individuos, características de su historia de vida u otros factores que afectarían la manera en que buscan alimento en el mar.

INTRODUCCIÓN

Las aves marinas buscan el alimento en el océano, un ambiente heterogéneo y dinámico (Orians y Pearson 1979; Fauchald et al. 2000; Pinaud y Weimerskirch 2007; Fauchald 2009). Para ello, poseen características físicas, fisiológicas o de comportamiento que les permiten maximizar la probabilidad de obtener presas y, en última instancia, incrementar su aptitud biológica (Charnov 1976; Davoren et al. 2003; Pinaud y Weimerskirch 2005; Angelier et al. 2007; Weimerskirch et al. 2007; White et al. 2008).

Cuando las presas se encuentran en parches, un predador puede realizar una búsqueda sistemática o correlacionada al azar “CRW” (del Inglés, Correlated Random Walk) para interceptarlas, lo cual es conveniente cuando el rango de percepción del individuo es estrecho o cuando la ubicación de las presas es impredecible en el espacio y el tiempo (Kareiva y Shigesada 1983; Johnson et al. 1992; Zollner y Lima 1999; Hawkes 2009). Sin embargo, cuando el predador puede adquirir información adicional sobre la ubicación de su presa, ya sea a través de claves proporcionadas por el ambiente, información proveniente de otros individuos o por experiencias pasadas, pueden desplegar otros tipos de comportamiento tales como la Búsqueda Restringida en un Área (Area Restricted Search, ARS) (Kareiva y Odell 1987; Davoren et al. 2003; Muller y Fagan 2008; Fauchald 2009). Este tipo de comportamiento implica un incremento en el tiempo invertido en cierta parte de la trayectoria y ha sido descrito para varias especies de aves marinas. Algunas de estas aves realizan búsquedas a gran escala, tales como los albatros y los petreles, y otras a pequeña o mediana escala, tales como el Alcatraz de El Cabo (*Morus bassanus*), Cormorán Guanay (*Phalacrocorax bougainvilli*) y los piqueros o “boobies” (*Sula* sp.) (Fritz et al. 2003; Suryan et al. 2006;

Pinaud y Weimerskirch 2007; Hamer et al. 2009; Weimerskirch et al. 2009; Zavalaga et al. 2010).

Un viaje de alimentación dado resulta de una interacción predador-presa dentro de un contexto ecológico. Además, depende de la habilidad del predador de poder ajustar su comportamiento frente a los cambios que puedan ocurrir en el sistema donde está inmersa su presa (Perry y Pianka 1997; Fauchald y Tverra 2003; Fauchald 2009; Hamer et al. 2009). El comportamiento está determinado en parte por la estabilidad del sistema, la abundancia de presas e incluso el nivel de saciedad del predador (Zollner y Lima 1999; Bailleul et. al 2008; Quillfeldt et al. 2011). A su vez, las diferencias entre sexos en cuanto a las áreas / profundidades utilizadas, la edad de los individuos y la información proveniente de otras aves también afectan dicho comportamiento (Lewis et al. 2002; Pinaud y Weimerskirch 2002; Daunt et al. 2007; Weimerskirch et al. 2010, Gómez Laich et al. 2012).

El Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) es un ave marina que busca su alimento en el mar en un área comprendida dentro de un radio de 50 km de la colonia. El objetivo del presente trabajo es analizar los movimientos que realizan individuos reproductores de Cormorán Imperial de la colonia de Punta León mientras buscan alimento con el fin de: 1) determinar la existencia de comportamiento de ARS y, de ser así, si existen ARS anidados dentro de las áreas de ARS más grandes; 2) caracterizar las áreas de ARS y 3) determinar si se pueden distinguir diferentes estrategias de búsqueda en base a las características que presentan los viajes de alimentación.

METODOLOGÍA

La recolección de datos se realizó durante el período reproductivo (noviembre) de 2004, 2005, 2007 y 2008 en la colonia de Cormorán Imperial de Punta León (42°05'S; 64°30'O, **Fig. 2** del Capítulo I). Cuarenta y seis individuos reproductores fueron equipados con dispositivos GPS (95 x 48 x 24 mm; peso < 75g) (GPSlog, Earth and Ocean Technologies, Kiel, Alemania) adheridos a las plumas del dorso del animal con cinta tessa (Wilson et al. 1997). Para cada individuo se registró un viaje de alimentación (cinco hembras y siete machos en 2004, seis machos y ocho hembras en 2005, tres machos y cinco hembras en 2007 y cuatro machos y ocho hembras en 2008). A partir de la información de las posiciones adquiridas con una frecuencia de un dato por segundo es posible distinguir cuando los individuos estaban volando, flotando o buceando (siguiendo Quintana et al. 2011). Cuando se obtuvo más de un viaje de un individuo dentro del día en el que tenía el dispositivo, sólo se utilizó el primero.

Las posiciones de GPS se transformaron de coordenadas geográficas a una proyección UTM y fueron ajustadas para obtener una distancia uniforme de 5m entre posiciones a fin de evaluar la presencia de Búsqueda Restringida en un Área (ARS) (ver Hamer et al. 2009). Luego se evaluó la presencia de ARS en los viajes por medio de un análisis de “first – passage time” utilizando los paquetes adehabitat y ade4 en R 2.9.1 (R CRAN project). Este análisis permite medir el tiempo que tarda el individuo en atravesar un círculo de determinado tamaño para cada posición del viaje. La evaluación se realizó con círculos a escala grande = 0-10000 m cada 100 m y a escala pequeña = 0-1000 m cada 10 m. La metodología para identificar las escalas de búsqueda se realizó siguiendo a Fauchald y Tverra (2003).

A partir de la información de first passage time se determinó la existencia de búsquedas a escalas menores de ARS anidadas en ARS más grandes, el número de buceos antes y dentro del ARS y la profundidad media de estas áreas utilizando una grilla de batimetría de 1,852 km de resolución (GEBCO 2003). Cuando fue identificada más de un área de ARS para un viaje, sólo se tomó en cuenta la más grande para determinar la escala de búsqueda. Se determinó la distancia de la colonia al área ARS, la proporción de buceos antes y durante, al igual que la distancia entre el último buceo antes del ARS y el área de ARS también se determinó. Se estimó el coeficiente de correlación entre la escala de búsqueda y los siguientes parámetros: el área ARS y el porcentaje de buceos antes y durante ARS. También se evaluó la relación entre la distancia máxima alcanzada y la distancia al área de ARS, al igual que entre la profundidad y la duración de los buceos.

A su vez, se calcularon los siguientes parámetros: porcentaje de tiempo dedicado al vuelo y al buceo, índice de sinuosidad (distancia máxima sobre la distancia total: D/L , Benhamou 2004), el área cubierta sobre la distancia máxima, frecuencia de aterrizajes y distancia de la colonia al primer buceo (excluyendo los baños realizados cerca de la colonia previos al viaje de alimentación). Se realizó un análisis de conglomerados o "clusters" sobre las siguientes variables estandarizadas: duración de viaje, distancia máxima, sinuosidad (D/L), porcentaje de tiempo de vuelo y buceo, duración de buceos promedio, área total / distancia máxima, distancia de la colonia al primer buceo y frecuencia de aterrizajes. Se seleccionaron aquellas variables con menos de 50% de similitud entre sí para reducir la redundancia de los datos y luego se realizó un análisis de conglomerados utilizando las variables seleccionadas. Los grupos de viajes resultantes (con más de un 50% de similitud entre sí) fueron descritos a partir de las características en común y las escalas de búsqueda. Dentro de cada grupo fueron

excluidos los individuos sin ARS de los cálculos de escala de búsqueda promedio, porcentaje de buceos dentro del ARS y distancia del último buceo al área de ARS.

Se construyeron Modelos Lineales Generales (MLG) para determinar el efecto del sexo, el año y su interacción sobre la profundidad de las áreas de ARS. Fueron evaluados el efecto del sexo (Mann-Whitney) y año (Kruskal-Wallis) para los siguientes parámetros: distancia máxima, duración del viaje, escala de búsqueda, distancia al área de ARS, distancia entre el último buceo y el área de ARS y profundidad del área de ARS. Se utilizó el test de rangos de Spearman para evaluar si existía correlación entre los parámetros. El análisis se realizó en STATISTICA 7.0 (significancia con $P < 0,05$). El análisis de conglomerados se realizó utilizando el Método de Unión Completa ("Complete Linkage Method") con el coeficiente de correlación de Pearson como medida de distancia (con un nivel de agrupamiento al 50% de similitud) en MINITAB 13.3. En todos los casos fueron calculados los promedios \pm desvío estándar (DE).

RESULTADOS

Se obtuvieron viajes de alimentación de 18 machos y 28 hembras de Cormorán Imperial equipados con GPS en 2004, 2005, 2007 y 2008. Los cormoranes comenzaron su viaje en dirección noreste a sudoeste, alcanzando distancias máximas promedio de 28 ± 11 km de la colonia, sin diferencias entre géneros o años (Test U de Mann-Whitney, $Z_{1,45} = -0,43$; $P = 0,67$ y Kruskal-Wallis $H_{3,45} = 3,38$; $P = 0,34$). En promedio, la duración de los viajes fue mayor en las hembras que en los machos ($6,3 \pm 1,9$ h vs. $5,3 \pm 1,6$ h) ($Z_{1,45} = 2,23$; $P = 0,03$).

Áreas de ARS

A partir del análisis de “first passage time”, se detectaron áreas de ARS en 43 de los 46 viajes (ejemplo en **Fig. 1**). Las escalas de ARS fueron de 25 m a 6 km (promedio 1.668 ± 1.502 m), y los individuos utilizaron una, dos o incluso tres escalas de búsqueda durante el viaje. Las áreas de ARS resultantes difirieron en tamaño y en el tiempo que los individuos permanecieron en ellas (aproximadamente $3,1 \text{ km}^2$ y 2 horas en el ejemplo de la **Fig. 1**). Las áreas ARS estuvieron en el rango de 5.000 m^2 y $33,1 \text{ km}^2$ y los individuos permanecieron entre 2 y 326 minutos en ellas. Las escalas de búsqueda, la distancia de la colonia al área de ARS, y del último buceo al área de ARS, como así también el porcentaje de buceos antes y durante las ARS no difirieron entre sexos ni años (**Tabla 1**). Un total de 84 áreas fueron identificadas para estos cuarenta y tres individuos ya que algunos buscaron intensamente en hasta tres lugares distintos.

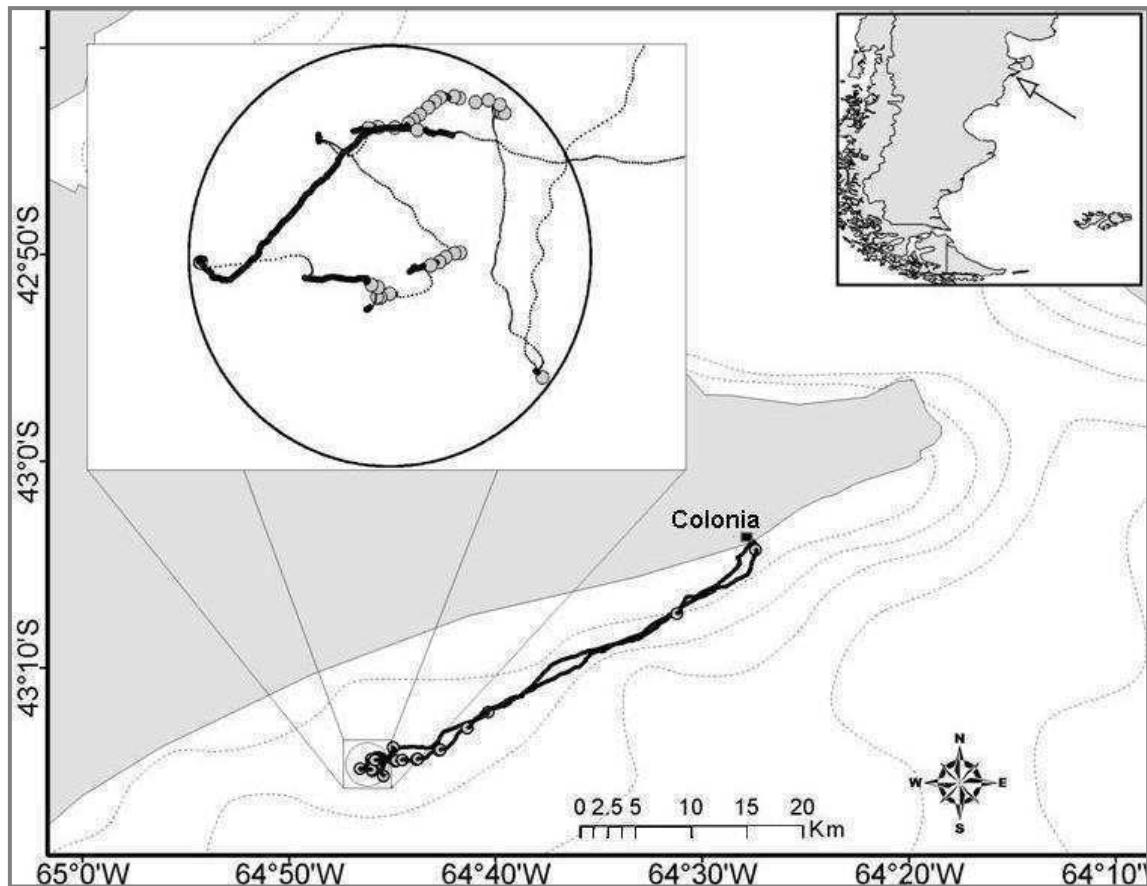


Figura 1. Viaje de alimentación de un Cormorán Imperial *Phalacrocorax atriceps* de la colonia de Punta León en 2008. En la figura ampliada las líneas punteadas indican vuelo, líneas gruesas flotación y círculos grises buceos. Área de ARS indicada con círculo. Isobata de 15 m indicada con línea punteada en mapa a menor escala. La colonia de Punta León también está indicada en el mapa.

Tabla 1. Características de los viajes de alimentación de 43 Cormoranes Imperiales (*Phalacrocorax atriceps*) de Punta León que presentaron Búsquedas Restringidas a un Área (ARS). Se muestran z , H y valores de P de las comparaciones entre sexos (17 machos y 26 hembras, test U de Mann-Whitney) y años (2004, 2005, 2007 y 2008, test de Kruskal-Wallis).

Variable	Promedio \pm DE	Sexo	Año
Escala de búsqueda (km)	$1,7 \pm 1,5$	$z_{1,42} = -0,87$ $P = 0,87$	$H_{3,42} = 3,14$ $P = 0,37$
Distancia al área de ARS (km)	27 ± 11	$z_{1,42} = -0,12$ $P = 0,90$	$H_{3,42} = 4,09$ $P = 0,25$
Distancia entre buceo previo y área de ARS (km)	4 ± 5	$z_{1,42} = -0,12$ $P = 0,90$	$H_{3,42} = 2,88$ $P = 0,41$
% buceos antes de ARS	27 ± 17	$z_{1,42} = 0,41$ $P = 0,68$	$H_{3,42} = 1,21$ $P = 0,75$
% buceos durante ARS	51 ± 29	$z_{1,42} = -1,17$ $P = 0,24$	$H_{3,42} = 0,91$ $P = 0,82$

ARS anidado

En 22 individuos (13 machos y 9 hembras) se detectó una segunda escala de búsqueda inserta en una de mayor escala (4 de 11 en 2004, 8 de 12 en 2005, 5 de 8 en 2007 y 5 de 12 en 2008). Durante estos viajes por lo menos dos áreas de ARS fueron identificadas cuya escala fue menor (promedio de escala: 413 ± 497 m, $n = 27$) dentro de una de mayor escala (promedio de escala: 2.600 ± 1.760 m, $n = 23$). Aquellos individuos sin ARS anidado presentaron escalas de búsqueda intermedias (promedio escala: 939 ± 1.044 m, $n = 34$).

Escalas de ARS

Las escalas de ARS se correlacionaron positivamente con el tamaño de las áreas de ARS (Índice de correlación de Spearman $r_s = 0,83$; $P < 0,005$), pero no con la profundidad del área ($r_s = 0,02$; $P = 0,84$). Estas escalas también estuvieron correlacionadas positivamente con el número de buceos realizados adentro del área ($r_s = 0,53$; $P < 0,005$) pero no con su duración ($r_s = -0,17$; $P = 0,11$).

En los viajes con ARS ($n = 43$), la distancia al área de ARS más grande estuvo altamente correlacionada con la distancia máxima alcanzada ($r_s = 0,99$; $P < 0,01$) y estas áreas estuvieron en las distancias máximas alcanzadas en el 72% de los viajes. Sin embargo, la distancia al área de ARS no se correlacionó con la escala de búsqueda ($r_s = 0,24$; $P = 0,12$). La escala utilizada estuvo correlacionada negativamente con el porcentaje de buceos realizados antes y positivamente con el porcentaje de buceos

realizados durante las ARS (antes de ARS $r_s = -0,38$; $P = 0,01$ y durante ARS $r_s = 0,60$; $P < 0,01$).

La profundidad de las áreas ARS estuvo entre 1 y 60 m y la duración de los buceos dentro de estas áreas estuvo correlacionada positivamente con la profundidad ($r_s = -0,40$; $P < 0,01$; $n = 84$). La profundidad promedio no difirió entre sexos o años, pero hubo un efecto de la interacción sexo y año (MLG sexo $F_{1,38} = 3,64$; $P = 0,06$; año $F_{3,38} = 1,03$; $P = 0,39$; y sexo*año $F_{3,38} = 3,20$; $P = 0,03$). En 2004, la profundidad promedio de las áreas ARS fue 28 ± 16 m sin diferencias entre sexos (Mann-Whitney $z_{1,11} = 1,70$; $P = 0,09$) aunque la mayoría de las hembras buscaron intensivamente en el rango de 30 a 45 m. En 2005, los machos bucearon en aguas de una profundidad promedio de 36 ± 21 m y las hembras de 8 ± 6 m (Mann-Whitney $z_{1,12} = 2,24$; $P = 0,02$). En 2007, la profundidad promedio de estas áreas fue de 34 ± 9 m, sin diferencias significativas entre sexos (Mann-Whitney $z_{1,8} = 0,60$; $P = 0,55$), aunque la mayoría de las hembras buscaron en aguas de una profundidad del rango de 45 a 60 m. En 2008, la profundidad promedio de las áreas de ARS fue de 28 ± 16 m, sin diferencias entre sexos (Mann-Whitney $z_{1,12} = 0,17$; $P = 0,87$). En general, las hembras utilizaron un rango más estrecho de profundidades que los machos en cada año. La localización de las áreas de ARS también difirió entre años.

Comportamientos de búsqueda

A partir del análisis de conglomerados se seleccionaron siete variables con baja correlación entre sí. Un nuevo análisis de conglomerados con dichas variables identificó

cuatro tipos de comportamiento (**Tabla 2, Fig. 2**). En base a la escala de búsqueda y características de los viajes se clasificaron de la siguiente manera:

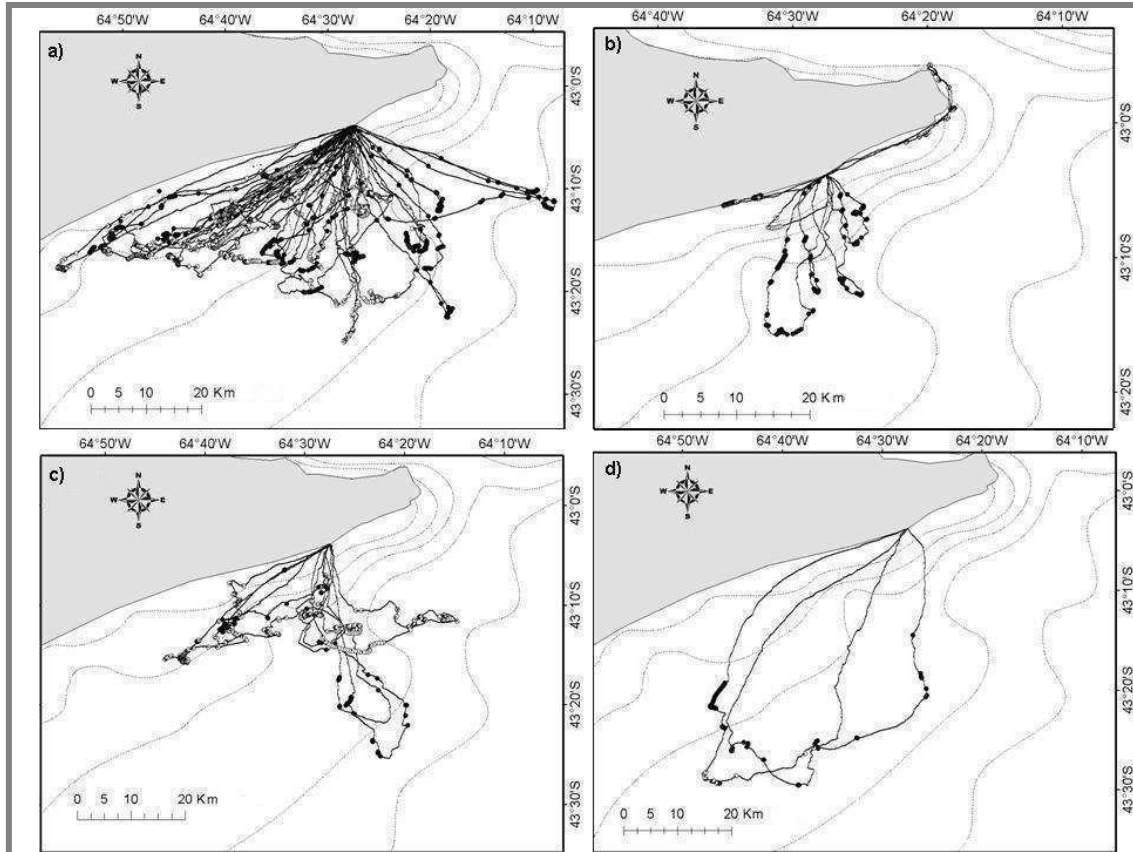


Figura 2. Viajes de alimentación de Cormorán Imperial clasificados a partir de un análisis de conglomerado en: **a)** viajes directos cortos; **b)** viajes directos largos; **c)** viajes con vuelos al azar, **d)** viajes en círculo amplio. Buceos de machos indicados con (●) y hembras con (○).

a) Viajes directos cortos:

Cuatro machos y 3 hembras pertenecieron a este grupo (15% de los individuos). Para un macho y dos hembras este fue el segundo viaje del día. Los individuos viajaron distancias cortas hasta las áreas de alimentación donde bucearon con una frecuencia de 27 ± 18 buceos por hora a una profundidad promedio de 19 ± 19 m. Los viajes se caracterizaron por su corta duración donde el mayor porcentaje de tiempo se invirtió en

bucear. Las escalas de búsqueda fueron de un rango amplio (25 a 2.929 m) pero más de un 71% de estas escalas estuvieron en el rango de 100 a 500 m (**Fig. 2 a**).

b) Viajes directos largos:

Once machos y 20 hembras pertenecieron a este grupo (67% de los individuos). Los viajes fueron a una distancia mayor de la colonia, generalmente la máxima alcanzada (tiempo en el área de ARS: $2,5 \pm 1,5$ h). Los individuos realizaron menos buceos pero estos fueron más largos. El mayor porcentaje de buceos se realizó en el área de ARS, con pocos buceos antes y después. Este grupo presentó la escala de búsqueda más grande en promedio y la mayoría de los individuos (19 de 30) presentaron más de una escala, con el área más pequeña (escala 391 ± 504 m, $n = 24$) anidada en la de mayor tamaño (escala 2.521 ± 1.571 m, $n = 23$). Durante la fase previa a la de búsqueda intensiva se intercalaron buceos aislados con vuelos en dirección directa al área de ARS sin grandes modificaciones de rumbo durante el vuelo. Las escalas de búsqueda cubrieron un rango amplio, aunque el 37% de los viajes tuvieron escalas en el rango de 1.000 a 2.500 m (**Fig. 2 b**).

c) Viajes con vuelos al azar:

Dos machos y cuatro hembras hicieron viajes de este tipo (13% de los individuos). Presentaron las trayectorias más sinuosas (D/L bajo) y escalas de ARS más bajas en promedio (dos individuos sin ARS detectables). Los individuos flotaron durante un porcentaje elevado del tiempo y realizaron muchos buceos pero una proporción baja de

ellos dentro de las áreas de ARS. El 50% de estos viajes presentaron escalas de búsqueda menores a los 100 m y la más grande fue de 700 m (**Fig. 2 c**).

d) Viajes en círculo amplio:

Un macho y una hembra realizaron estos viajes (4% de los individuos). Las trayectorias cubrieron las áreas más amplias relativas a la distancia máxima que alcanzaron. Los individuos invirtieron la mayor proporción del tiempo en volar y una proporción baja en el buceo. Las escalas de búsqueda se mantuvieron en el rango de 100 a 500 m. La frecuencia de aterrizajes fue la más baja y la duración de los viajes la mayor (promedio: $8,3 \pm 0,4$ h). La duración de los buceos promedio fue la más corta (**Fig. 2 d**).

Tabla 2. Características de los tipos de búsqueda de Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en las temporadas 2004, 2005, 2007 y 2008, identificados a partir de un análisis de conglomerados. m: macho, h: hembra. Número de individuos indicado entre paréntesis.

	Cluster 1		Cluster 2		Cluster 3		Cluster 4	
Descripción	Viajes directos cortos		Viajes directos largos		Viajes con vuelos al azar		Viajes en círculo amplio	
Sexo	m (4)	22%	m (11)	61%	m (2)	11% _a	m (1)	6%
	h (3)	11%	h (20)	71% _a	h (4)	14% _a	h (1)	4%
Año	2004 (1)	8,3%	2004 (9)	75%	2004 (1)	8,3% _a	2004 (1)	8,3%
	2005 (3)	21,4%	2005(10)	71,4% _a	2005 (1)	7,1% _a	2005	0%
	2007 (2)	25%	2007 (5)	62,5%	2007	0%	2007(1)	12,5%
	2008 (1)	8,3%	2008 (7)	58,3%	2008 (4)	33,3%	2008	0%
Duración del viaje (h)	$3,6 \pm 1,7$		$5,9 \pm 1,2$		$7,9 \pm 2,0$		$8,3 \pm 0,4$	
Moda de rango de escala (km)	[0,1 – 0,5]		[1 – 2,5]		[0 – 0,1]		[0,1 – 0,5]	
Promedio de escala de búsqueda (km)	$0,9 \pm 1,1$		$2,1 \pm 1,5$		$0,4 \pm 0,3$		$0,4 \pm 0,1$	
n con ARS anidado/total	3 / 7		19 / 31		0 / 6		0 / 2	
Distancia máxima (km)	15 ± 5		29 ± 9		26 ± 8		52 ± 3	
% volando	26 ± 15		24 ± 14		20 ± 11		46 ± 28	
% buceando	41 ± 15		30 ± 8		24 ± 11		16 ± 9	
% flotando	33 ± 8		47 ± 11		56 ± 15		38 ± 19	
n total de buceos	142 ± 107		77 ± 42		114 ± 34		135 ± 14	
% buceos en	44 ± 35		57 ± 25		27 ± 44		18 ± 12	

ARS				
Duración de buceos promedio (min)	1,2 ± 0,7	1,6 ± 0,6	1,0 ± 0,5	0,6 ± 0,3
Distancia del último buceo previo al ARS (km)	2 ± 2	4 ± 6	4 ± 4	3 ± 1
Aterrizajes por hora	3 ± 1	2 ± 1	3 ± 1	2 ± 1

^a incluye a un individuo sin ARS detectable.

DISCUSIÓN

La mayoría de los Cormoranes Imperiales de Punta León realizaron búsquedas restringidas en un área (ARS), buscando a escalas de pequeñas a medias. Dichas áreas generalmente estuvieron a la distancia máxima que alcanzaron los individuos y en el 47% de los viajes hubo dos escalas de búsqueda, con la más pequeña anidada en un área de mayor escala. Las escalas de búsqueda estuvieron correlacionadas al tamaño del área de ARS y al número de buceos antes y dentro del área, demostrando la existencia de una relación entre el comportamiento de búsqueda y la ocurrencia de buceos. Sin embargo, las escalas de búsqueda no presentaron relación con la ubicación de las áreas de ARS y la escala de búsqueda utilizada no estuvo relacionada ni con el sexo ni el año. Ambos sexos presentaron los cuatro tipos de comportamiento: viajes directos cortos, viajes directos largos, viajes con vuelos al azar y en círculos amplios, y no hubo diferencias significativas entre años.

Aquellos individuos que presentaron comportamiento de ARS incrementaron su inversión de tiempo en una parte de su trayectoria de búsqueda donde bucearon reiteradas veces. Dado el esfuerzo que implica la obtención de presas para esta especie (Shepard et al. 2009), un incremento en la cantidad de buceos en un lugar particular

puede ser necesario para que tengan éxito, por lo que la ausencia de ARS asociado a buceos podría estar indicando que el individuo no logró encontrar presas en esa ocasión. La mayoría de los viajes tuvieron ARS y las escalas de búsqueda estuvieron ligadas a cómo pero no a dónde los individuos realizaron la búsqueda.

La orientación hacia las presas está determinada por la decodificación de claves ambientales o por la detección directa de presas, pero en ambos casos la escala de búsqueda debe estar ligada al rango de percepción del individuo (Olden et al. 2004). Dado que los cormoranes dependen por lo menos en parte de su visión para detectar a las presas, el rango máximo de percepción debe estar determinado parcialmente por el rango visual que tengan por encima y dentro del agua (White et al. 2008; Elliott et al. 2009). Bajo la superficie pueden estar utilizando también otros mecanismos para detectar presas en el plano vertical y horizontal ya que algunas presas tienen coloración críptica o pueden esconderse en el substrato del lecho marino. El uso de más de una escala de búsqueda anidadas indica un nivel superior de complejidad en el comportamiento de búsqueda lo cual es ventajoso si las presas se encuentran en un ambiente estable como el que compone el área de estudio (Acha et al. 2004; Rivas et al. 2006).

Las escalas de búsqueda reflejan los mecanismos de orientación del predador y también el tipo y distribución de la presa (Pinaud y Weimerskirch 2007; Mueller y Fagan 2008; Fauchald 2009). Si la presa es abundante y se distribuye en parches estables, el predador puede localizar dichos parches utilizando el componente de memoria de su comportamiento producto de sucesos pasados exitosos (Fauchald et al. 2000; Fauchald y Erikstad 2002; Cook et al. 2005; Fauchald y Tverra 2006). En ese caso, el éxito estará ligado al éxito en eventos anteriores (Pinaud y Weimerskirch 2005; Fauchald 2009). Los viajes directos cortos y largos, con sus vuelos en dirección casi

rectilínea al área de ARS surgen de la combinación de mecanismos que involucran la memoria junto con mecanismos de percepción. La presa más consumida por los cormoranes en este lugar (según Malacalza et al. 1994) son peces demersales *Raneya brasiliensis* y *Triathalassothia argentina* y en menor medida las especies más costeras *Riberoclinus eigenmanni* y *Agonopsis chiloensis*. Todas las especies están ligadas en diferente grado al lecho marino (Fishbase) y por lo tanto los individuos podrían buscar a ciertas profundidades o en ciertos sustratos donde sea más probable encontrarlos.

Si los individuos no utilizan mecanismos ligados a la memoria para orientarse hacia la fuente de alimento, la manera más efectiva de encontrar presas que se distribuyen en parches en forma aleatoria es con una trayectoria casi recta como ocurre con los círculos amplios (Zollner y Lima 1999; Benhamou 2004; Pinaud y Weimerskirch 2007; Zavalaga et al. 2010). Los viajes identificados como en círculos amplios presentaron escalas de búsqueda menores a los viajes directos a pesar de realizarse a mayor distancia máxima de la colonia. En este caso los individuos podrían estar buscando presas sin información previa para localizarlas, ya sea porque los parches son dinámicos o no se encontraron parches estables. Algunos individuos de la colonia se alimentan de merluza (*Merluccius hubbsi*) una especie pelágica que migra cerca de la costa a desovar en el verano (Pájaro et al. 2005). De ser merluza la presa que buscan, un círculo amplio permitiría cubrir la mayor área posible incrementando las chances de encontrarla.

Las escalas de búsqueda que dependen de la percepción del individuo pueden disminuir cuando perciben información proveniente de otros individuos co-específicos o no, que se alimenten de esa presa (Davoren et al. 2003; Weimerskirch et al. 2010). La visualización de otras aves que vuelan hacia o desde las áreas de alimentación puede dar información útil al resto. Los individuos que realizan vuelos al azar presentan escalas de búsqueda pequeña, o inexistentes, lo cual podría indicar un comportamiento oportunista,

especialmente cuando realizan búsquedas cerca de la colonia. La anchoíta *Engraulis anchoita* es un pez pelágico que migra hacia la región de la colonia de Punta León en noviembre y representa un ítem importante en la dieta de los cormoranes en ese momento (Malacalza et al. 1994). Esta presa es altamente móvil y se concentra en cardúmenes superficiales distribuidos al azar, se generan grandes ensambles de múltiples especies de aves marinas que de ella se alimentan.

La búsqueda de alimento es costosa para el individuo (Wilson et al. 2006) por lo que se espera que intenten optimizarla de alguna manera (Charnov 1976; Perry y Pianka 1997). Durante los viajes directos largos los individuos podrían estar maximizando la energía obtenida, ya sea en cantidad o calidad del alimento (González Miri y Malacalza 1999), más lejos de la colonia con un gasto mayor en tiempo y energía para conseguirla. Los individuos que realizan viajes directos cortos que tuvieron duraciones más breves y áreas cubiertas más pequeñas, minimizan el tiempo invertido. Esta estrategia sería ventajosa cuando las presas son abundantes cerca de la colonia pero podría generar competencia y, a largo plazo, una carencia de presas cercanas a la colonia (Ashmole 1963; Gaston et al. 2007). En los casos en que se realizó un segundo viaje, éste siempre fue un viaje directo corto donde el tiempo sería el factor limitante para la búsqueda de alimento. Los individuos podrían estar alimentándose de poliquetos y moluscos o crustáceos y pequeños peces. Las búsquedas con vuelos no dirigidos o con vuelos al azar serían esperables si las presas buscadas estuvieran en parches de localización impredecible o si las aves no cuentan con información previa, en cuyo caso podrían estar utilizando información proveniente de otros individuos para encontrar a las presas, pero dicha información podría estar desactualizada, por ejemplo, si el cardumen se desagregó o se desplazó. Los viajes en círculo amplio son una forma efectiva de

maximizar el área cubierta durante la búsqueda si no se tiene otra información sobre la localización de las presas.

El tamaño de las escalas de ARS está ligado a la especie de ave marina y a las características oceanográficas del ambiente, y hay algunas que buscan a gran escala tales como los albatros y los petreles (Fritz et al. 2003; Suryan et al. 2006; Pinaud y Weimerskirch 2007). Han sido descritas distintas estrategias de búsqueda dentro de una población, tales como vigilia o “sit and wait” y búsqueda en vuelo o “foraging in flight” en el Albatros Pico Fino (*Thalassarche chlororhynchos*), viajes cortos y largos en el Petrel Antártico (*Thalassoica antarctica*) y la Pardela Grande (*Calonectris diomedea*), o la utilización de retorno directo o “direct return” y viajes circulares o “loop shaped trips” en Cormorán Guanay (*Phalacrocorax bougainvilli*) y el Alcatraz Piquero (*Sula variegata*) (Pinaud y Weimerskirch 2005; Fauchald y Tverra 2006; Weimerskirch et al. 2007 y 2010; Paiva et al. 2010; Zavalaga et al. 2010). La coexistencia de varias estrategias dentro de una población puede producir un efecto estabilizador en el ambiente oceánico, reduciendo la competencia inter e intraespecífica, ya sea por la diversidad de los comportamientos como por la búsqueda de distintos tipos de presas. Los predadores ajustan su comportamiento al sistema donde están inmersas sus presas y mientras mayor sea el área disponible, más grande será el efecto estabilizador producto de esta diversidad de comportamientos (Fauchald 2009; Weimerskirch et al. 2010). Los cuatro tipos de comportamiento identificados en este estudio se dieron en distintos años y en ambos sexos, reforzando la idea que existe variabilidad poblacional en el comportamiento. A pesar de no existir diferencias significativas entre sexos, las hembras utilizaron un rango más estrecho de profundidades que los machos dentro de cada año. Más estudios son necesarios para determinar si los distintos comportamientos están ligadas al tipo de presa que consumen

(Tremblay et al. 2005; Garthe et al. 2006; Elliott et al. 2008) y su distribución (Fauchald et al. 2000; Garthe et al. 2007; Hamer et al. 2009), al momento dentro del período reproductivo o a las características individuales tales como la experiencia reproductiva (Cook et al. 2005; Daunt et al. 2007; Weimerskirch et al. 2010) y condición física (Fauchald y Tverra 2003; Woo et al. 2008). A su vez, es de interés determinar la consistencia que presentan los individuos en su comportamiento en el tiempo y a partir de ello inferir la plasticidad que podrían tener frente a cambios que podrían producirse en el ambiente.

CONCLUSIONES

La mayoría de los Cormoranes Imperiales reproductores que fueron equipados con GPS en Punta León realizaron búsquedas restringidas en un área (ARS) y se pudieron diferenciar cuatro tipos de comportamiento de búsqueda a partir de los parámetros extraídos de los viajes de alimentación: viajes directos cortos y largos, viajes con vuelos al azar y vuelos en círculos amplios. Hubo variabilidad entre los comportamientos desplegados por los individuos, ambos sexos estuvieron representados en cada tipo de búsqueda y no se detectaron diferencias entre años para la mayoría de los parámetros estimados.

REFERENCIAS

- Acha E. M., Mianzan H. W., Guerrero R. A., Favero M., Bava J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* 44: 83-105.
- Angelier F., Shaffer S. A., Weimerskirch H., Trouvé C., Chastel O. 2007. Corticosterone and foraging behaviour in a Pelagic Seabird. *Physiological and Biochemical Zoology* 80: 283-292.
- Ashmole N. P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103: 458-473.
- Bailleul F., Pinaud D., Hindell M., Charrassin J. B., Guinet C. 2008. Assessment of scale-dependent foraging behaviour in southern elephant seals incorporating the vertical dimension: a development of the First Passage Time method. *Journal of Animal Ecology* 77: 948-957.
- Benhamou S. 2004. How to reliably estimate the tortuosity of an animal's path: straightness, sinuosity, or fractal dimension? *Journal of Theoretical Biology* 229: 209-220.
- Cook T. R., Cherel Y., Tremblay Y. 2005. Foraging tactics of chick-rearing Crozet shags: individuals display repetitive activity and diving patterns over time. *Polar Biology* 29: 562-569.
- Charnov E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- Daunt F., Wanless S., Harris M. P., Money L., Monaghan P. 2007. Older and wiser: Improvements in breeding success are linked to better foraging performance in European shags. *Functional Ecology* 21: 561-567.
- Davoren G. K., Montevecchi W. A., Anderson J. T. 2003. Distributional patterns of a marine bird and its prey: habitat selection based on prey and conspecific behaviour. *Marine Ecology Progress Series* 256: 229-242.
- Elliott K. H., Woo K., Gaston A. J., Benvenuti S., Dall'Antonia A. L., Davoren, G. K. 2008. Seabird foraging behaviour indicates prey type. *Marine Ecology Progress Series* 354:289-303.
- Elliott K. H., Bull R. D., Gaston A. J., Davoren G. K. 2009. Underwater and above-water search patterns of an Arctic seabird: reduced searching at small spatio-temporal scales. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 63: 1773-1785.
- Fauchald, P. 2009. Spatial interaction between seabirds and prey: review and synthesis. *Marine Ecology Progress Series* 391: 139-151.
- Fauchald P., Erikstad K. E. 2002. Scale-dependant predator-prey interactions: the aggregative response of seabirds to prey under variable prey abundance and patchiness. *Marine Ecology Progress Series* 231: 279-291.
- Fauchald P., Erikstad K. E., Skarsfjord H. 2000. Scale-dependent predator-prey interactions: The hierarchical spatial distribution of seabirds and prey. *Ecology* 81: 773-783.
- Fauchald P., Tveraa T. 2003. Using first-passage time in the analysis of area-restricted search and habitat selection. *Ecology* 84: 282-288.
- Fauchald P., Tveraa T. 2006. Hierarchical patch dynamics and animal movement pattern. *Oecologia* 149: 383-395.
- Fishbase, www.fishbase.org, accedido en noviembre 2012.

- Fritz H., Said S., Weimerskirch H. 2003. Scale-dependant hierarchical adjustments of movement patterns in a long-range foraging seabird. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 270: 1143-1148.
- Garthe S., Montevecchi W. A., Chapdelaine G., Rail J. F., Hedd A. 2006. Contrasting foraging tactics by northern gannets (*Sula bassana*) breeding in different oceanographic domains with different prey fields. *Marine Biology* 151: 687-694.
- Garthe S., Montevecchi W. A., Davoren G. K. 2007. Flight destinations and foraging behavior of northern gannets (*Sulla bassana*) preying on a small forage fish in a low-Arctic ecosystem. *Deep-Sea Research Part II* 54: 311-320.
- Gaston A. J., Ydenberg R. C., Smith G. E. J. 2007. Ashmole's halo and population regulation in seabirds. *Marine Ornithology* 35: 119-126.
- GEBCO 2003, http://www.gebco.net/data_and_products/gridded_bathymetry_data/ accedido en noviembre 2012.
- González 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.
- Gómez Laich A., Quintana F., Shepard E. L. C., Wilson R. P. 2012. Intersexual differences in the diving behaviour of Imperial Cormorants. *Journal of Ornithology* 153: 139-147.
- Hamer K. C., Humphreys E. M., Magalhães M. C., Garthe S., Hennicke J., Peters G., Gremillet D., Skov H., Wanless S. 2009. Fine-scale foraging behaviour of a medium-ranging marine predator. *Journal of Animal Ecology* 78: 880-889.
- Hawkes C. 2009. Linking movement behaviour, dispersal and population processes: is individual variation a key? *Journal of Animal Ecology* 78: 894-906.
- Johnson A. R., Wiens J. A., Milne B. T., Crist T. O. 1992. Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology* 7: 63-75.
- Kareiva P., Odell G. 1987. Swarms of predators exhibit 'preytaxis' if individual predators use area-restricted search. *American Naturalist* 130: 233-270.
- Kareiva P. M., Shigesada N. 1983. Analyzing insect movement as a correlated random walk. *Oecologia* 56: 234-238.
- Lewis S., Benvenuti S., Dall'Antonia A. L., Griffiths R., Money L., Sherratt T. N., Wanless S., Hamer K. C. 2002. Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 269: 1687-1693.
- Malacalza V. E., Poretti T. I., Bertellotti N. M. 1994. La dieta de *Phalacrocorax albiventer* en Punta León (Chubut, Argentina) durante la temporada reproductiva. *Ornitología Neotropical* 5: 91-97.
- Mueller T., Fagan W. F. 2008. Search and navigation in dynamic environments-from individual behaviors to population distributions. *Oikos* 117: 654-664.
- Orians, G. H., Pearson N. E. 1979. On the theory of central place foraging. Pages 154-177 in *Analysis of ecological systems* (Horn, D. J., Mitchell R. D., Stairs G. R. Eds). Ohio State University Press, Columbus.
- Olden J. D., Schooley R. L., Monroe J. B., Poff N. L. 2004. Context-dependent perceptual ranges and their relevance to animal movements in landscapes. *Journal of Animal Ecology* 73: 1190-1194.
- Paiva V. H., Gerales P., Ramírez I., Garthe S., Ramos J. A. 2010. How area restricted search of a pelagic seabird changes while performing a dual foraging strategy. *Oikos* 119: 1423-1434.
- Pájaro M., Macchi G. J., Martos P. 2005. Reproductive pattern of the Patagonian stock of Argentine hake (*Merluccius hubbsi*). *Fisheries Research* 72: 97-108.

- Perry G., Pianka E. R. 1997. Animal foraging: past, present and future. *TREE* 12: 360-364.
- Pinaud D., Weimerskirch H. 2002. Ultimate and proximate factors affecting the breeding performance of a marine top-predator. *Oikos* 99: 141-150.
- Pinaud D., Weimerskirch H. 2005. Scale-dependant habitat use in a long-ranging central place predator. *Journal of Animal Ecology* 74: 852-863.
- Pinaud D., Weimerskirch H. 2007. At-sea distribution and scale-dependent foraging behaviour of petrels and albatrosses: a comparative study. *Journal of Animal Ecology* 76: 9-19.
- Quillfeldt P., Schroff S., van Noordwijk H. J., Michalik A., Ludynia K., Masello J. F. 2011. Flexible foraging behavior of a sexually dimorphic seabird: large males do not always dive deep. *Marine Ecology Progress Series* 428: 271-287.
- Quintana F., Wilson R., Dell'Arciprete P., Shepard E., Gómez Laich A. 2011. Women from Venus, men from Mars: inter-sex foraging differences in the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* a colonial seabird. *Oikos* 120: 350-358.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rivas A. L., Gigliotti A. I., Gagliardini D. A. 2006. Seasonal variability in satellite-measured surface chlorophyll in the Patagonian Shelf. *Continental Shelf Research* 26: 703-720.
- Shepard E. L. C., Wilson R. P., Quintana F., Gómez Laich A., Forman D. W. 2009. Pushed for time or saving on fuel: fine scale energy budgets shed light on currencies in a diving bird. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 276: 3149-3155.
- Suryan R. M., Sato F., Balogh G. R., Hyrenbachd K. D., Sievert P. R., Ozaki K. 2006. Foraging destinations and marine habitat use of short-tailed albatrosses: A multi-scale approach using first-passage time analysis. *Deep-sea Research Part II* 53: 370-386.
- Tremblay Y., Cook T. R., Chérel Y. 2005. Time budget and diving behaviour of chick-rearing Crozet Shags. *Canadian Journal of Zoology* 83: 971-982.
- Weimerskirch H., Bertrand S., Silva J., Marques J. C., Goya E. 2010. Use of social information in seabirds: Compass rafts indicate the heading of food patches. *PlosOne* 5:e9928.
- Weimerskirch H., Shaffer S. A., Tremblay Y., Costa D. P., Gadenne H., Kato A., Ropert-Coudert Y., Sato K., Aurióles D. 2009. Species- and sex-specific differences in foraging behaviour and foraging zones in blue-footed and brown boobies in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series* 391: 267-278.
- Weimerskirch H., Pinaud D., Pawlowski F., Bost C. A. 2007. Does prey capture induce area-restricted search? A fine-scale study using GPS in a marine predator, the Wandering Albatross. *American Naturalist* 170: 734-743.
- White C. R., Butler P. J., Gremillet D., Martin G. R. 2008. Behavioural strategies of cormorants (*Phalacrocoracidae*) foraging under challenging light conditions. *Ibis* 150: 231-239.
- Wilson R. P., Pütz K., Peters G., Culik B., Scolaro J. A., Charrassin J. B., Ropert-Coudert Y. 1997. Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. *Wildlife Society B* 25: 101-106.
- Wilson, R. P., White C. R., Quintana F., Halsey L. G., Liebsch N., Martin G. R., Butler P. J. 2006. Moving toward acceleration for estimates of activity-specific metabolic rate in free-living animals: the case of the cormorant. *Journal of Animal Ecology* 75: 1081-1090.

- Woo K. J., Elliott K. H., Davidson M., Gaston A. J., Davoren G. K. 2008. Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology* 77: 1082-1091.
- Zavalaga C. B., Halls I. N., Mori G. P., Taylor S. A., Dell'Omo G. 2010. At-sea movement patterns and diving behavior of Peruvian boobies *Sula variegata* in northern Peru. *Marine Ecology Progress Series* 404: 259-274.
- Zollner P. A., Lima S. L. 1999. Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology* 80: 1019-1030.



CONSISTENCIAS INDIVIDUALES EN EL COMPORTAMIENTO

EL CONTENIDO DE ESTE CAPÍTULO FUE ENVIADO A PUBLICAR A:

Harris S., Raya Rey A., Zavalaga C., Quintana F. 2013. Creatures of habit: consistency
in foraging behavior of Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*) IBIS



RESUMEN

En las aves marinas la consistencia individual en el comportamiento de alimentación genera variabilidad dentro de las poblaciones y podría, en última instancia, generar la diversificación de las especies. Entre 2008 y 2011, Cormoranes Imperiales reproductores (*Phalacrocorax atriceps*) en la colonia de Punta León (42°05'S; 64°30'O) fueron equipados con dispositivos con sistemas de posicionamiento global (GPS) para grabar posiciones durante dos o más viajes de alimentación a fin de evaluar la consistencia que presentaron en su comportamiento. Los individuos fueron muy consistentes en las distancias máximas alcanzadas desde la colonia y la costa, al igual que en el tiempo total dedicado al vuelo y al buceo en días consecutivos durante la etapa del cuidado temprano de pichones. A su vez, cada individuo intensificó su búsqueda en un área particular segregada del resto. Al comparar entre las etapas de cuidado temprano y tardío de pichones, los individuos fueron ligeramente menos consistentes en las distancias máximas alcanzadas desde la colonia y la costa en la primera etapa, e incrementaron la consistencia en la segunda etapa analizada y las hembras fueron más consistentes que los machos para ambos parámetros. Dentro de cada etapa reproductiva, ambos sexos se segregaron en las áreas utilizadas y las hembras se segregaron entre sí. Entre eventos reproductivos, los individuos fueron sólo marginalmente consistentes en la duración de sus viajes y la distancia máxima alcanzada desde la costa. La ubicación de las áreas en las que intensificaron la búsqueda difirió entre sexos y entre hembras. Los individuos de esta colonia fueron consistentes en varios aspectos de sus viajes de alimentación en el tiempo lo cual podría estar ligado a características intrínsecas de los individuos tales como su experiencia reproductiva, salud o habilidad de aprendizaje así como también al tipo de presa y la estabilidad del ambiente que rodea la colonia.

INTRODUCCIÓN

Se han descrito consistencias en el comportamiento de los individuos y especialización en la dieta en varios taxa de animales, lo cual sugiere que estas características son generalizadas y fueron seleccionadas independientemente en diversas especies (Bolnick et al. 2003). La variabilidad entre individuos de una población puede reducir la competencia intraespecífica y, sostenida en el tiempo, puede llegar a generar divergencia específica (Morrison et al. 1988). La consistencia que presentan los individuos en el comportamiento de búsqueda de alimento estará moldeada por restricciones externas tales como el tipo de presa y su disponibilidad, la interferencia con otros individuos o factores intrínsecos tales como la historia de vida del individuo, su sexo, experiencia reproductiva o sus limitaciones fisiológicas, salud, capacidad de aprendizaje u otros efectos individuales (Dingemanse et al. 2002; Mauck et al. 2004; Bregnballe 2006; Daunt et al. 2007; Bell et al. 2009; Weimerskirch et al. 2009).

La repetibilidad es un índice que estima la consistencia individual en relación a la variabilidad poblacional, de este modo cuando los individuos se comportan de manera similar en distintos eventos, y de modo diferente a otros individuos, la repetibilidad poblacional será elevada (Lessells y Boag 1987). Algunos comportamientos son más repetibles que otros y la consistencia individual puede estar determinada, por lo menos en parte, por la complejidad del comportamiento, el ambiente en un momento dado y el intervalo de tiempo entre eventos (Woo et al. 2008; Bell et al. 2009). El uso repetido de un área de alimentación particular por un individuo dependerá de la estabilidad de la presa en el espacio y el tiempo y de cuánto utilice su memoria de experiencias pasadas para generar su comportamiento actual. Cuando la probabilidad de encuentro de presas es elevada o el individuo tuvo éxito en el pasado, el

componente de memoria de su comportamiento será favorecido y la consistencia en el comportamiento será mayor. En cambio, si la probabilidad de encuentro es baja, ya sea porque las presas presentan alta movilidad o son escasas, la evaluación actual del ambiente será más importante para el comportamiento, el componente de memoria no será tan importante y la consistencia será menor (Stephens et al. 2007).

En varias especies de aves marinas, los individuos son consistentes en ciertos aspectos tales como las áreas de invernada del Albatros Ceja Negra (*Thalassarche melanophrys*); la dieta y el comportamiento de búsqueda de alimento del Arao de Pico Ancho (*Uria lomvia*) dentro y entre temporadas reproductivas; las características de alimentación del Pingüino de Ojos Amarillos y del Pingüino Azul (*Megadyptes antipodes* y *Eudyptula minor*); y las áreas de alimentación del Alcatraz Común (*Morus basanus*) y del Piquero Peruano (*Sula variegata*), entre otros (Ropert-Coudert et al. 2003; Phillips et al. 2005; Hamer et al. 2007; Mattern et al. 2007; Woo et al. 2008; Zavalaga et al. 2010). Dentro del grupo de Cormoranes de Ojos Azules, la consistencia individual ha sido documentada en los horarios de inmersiones y características de buceo del Cormorán de Crozet (*Phalacrocorax melanogenis*); en el rango de profundidades utilizados por el Cormorán Real (*P. albiventer*), la composición de la dieta del Cormorán de las Islas Georgias y del Cormorán de Kerguelen (*P. atriceps georgianus* and *P. atriceps verrucosus*) y en parámetros morfológicos tales como el tamaño de huevo del Cormorán Imperial (*P. atriceps*) (Kato et al. 2000; Cook et al. 2005; Bearhop et al. 2006; Svagelj y Quintana 2011).

Los Cormoranes Imperiales de la colonia de Punta León se alimentan en el fondo marino (Gómez Laich et al. 2012) principalmente de Raneya (*Raneya brasiliensis*, Malacalza et al. 1994). Este pez bentónico vive en un ambiente estable generado cada temporada por el Sistema Frontal Norpatagónico (Buratti 2008),

haciéndolo un sistema interesante para estudiar la consistencia en el comportamiento de los cormoranes en el tiempo. Durante la etapa reproductiva, ambos miembros de la pareja se alternan para alimentarse realizando un viaje diario cada uno de menos de 7 h (Quintana et al. 2011) y proteger el nido y su contenido y, una vez que nacen los pichones, también proveerles alimento en esta etapa de crecimiento. Los cormoranes de esta colonia generalmente ponen tres huevos, pero el tercer pichón muere dentro de la primer semana de vida (promedio de $1,24 \pm 0,78$ pichones independizados por nido, Svagelj y Quintana 2011b). Los pichones sobrevivientes crecen a una tasa elevada, alcanzan un tamaño adulto al segundo mes de vida y se independizan aproximadamente un mes más tarde. Los machos adultos reproductores pueden bucear a mayores profundidades y utilizar áreas distintas a las que son accesibles para las hembras (Quillfeldt et al. 2011; Quintana et al. 2011; Gómez Laich et al. 2012) dado el dimorfismo sexual en esta especie (Svagelj y Quintana 2007). En vista de las diferencias mencionadas, es interesante evaluar si existen restricciones fisiológicas o morfológicas que podrían ser mayores para un sexo que el otro, o si cambios en el ambiente dentro y entre temporadas reproductivas hacen que los individuos sean o no más consistentes en por lo menos algunos aspectos de su comportamiento de alimentación.

El objetivo de este estudio fue examinar la consistencia en varios parámetros del comportamiento de búsqueda de alimento de Cormoranes Imperiales durante la temporada reproductiva. Un total de 37 cormoranes reproductores de la colonia de Punta León, Argentina, fueron equipados con dispositivos GPS para: 1) evaluar la consistencia en el comportamiento de alimentación en individuos reproductores entre días sucesivos durante la etapa de cuidado temprano de pichones; 2) comparar la consistencia individual en el comportamiento entre dos etapas del cuidado de pichones

(temprano y tardío) y 3) determinar si los individuos mantienen ciertos aspectos de su comportamiento de búsqueda de alimento entre temporadas reproductivas (durante el cuidado temprano de pichones).

METODOLOGÍA

El trabajo se llevó a cabo en la colonia de Punta León, Argentina ($42^{\circ}05'S$; $64^{\circ}30'O$) durante las temporadas 2008 – 2011: el recorrido de los viajes de alimentación de 37 Cormoranes Imperiales reproductores fue registrado equipando a los animales con dispositivos con sensores de sistema de posicionamiento global, algunos individuos fueron equipados en más de una temporada (detalles en **Tabla 1**). Los individuos fueron atrapados en el nido, se les colocó un dispositivo con sistema de posicionamiento global (de ahora en más abreviado GPS) que registró las posiciones a una frecuencia de un dato por segundo (GPSlog, Earth and Ocean Technology, Kiel, Alemania) durante todo el viaje de alimentación (siguiendo a Quintana et al. 2011). Al día siguiente, los individuos fueron recapturados para remover o reemplazar el dispositivo con el objetivo de grabar un segundo viaje en el día consecutivo cuando así se requería. Los registros de cuatro días consecutivos se obtuvieron con dispositivos de GPS (GiPSy-2, Technosmart, Italia) con dos baterías SAFT LS 17500 conectadas en paralelo. Estos dispositivos permiten obtener datos a una frecuencia de 2 datos /segundo durante cuatro días consecutivos. Todos los nidos pertenecientes a individuos que fueron equipados fueron monitoreados después de recuperados los GPS hasta el final de la temporada y se observó que el éxito reproductivo promedio ($1,44 \pm 0,53$ pichones por nido en 2009 y $1,31 \pm 0,48$ pichones por nido en 2010) estuvo dentro del rango esperado para esta

población (promedio = $1,26 \pm 0,76$ pichones por nido en 2009, Svagelj y Quintana 2011). La duración de los viajes de individuos equipados no difirió de aquella realizada por individuos no equipados observados en la colonia en 2009 (grupo control: $6,92 \pm 0,06$ h, $n = 49$ machos y $7,14 \pm 0,05$ h, $n = 50$ hembras, individuos control vs. equipados $t_{98} = 1,95$; $P = 0,05$, ver Tabla 2).

Tabla 1. Número total de viajes de alimentación de 37 Cormoranes Imperiales (*P. atriceps*) de Punta León en 2008 – 2011. Número de individuos equipados entre paréntesis.

	2008	2009	2010	2011
Machos ^a	4 (n = 4)	30 (n = 12)	11 (n = 11)	5 (n = 5)
Hembras ^b	6 (n = 6)	33 (n = 12)	10 (n = 10)	28 (n = 13)

^a tres machos fueron equipados un año, nueve dos años, dos tres años y dos cuatro años.

^b seis hembras fueron equipadas un año, doce dos años y tres tres años.

Para cada viaje de alimentación se calcularon los siguientes parámetros: duración del viaje (desde el momento de la partida hasta que retornó al nido), distancia máxima a la colonia y a la costa (distancia radial entre el nido y el punto más lejano en la ruta, y distancia más corta entre el punto más lejano de la ruta y la costa), los tiempos totales en vuelo y en buceo, el número total de buceos y la ubicación (latitud- longitud en grados decimales) y profundidad (en intervalos de 15 m, extraídos de una grilla de 1,852 km de resolución, GEBCO 2003) de áreas de búsqueda intensiva (de ahora en más denominado ARS, ver Capítulo II). Se calculó ARS siguiendo a Harris et al. (2012), con análisis de “first passage time” utilizando el paquete adehabitat y ade4 en R (CRAN project, ver Capítulo II). Las variables duración del viaje, distancia máxima a la colonia y la costa, tiempos totales en vuelo y en buceo se ajustaron a una distribución normal (Gaussiana) y el número total de buceos se ajustó a una distribución de Poisson.

Para todas las variables, excepto la ubicación del área de ARS, se construyeron tres grupos de modelos lineales generalizados, uno para cada uno de los siguientes objetivos: 1) Evaluar la consistencia entre días sucesivos durante la etapa cuidado

temprano de pichones: se equiparon cinco hembras con GPS GiPSy-2 los cuales grabaron viajes de alimentación durante cuatro días consecutivos durante la etapa de cuidado temprano de pichones de 2011 (edad de pichones < 10 días). Para evaluar cuánto de la variabilidad en cada variable se atribuye a los individuos se realizó un análisis de varianza utilizando Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGM) con la identidad del individuo como variable aleatoria, sin efectos fijos. Para un individuo se obtuvieron cinco viajes, por cuanto el quinto viaje se excluyó del análisis.

2) Evaluar la consistencia entre los viajes de dos etapas dentro de una misma temporada reproductiva: se equiparon, 13 individuos reproductores (seis machos y siete hembras) en 2009 con dispositivos GPSlog para registrar dos viajes de alimentación en días consecutivos durante la etapa de cuidado temprano de pichones. Diez días más tarde, fueron equipados los mismos individuos para registrar dos viajes en días consecutivos durante la etapa de cuidado tardío de pichones (ver **Fig. 2**). Se generaron MLGMs para ajustar las variables sexo, etapa y su interacción como efectos fijos con etapa anidada dentro de cada individuo como variables aleatorias.

3) Evaluar la consistencia entre viajes en distintas temporadas: fueron equipados 28 individuos reproductores (13 machos y 15 hembras) identificados con anillos de plástico en sus tarsos, con dispositivos GPS para grabar un viaje de alimentación durante el cuidado temprano de pichones en distintos eventos reproductivos (ver **Tabla 1**). Fueron generados MLGMs para ajustar cada variable al sexo del individuo como efecto fijo con la identidad como efecto aleatorio (Moskowitz y Hershberger 2002; Van de Pol y Wright 2009). Cuando se obtuvo más de un viaje para un individuo dentro de una temporada, sólo el primero fue utilizado para el análisis. Todos los viajes obtenidos del mismo individuo se muestran en las **Figuras 2 y 3** (incluyendo datos de 2004 y 2007) y el análisis se realizó utilizando datos de 2008 – 2011.

Para todos los MLGMs generados se evaluó la significancia de los efectos fijos utilizando un procedimiento hacia atrás o “backward” desde el modelo global ajustado con máxima verosimilitud (maximum likelihood ML) y fueron extraídos el componente de varianza debido a la identidad (objetivos 1 y 3, ver arriba) y etapa anidada dentro de identidad (objetivo 2) del modelo mínimo adecuado ajustado con máxima verosimilitud restringida (restricted maximum likelihood REML) Para determinar si un sexo fue más variable que el otro, la variabilidad de hembras vs. machos fue evaluada como covariable para cada variable con distribución normal modelada en 2 y 3 (Zuur et al. 2009). El análisis estadístico se realizó utilizando los paquetes ape y nlme en R.

La ubicación de las áreas de ARS se obtuvo con ArcGIS 9.3 (ESRI) y proyectado de coordenadas geográficas a planas (en metros) utilizando el paquete rgdal en R (usando el sistema de coordenadas de epsg: 4326 -WGS 84). Se realizó un análisis del vecino más cercano entre áreas de ARS para determinar si la frecuencia de ocurrencia de un determinado vecino era independiente de alguna característica (marca) del individuo en esa ubicación. Fue evaluado para el objetivo 1) marca = identidad; para el objetivo 2) marca = sexo, marca = identidad dentro de cada sexo y marca = etapa dentro del período reproductivo para cada identidad y para el objetivo 3) marca = sexo y = identidad dentro de cada sexo. La probabilidad de ocurrencia de un vecino con una marca particular se comparó con 99 simulaciones de Monte Carlo de marcas asignadas de forma aleatoria sobre puntos vecinos. Los resultados de la segregación global de puntos (estadístico C evaluado frente a una distribución χ^2) y la segregación de determinados puntos debido a su marca (estadístico Z) fueron contrastados en cada caso con la probabilidad de que cada marca haya sido asignada en forma aleatoria. El análisis se realizó con el paquete Dixon de R siguiendo a Dixon (2002). La consistencia fue jerarquizada según el porcentaje de varianza atribuido a la variable aleatoria y definido

como: no consistente cuando el coeficiente de variación $CV < 25\%$; marginalmente consistente cuando $CV 25-50\%$; consistente cuando $CV 50-75\%$ y altamente consistente cuando $CV > 75\%$ (Bell et al. 2009, para comparaciones entre repetibilidades de distintos comportamientos). Los valores se expresan como promedios \pm desvíos estándar (DE) y las diferencias son consideradas significativas cuando $P < 0.05$ para todos los análisis.

RESULTADOS

Los Cormoranes Imperiales que se reprodujeron en Punta León viajaron una distancia menor a 55 km de la colonia en sus viajes de alimentación diarios donde buscaron presas en aguas someras (< 75 m). En la mayoría de los viajes los cormoranes se dirigieron hacia el sudoeste y el este de la colonia siendo pocos los viajes con dirección norte. Todos los individuos volaron a un área dada, descansaron en el agua y bucearon un número de veces antes de retornar a la colonia varias horas más tarde. Se evidenció un cierto grado de variabilidad entre los viajes de alimentación y fue evaluada la consistencia individual respecto de la variabilidad poblacional al igual que el efecto del sexo, año y etapa dentro de la temporada reproductiva en las siguientes secciones:

1) consistencias entre viajes en días sucesivos durante el cuidado temprano de pichones

Los viajes de cinco hembras que fueron grabados durante cuatro días consecutivos mostraron un nivel de consistencia en el comportamiento extremadamente elevado en la mayoría de los parámetros evaluados e incluso las rutas fueron muy similares para el

mismo individuo en días consecutivos (**Tabla 2, Fig. 1**). Las distancias máximas a la colonia y la costa fueron altamente repetibles en días consecutivos dado que la varianza atribuible a diferencias interindividuales fue de 91 y 99% respectivamente. Los individuos también fueron consistentes en el tiempo total volando y buceando durante sus viajes. La duración de los viajes fue sólo marginalmente consistente y el número de buceos no fue consistente, por lo que la variabilidad intraindividual respecto de la interindividual fue elevada para ambas características. En general, los individuos tuvieron valores muy similares en los parámetros evaluados en días consecutivos (DE bajo) (e.g. distancia máxima de la costa en cuatro viajes individuo 1: $8,2 \pm 1,2$ km, ind. 2: $11,8 \pm 0,5$ km, ind. 3: $27,7 \pm 1,3$ km, ind. 4: $31,3 \pm 0,9$ km e ind. 5: $12,5 \pm 1,5$ km) lo cual indicaría que existe un nivel alto de consistencia individual en su comportamiento por lo menos durante varios días durante la etapa de cuidado temprano de pichones.

La ubicación de las áreas de ARS en cuatro viajes consecutivos fue dependiente de la identidad del individuo ya que cada uno buscó en las mismas áreas generales en días consecutivos y distintas de los demás (segregación total de áreas de ARS: $\chi^2_{20} = 43,37$; $P < 0,01$). Dos individuos tuvieron áreas de alimentación segregadas del resto (ind. 1: $\chi^2_4 = 13,79$; $P = 0,01$; e ind. 2: $\chi^2_4 = 13,79$; $P = 0,01$) y estas áreas estuvieron más próximas a otras áreas del mismo individuo que del resto para cuatro de los cinco individuos (ind. 1: $Z = 3,71$; $P = 0,02$, ind. 3: $Z = 3,71$; $P = 0,01$, ind. 4: $Z = 2,61$; $P = 0,01$ e ind. 5: $Z = 2,61$; $P = 0,03$, **Fig. 1**).

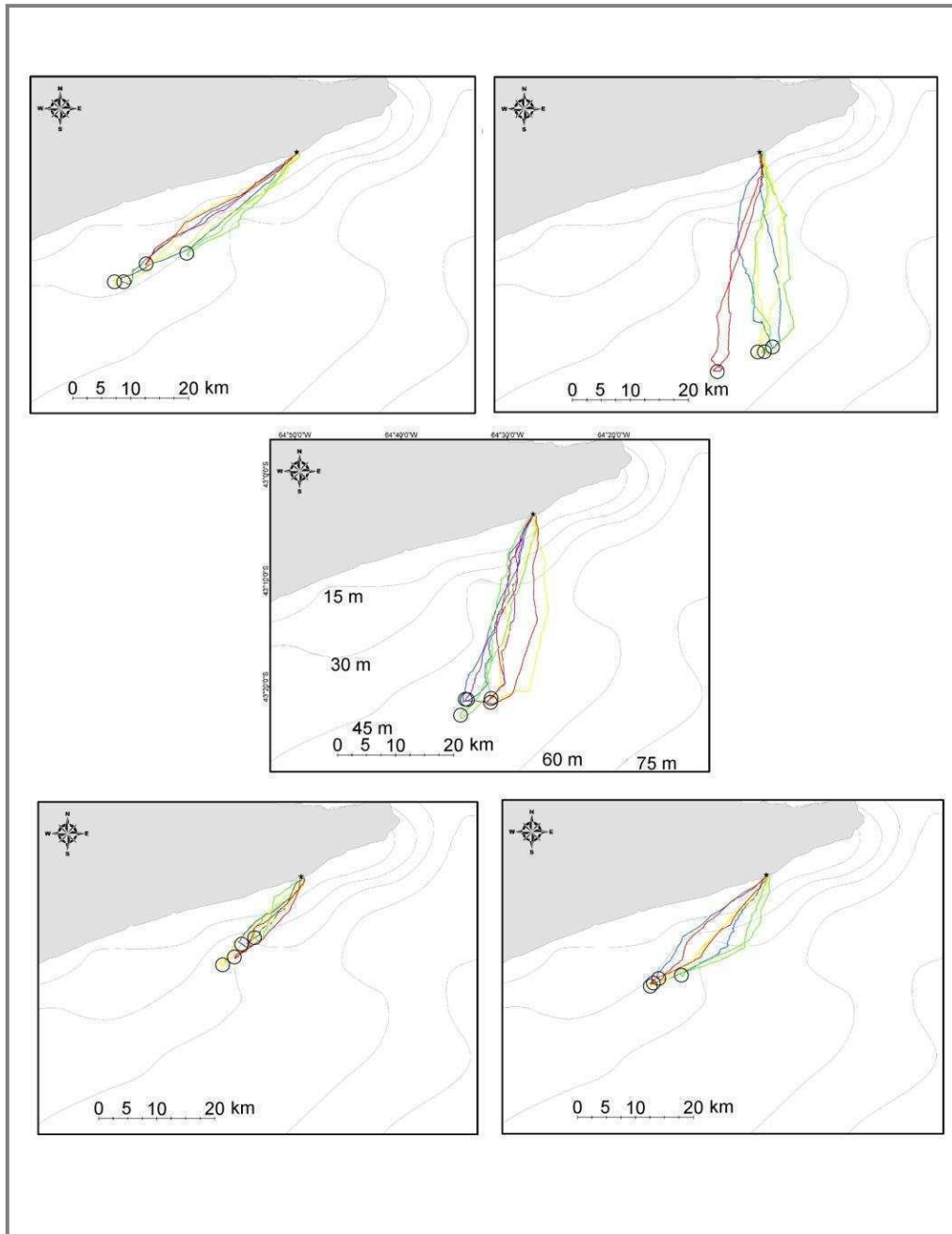


Figura 1. Trayectorias de cinco Cormoranes Imperiales *P. atriceps* durante cuatro viajes de alimentación consecutivos (cada uno de un color diferente) en diciembre de 2011 en Punta León. Los círculos indican áreas de ARS. Se indican las isobatas cada 15m.

Tabla 2. Parámetros de los viajes de alimentación en cuatro días consecutivos de cinco hembras de Cormorán Imperial de Punta León en 2011. Modelo: Variable ~ 1, aleatorio = ID, promedio ± DE y porcentaje de la varianza total debido a la identidad indicada para cada parámetro.

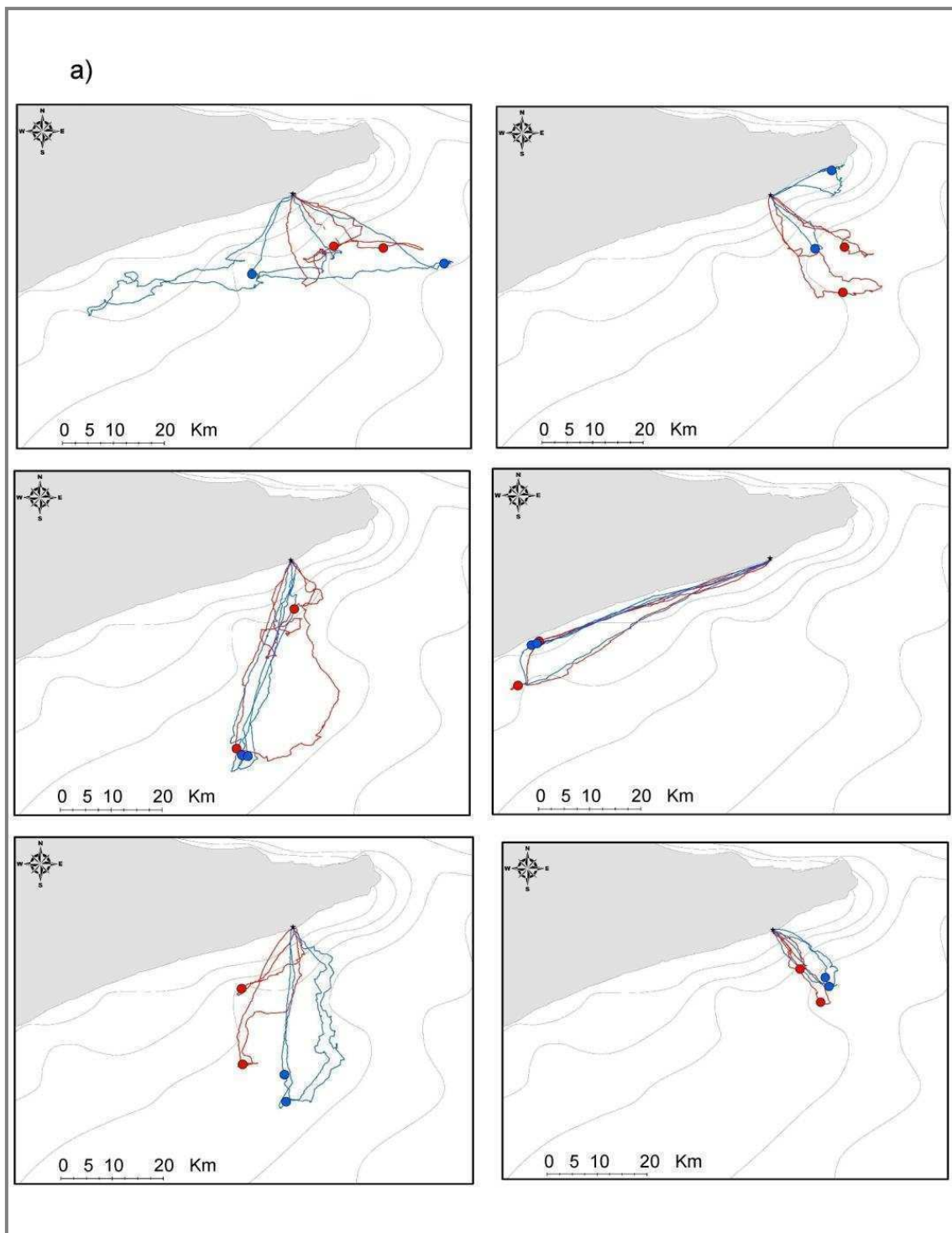
	Promedio ± DE	CV (ID %)
Duración del viaje (h)	7,0 ± 0,8	33
Distancia máxima (km)	27,7 ± 8,0	91
Distancia máxima a la costa (km)	18,8 ± 9,6	99
Tiempo volando (h)	0,8 ± 0,3	86
Tiempo buceando (h)	2,2 ± 0,7	77
Total de buceos	57 ± 19	8
Profundidad de ARS (m)	15-30 y 45-60	76

2) consistencia entre viajes consecutivos en dos etapas dentro de la temporada reproductiva

La duración de los viajes de alimentación fue consistente para cada individuo y no difirió entre el cuidado temprano y tardío de pichones. La duración de los viajes fue menor en el cuidado temprano ($5,32 \pm 1,87$ h) que en el tardío ($6,29 \pm 1,70$ h; $\chi^2_1 = 6,69$; $P < 0,01$, **Tabla 3**). Los individuos fueron consistentes y marginalmente consistentes en las distancias máximas alcanzadas desde la colonia y la costa, respectivamente, y las hembras fueron menos de la mitad de variables que los machos en estos parámetros (los resultados de esta sección se encuentran en la **Tabla 3**). Los individuos fueron más consistentes en las distancias alcanzadas desde la colonia y la costa durante la etapa de cuidado tardío de pichones ya que cerca del 50% de la variabilidad fue explicada por la etapa en la que se encontraban en ese momento (**Tabla 3**). El tiempo invertido en vuelo y buceo no fue consistente para cada individuo y menos del 25% de la variabilidad fue explicada por la etapa. Las hembras fueron más variables que los machos en el tiempo dedicado al buceo y todos los individuos pasaron más tiempo buceando durante la segunda etapa (temprano: $1,22 \pm 0,73$ h vs. tardío: $2,01 \pm 1,23$ h; $\chi^2_1 = 7,27$; $P < 0,01$, **Tabla 3**). El número total de buceos no fue consistente para cada individuo y la consistencia no varió en gran medida entre etapas. Los machos bucearon más veces e incrementaron el número total de buceos en la segunda etapa (n de buceos de hembras en cuidado temprano: 59 ± 41 y cuidado tardío: 60 ± 25 y machos en cuidado temprano: 74 ± 47 y en cuidado tardío: 104 ± 85 , efecto del sexo: $\chi^2_3 = 6,85$, $P < 0,01$ y efecto sexo:etapa: $\chi^2_2 = 1794,68$; $P < 0,01$). La profundidad de las áreas de ARS varió entre individuos pero la consistencia en este parámetro no difirió entre etapas. Por lo tanto, a

lo largo de la temporada cada individuo utilizó áreas de alimentación cercanas entre sí (**Fig. 2 a y b**) y el incremento en la demanda alimenticia en la segunda etapa se ajustó incrementando la duración de los viajes y el tiempo destinado al buceo en estas áreas.

La ubicación de las áreas de ARS en este análisis difirió entre sexos y entre individuos dentro de cada sexo ($\chi^2_1 = 7,5$; $P = 0,03$; $\chi^2_{23} = 54,7$; $P < 0,01$; $\chi^2_{27} = 75,69$; $P = 0,01$ segregación total, segregación total de machos y hembras, respectivamente). Los individuos hembras se segregaron en las áreas que utilizaron entre etapas, y este no fue el caso de los machos ($\chi^2_1 = 157,99$; $P = 0,06$; $\chi^2_1 = 253,46$; $P = 0,01$, segregación total entre etapas para machos y hembras, respectivamente). Dos machos y cuatro hembras utilizaron áreas durante una etapa que difirieron de las áreas de ARS del resto de los individuos (para machos en etapa 1, ind. 1: $\chi^2_{11} = 12,03$; $P = 0,03$; e ind. 2: $\chi^2_{11} = 29,78$; $P = 0,01$; para hembras en etapa 1, ind. 1: $\chi^2_{13} = 25,24$; $P = 0,01$ y en etapa 2: ind. 2: $\chi^2_{13} = 33,44$; $P = 0,01$; ind. 3: $\chi^2_{13} = 33,44$; $P = 0,04$; ind. 4: $\chi^2_{13} = 25,24$; $P = 0,03$, **Fig. 2**).



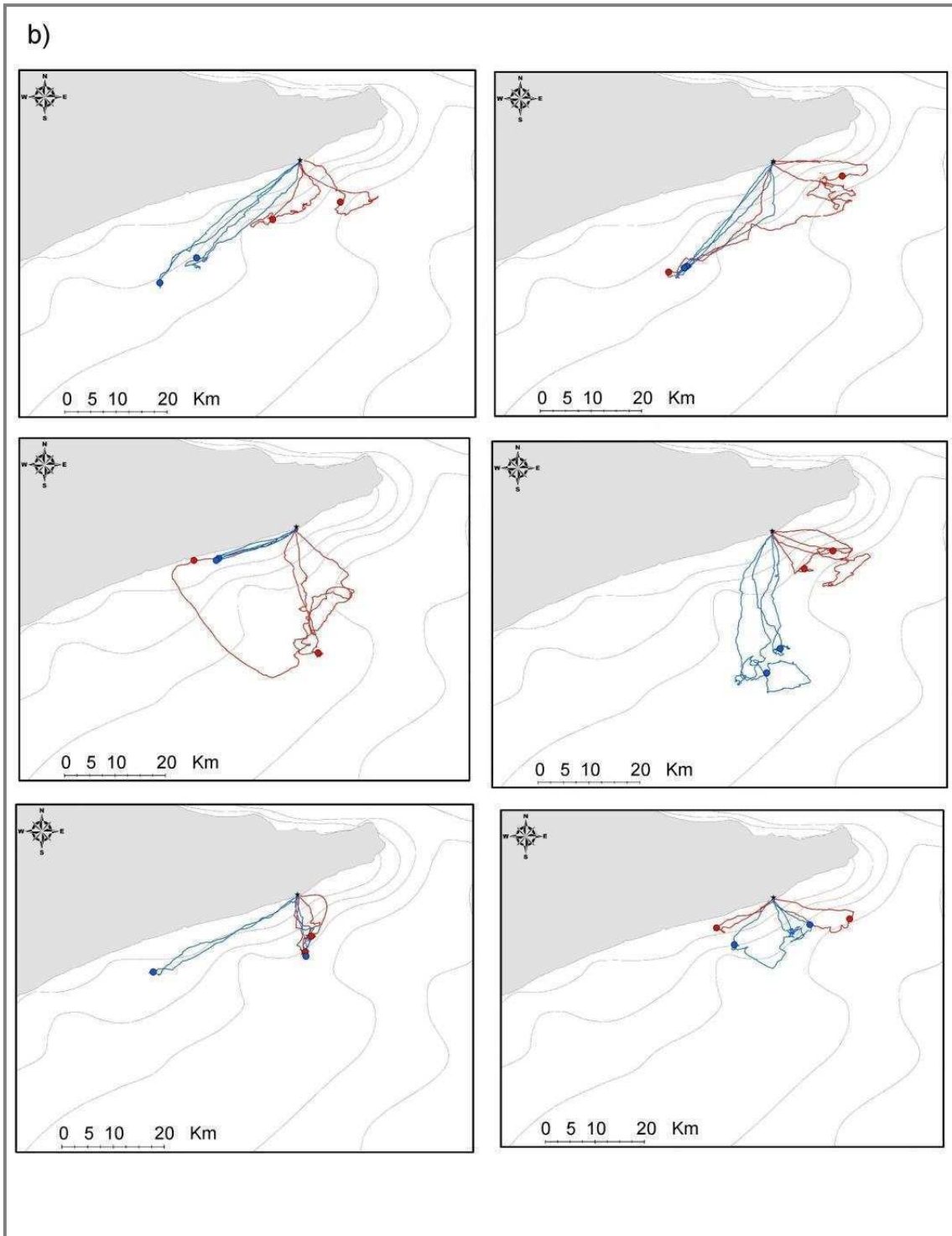


Figura 2. Viajes de alimentación de **a)** seis machos y **b)** seis hembras de Cormorán Imperial en la colonia de Punta León en 2009. Cada individuo en un panel. Cuatro viajes por individuo con dos viajes en días sucesivos al comienzo (rojo) y a mediados (azul) de la temporada reproductiva. El centro de las áreas ARS se indican con círculos de color.

Tabla 3. Cuatro viajes de alimentación de seis machos y siete hembras de Cormorán Imperial en dos días consecutivos durante el cuidado temprano y dos días consecutivos durante el cuidado tardío de pichones. Promedio \pm DE para cada variable, separados por sexo cuando fueron significativamente distintos. Modelo: variable~sexo*etapa, aleatorio=ID/etapa. Porcentaje de la varianza debido a la identidad (ID) y debido a la etapa anidada en la identidad (e/ID). Variabilidad de hembras vs machos (peso) indicados cuando fueron significativamente distintos.

	Promedio \pm DE	CV (ID)	CV (e/ID)	peso
Duración del viaje (h)	5,8 \pm 1,8 ^b	55	0	$\chi^2 = 2,53$ P = 0,11
Distancia máxima (km)	24,6 \pm 11,7	50	32	$\chi^2 = 7,13$ P < 0,01
Distancia máxima a la costa (km)	17,5 \pm 11,1	43	49	h = 1 m = 2,2 $\chi^2 = 18,80$ P < 0,01
Tiempo volando (h)	1,1 \pm 0,5	5	20	h = 1 m = 3,6 $\chi^2 = 2,38$ P = 0,12
Tiempo buceando (h)	1,6 \pm 1,1 ^b	16	10	$\chi^2 = 18,89$ P < 0,01
Total buceos	m = 89 \pm 69 h = 60 \pm 34 ^{a,c}	15	10	h = 1 m = 0,3
Profundidad de ARS (m)	45-60	45	0	$\chi^2 = 0,01$ P = 0,92

^adiferencias significativas entre sexos

^bdiferencias significativas entre etapas

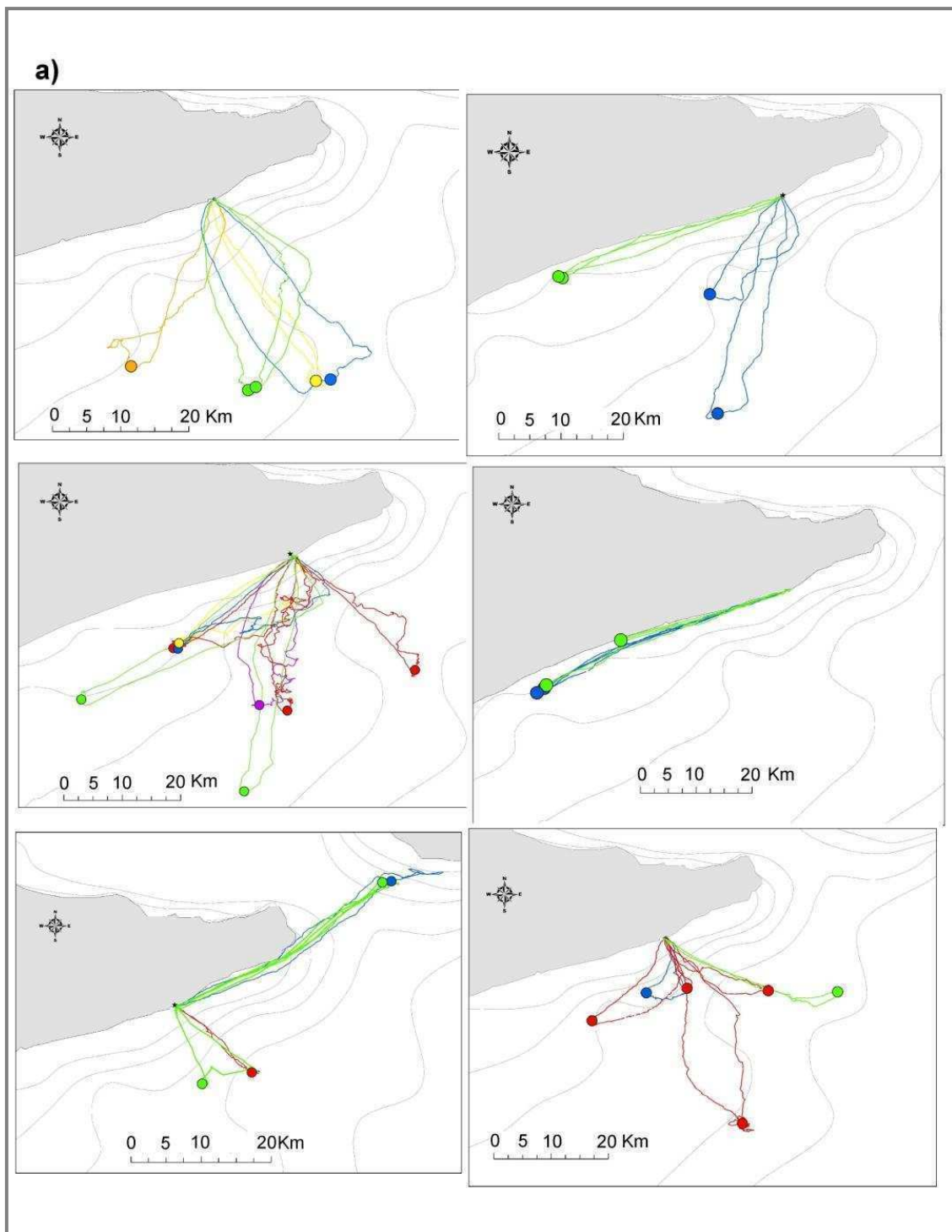
^cdiferencias significativas entre la interacción sexo etapa

3) consistencia entre viajes en distintas temporadas reproductivas

Los viajes de individuos reproductores en el mismo momento del cuidado temprano de pichones pero en distintas temporadas mostraron que la identidad del individuo representaba el 28% de la variabilidad en la duración de los viajes, sin distinción entre años, con lo cual fueron marginalmente consistentes en este parámetro. La distancia máxima que alcanzaron desde la colonia no fue consistente de año a año, pero la distancia máxima a la costa fue marginalmente consistente (**Tabla 4, Figs. 2 y 3**). El tiempo invertido en volar y bucear durante los viajes no fue consistente de año a año. Sin embargo, el número total de buceos y la profundidad en las áreas de ARS fueron los parámetros más consistentes entre años ya que más del treinta por ciento de la

variabilidad fue debida a diferencias entre individuos. Las hembras bucearon más tiempo durante los viajes y buscaron en aguas más someras que los machos (efecto del sexo: $\chi^2_{1} = 4,65$; $P = 0,03$ y $\chi^2_{1} = 5,39$; $P = 0,02$, respectivamente).

Al comparar entre eventos reproductivos, la ubicación de las áreas de ARS se segregaron entre sexos y entre hembras, pero no entre machos ($\chi^2_{27} = 8,67$; $P = 0,01$; $\chi^2_{14} = 251,77$; $P = 0,05$; $\chi^2_{12} = 188,16$; $P = 0,07$ segregación total de áreas ARS, segregación total para hembras y machos, respectivamente). Sin embargo, en distintos eventos reproductivos las áreas de tres machos y tres hembras difirieron de las del resto de los individuos de su sexo (para los machos, ind. 1: $\chi^2_{12} = 29,67$; $P = 0,05$; ind. 2: $\chi^2_{12} = 29,67$; $P = 0,03$; ind. 3: $\chi^2_{12} = 29,67$; $P = 0,05$; para las hembras, ind. 1: $\chi^2_{14} = 31,5$; $P = 0,04$; ind. 2: $\chi^2_{14} = 31,5$; $P = 0,02$; ind. 3: $\chi^2_{14} = 37,72$; $P = 0,01$).



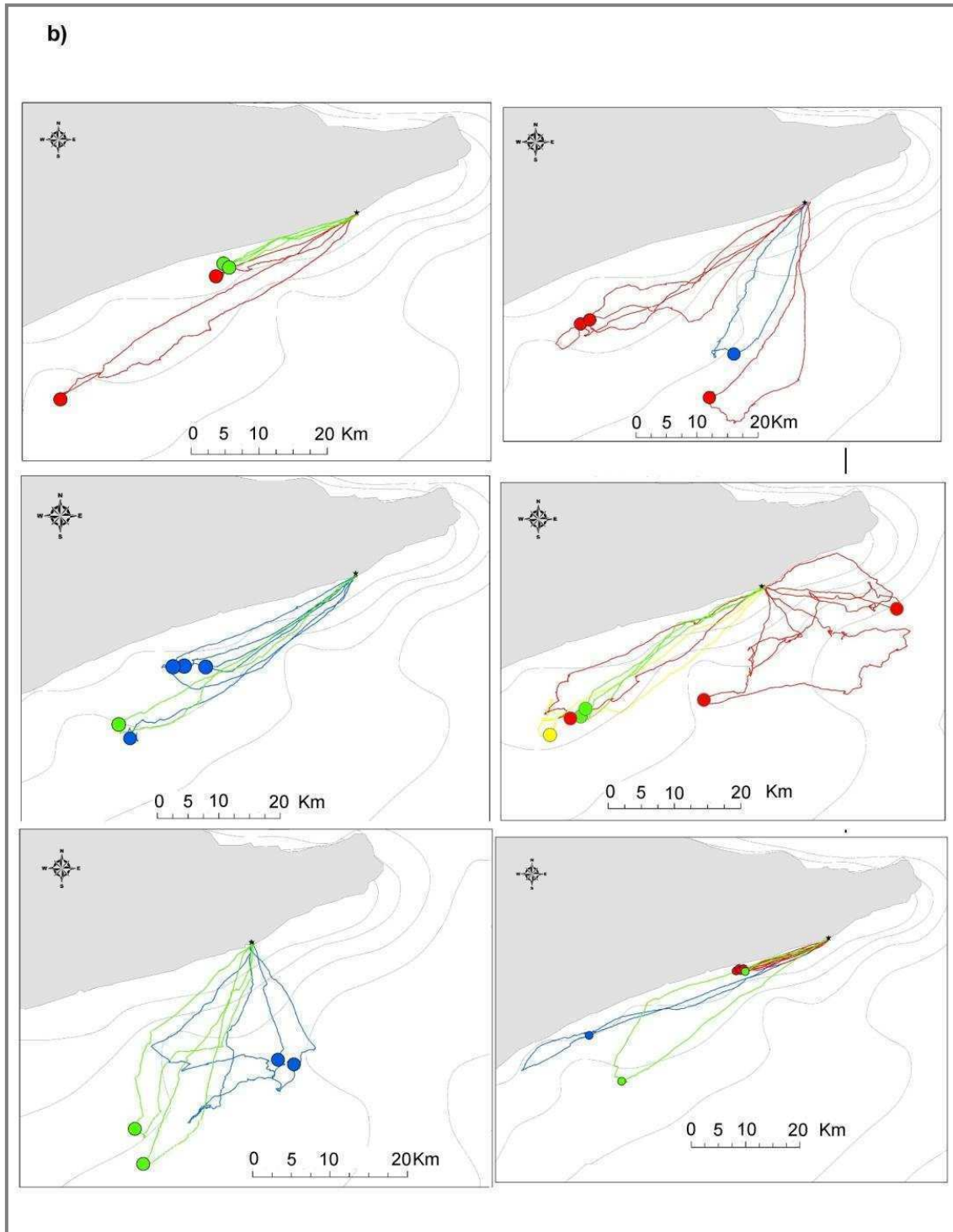


Figura 3. Viajes y ubicación de áreas ARS de machos (a) y hembras (b) de Cormorán Imperial en distintos años (un individuo en cada panel). 2004 (naranja), 2007 (violeta), 2008 (amarillo), 2009 (rojo), 2010 (azul) y 2011 (verde).

Tabla 4. Parámetros de los viajes de alimentación de trece machos y quince hembras de Cormorán Imperial *Phalacrocorax atriceps* en Punta León en distintos años, un viaje por año para cada individuo (n=10 en 2008, n=19 en 2009, n =21 en 2010 y n =12 en 2011). Promedio \pm DE para cada variable indicada y separada por sexo cuando difirieron significativamente. Modelo: variable~sexo, aleatorio : ID. Componente de varianza debido a ID y peso de machos vs. hembras indicadas en caso de diferir en forma significativa.

	Promedio \pm DE	CV(%ID)	peso
Duración del viaje (h)	6,4 \pm 1,7	28	$\chi^2 = 0,89$ P = 0,35
Distancia máxima (km)	27,1 \pm 9,6	0	$\chi^2 = 2,05$ P = 0,15
Distancia máxima a la costa (km)	14,9 \pm 9,1	25	$\chi^2 = 2,07$ P = 0,15
Tiempo volando (h)	1,2 \pm 0,5	5	$\chi^2 = 0,001$ P = 0,97
Tiempo buceando (h)	m = 1,5 \pm 0,8 h = 2,1 \pm 0,9 ^a	3	$\chi^2 = 0,12$ P = 0,73
Total buceos	77 \pm 41	33	
Profundidad ARS (m)	m = 45-60 h = 30-45 ^a	39	$\chi^2 = 0,003$ P = 0,96

^adiferencias significativas entre sexos

DISCUSIÓN

Los Cormoranes Imperiales de Punta León fueron consistentes en varios aspectos de sus viajes de alimentación entre días, entre etapas dentro de la temporada e incluso entre temporadas. La consistencia en el comportamiento fue extremadamente elevada para algunos parámetros entre días consecutivos (> 90%) y menor cuando el intervalo de tiempo entre eventos analizados se incrementó, tal como sugiere Bell et al. (2009). La duración de los viajes, la distancia máxima desde la costa y la profundidad de las áreas de búsqueda intensa ARS fueron similares para los mismos individuos en días consecutivos y durante distintas etapas de la temporada (> 40% de variabilidad debido a la identidad y > 30% de variabilidad debido a la etapa para cada individuo) e incluso entre temporadas reproductivas (> 25% de variabilidad debido a la identidad). No

fueron tan consistentes en el tiempo total volando y buceando y el número total de buceos, y estos parámetros variaron en su consistencia entre etapas de la temporada. Los sexos difirieron en cuanto a la duración de sus viajes y la profundidad de las áreas de ARS y, en general, las hembras fueron menos variables que los machos en la distancia máxima alcanzada de la colonia y la costa en viajes sucesivos.

El comportamiento de búsqueda de alimento está íntimamente ligado al tipo de presa consumida. Ser generalista es una estrategia ventajosa cuando la presa preferida es escasa o su ubicación es impredecible, mientras que la especialización en la dieta es efectiva cuando los individuos tienen acceso a una mayor densidad de presas y la probabilidad de encuentro es elevada (Recher 1990; Hamer et al. 2001). La especialización en la dieta estaría ligada a la consistencia en, por lo menos, algunos aspectos del comportamiento ya que los individuos afinan dicho comportamiento para cazar un tipo de presa particular (Elliott et al. 2009). A su vez, la especialización individual hacia distintas presas dentro de una población genera mayor diversidad de comportamiento, amplía el rango del nicho disponible y reduce la competencia intraespecífica (Bolnick et al. 2003). Las consecuencias de la especialización individual en la dieta son particularmente deseables cuando las poblaciones son grandes (Ashmole 1963) lo cual es el caso de Punta León. Esta colonia tiene más de 4.000 parejas y continua creciendo (Svigelj y Quintana 2011a). Por lo tanto, la consistencia detectada en algunos aspectos del comportamiento de los cormoranes de esta colonia, tales como la segregación de las áreas de ARS entre individuos, podría estar reflejando la segregación de áreas de alimentación e incluso de tipos de presas consumidas debido a los efectos del crecimiento poblacional.

Se ha visto que en otras colonias las aves marinas dependen hasta cierto punto de la información proveniente de otros individuos para navegar hacia las fuentes de

alimento donde se congregan. Esta estrategia es ventajosa cuando las presas se mueven de lugar y su ubicación precisa no puede ser predicha con alta probabilidad entre un evento y el siguiente (e.g. Cormoranes Guanay (*Phalacrocorax bougainvilli*) y Piqueros Peruanos (*Sula variegata*) que se alimentan de Anchoveta (*Engraulis ringens*), Weimerskirch et al. 2010). A diferencia del caso mencionado, los individuos de la colonia de estudio consumen en mayor proporción peces bentónicos (Malacalza et al. 1994) los que buscan por ejemplo en la superficie arenosa del lecho marino (Zavalaga et al. datos sin publicar) (<http://youtu.be/jZ4QAWKgBu4>). Los individuos buscan presas de un modo más solitario con lo cual principalmente utilizarían información proveniente de eventos pasados, tales como el tipo de sustrato o profundidad, para navegar hacia las fuentes de alimento. Es de esperar que los individuos afinen su comportamiento y sean más consistente con el tiempo (Elliott et al. 2009). A su vez, habría beneficios para los individuos al buscar en lugares no visitados por sus conespecíficos con lo cual es de esperar que segreguen las áreas en las que buscan y los resultados obtenidos en este estudio coinciden con este tipo de búsqueda.

La evidencia actual que los individuos son consistentes en algunos aspectos de su comportamiento en el tiempo, incluso años, refuerza la noción que el ambiente que rodea la colonia de Punta León es estable de una temporada a la siguiente (Acha et al. 2004) y que las presas que consumen también se mantienen lo suficientemente estables en espacio y tiempo para que los individuos sean exitosos comportándose de modo similar en cada evento. Estos predadores de Sitio Central (Zollner y Lima 1999), que retornan a la colonia luego de cada viaje de alimentación, generan un mapa cognitivo de la ubicación de las áreas de alimentación, basado en claves direccionales y posicionales provenientes de eventos anteriores, que guardan en memorias a largo plazo en su hipocampo (ubicación o distancia a puntos de referencia, topografía del lecho marino,

etc.). Esta información se integra in situ con memorias a corto plazo de presencia de presas generadas en otra parte del cerebro para finalmente ubicar y atrapar a las presas (Stephens et al. 2007). El éxito en la alimentación refuerza el componente de memoria a largo plazo y los individuos pueden estereotipar su comportamiento haciéndolo más consistente con el tiempo (Davoren et al. 2003; Woo et al. 2008).

La consistencia de comportamiento es recurrente en varios taxa de animales y podría estar ligada a la reducción del estrés generado por la toma de riesgos y por neofobia (Greenberg 1990; Moller et al. 1998). Sin embargo, si ocurrieran cambios en el ambiente que fueren a los individuos a modificar su comportamiento e incluso a desarrollar nuevas estrategias de búsqueda (e.g. Hamer et al. 2007), tal vez estos cormoranes no cuenten con la plasticidad necesaria para adaptarse al nuevo escenario debido a que la estabilidad ambiental previa no ejerció una selección sobre este aspecto de sus comportamientos. Sería interesante continuar monitoreando esta población para evaluar si la consistencia de comportamiento se mantiene en el largo plazo y a su vez monitorear otras poblaciones de la especie (equivalente al estudio de Garthe et al. 2007) para determinar si la consistencia de comportamiento es generalizada en esta especie o si fue facilitada gracias a la estabilidad de las presas y el ambiente que rodea a esta colonia.

CONCLUSIONES

Los individuos equipados fueron consistentes en la mayoría de los parámetros de sus viajes de alimentación en días sucesivos, en menor medida entre etapas dentro de la temporada y sólo ligeramente consistentes en unos pocos parámetros entre temporadas

reproductivas. Viajaron a distancias similares de la costa y buscaron en las mismas áreas generales en distintos viajes, incluso en distintas temporadas reproductivas. La consistencia en el uso de áreas estaría reflejando la estabilidad del sistema de presas y el ambiente de la zona como así la capacidad de los individuos de utilizar mecanismos de memoria para navegar hacia las fuentes de alimento.

REFERENCIAS

- Acha E. M., Mianzan H. W., Guerrero R. A., Favero M. and Bava J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America - Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* 44: 83-105.
- Ashmole N. P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103: 458-473.
- Bell A., Hankison S. J., Laskowski K. L. 2009. The repeatability of behavior: a meta-analysis. *Journal of Animal Behaviour* 77: 771-783.
- Bearhop S., Phillips R. A., McGill R., Cherel Y., Dawson D. A., Croxall J. P. 2006. Stable isotopes indicate sex-specific and long-term individual foraging specialization in diving seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 311: 157-164.
- Bolnick D. I., Svanbäck R., Fordyce J. A., Yang L. H., Davies J. M., Hulsey C. D., Forister M. L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* 161: 1-28.
- Bregnballe T. 2006. Age-related fledgling production in great cormorants *Phalacrocorax carbo*: influence of individual competence and disappearance of phenotypes. *Journal of Avian Biology* 37: 147-157.
- Buratti C. C. 2008. Distribución y abundancia de anchoíta (*Engraulis anchoita*) durante una campaña de evaluación de merluza realizada en enero-febrero de 2008 entre 43°30' y 47°30'S. *INIDEP Inf. Téc. Int.* N° 65, 18 pp.
- Cook T. R., Cherel Y., Tremblay Y. 2005. Foraging tactics of chick-rearing Crozet shags: individuals display repetitive activity and diving patterns over time. *Polar Biology* 29: 562-569.
- Daunt F., Wanless S., Harris M. P., Money L., Monaghan P. 2007. Older and wiser: improvements in breeding success are linked to better foraging performance in European shags. *Functional Ecology* 21: 561-567.
- Davoren G. K., Montevecchi W. A., Anderson J. T. 2003. Search strategies of a pursuit-diving marine bird and the persistence of prey patches. *Ecological Monographs* 73: 463-481.
- De la Cruz M. 2008. Métodos para analizar datos puntuales. In: *Introducción al Análisis Espacial de Datos en Ecología y Ciencias Ambientales: Métodos y Aplicaciones* (Maestre F. T., Escudero A., Bonet A. Eds.). Asociación Española de Ecología

- Terrestre, Universidad Rey Juan Carlos y Caja de Ahorros del Mediterráneo. pp. 76-127. ISBN: 978-84-9849-308-5.
- Dingemanse N. J., Both C., Drent P. J., Van Oers K., Van Noordwijk A. J. 2002. Repeatability and heritability of exploratory behavior in great tits from the wild. *Journal of Animal Behaviour* 64: 929-938.
- Dixon P. M. 2002. Nearest-neighbor contingency table analysis of spatial segregation for several species. *Ecoscience* 9: 142-151.
- Elliott K. H., Bull R. D., Gaston A. J., Davoren G. K. 2009. Underwater and above-water search patterns of an Arctic seabird: reduced searching at small spatiotemporal scales. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 63: 1773-1785.
- Garthe S., Montevecchi W.A., Chapdelaine G., Rai J.-F., Hedd A. 2007. Contrasting foraging tactics by northern gannets (*Sula bassana*) breeding in different oceanographic domains with different prey fields. *Marine Biology* 151: 687-694.
- Gómez Laich A., Quintana F., Shepard E. L. C., Wilson R. P. 2012. Intersexual differences in the diving behaviour of Imperial Cormorants. *Journal of Ornithology* 153: 139-147.
- Greenberg R. 1990. Ecological plasticity, neophobia and resource use in birds. In: *Avian foraging: theory, methodology, and applications* (Morrison M. L., Ralph C. J., Verner J., Jehl J. R. Eds.). 1988. Cooper Ornithological Society, Asilomar, California.
- Hamer K. C., Phillips R. A., Hill J. K., Wanless S., Wood A. G. 2001. Contrasting foraging strategies of gannets *Morus bassanus* at two North Atlantic colonies: foraging trip duration and foraging area fidelity. *Marine Ecology Progress Series* 224: 283-290.
- Hamer K. C., Humphreys E. M., Garthe S., Hennicke J., Peters G., Gremillet D., Phillips R. A., Harris M. P., Wanless S. 2007. Annual variation in diets, feeding locations and foraging behaviour of gannets in the North Sea: flexibility, consistency and constraint. *Marine Ecology Progress Series* 338: 295-305.
- Harris S., Quintana F., Raya Rey A. 2012. Prey search behavior of the Imperial Cormorant (*Phalacrocorax atriceps*) during the breeding season at Punta León, Argentina. *Waterbirds* 35: 312-323.
- Kato A., Watanuki Y., Nishiumi I., Kuroki M., Shaughnessy P, Naito Y. 2000. Variation in foraging and parental behavior of King Cormorants. *Auk* 117: 718-730.
- Lessells C. M., Boag P. T. 1987. Unrepeatable repeatabilities: a common mistake. *Auk* 104: 116-121.
- Malacalza V. E., Poretti T. I., Bertellotti N. M. 1994. La dieta de *Phalacrocorax albiventer* en Punta León (Chubut, Argentina) durante la temporada reproductiva. *Ornitología Neotropical* 5: 91-97.
- Mauck R. A., Huntington C. E., Grubb T. C. 2004. Age-specific reproductive success: evidence for the selection hypothesis. *Evolution* 58: 880-885.
- Mattern T., Ellenberg U., Houston D. M., Davis L. S. 2007. Consistent foraging routes and benthic foraging behaviour in yellow-eyed penguins. *Marine Ecology Progress Series* 343: 295-306.
- Moller A. P., Milinski M., Slater P. J. B. 1998. Stress and behavior a volume in *Advances in the study of behavior*. volume 27. Academic press, San Diego, California.
- Morrison M. L., Ralph C. J., Verner J., Jehl J. R. 1988. *Avian foraging: theory, methodology, and applications*. Cooper Ornithological Society, Asilomar, California.

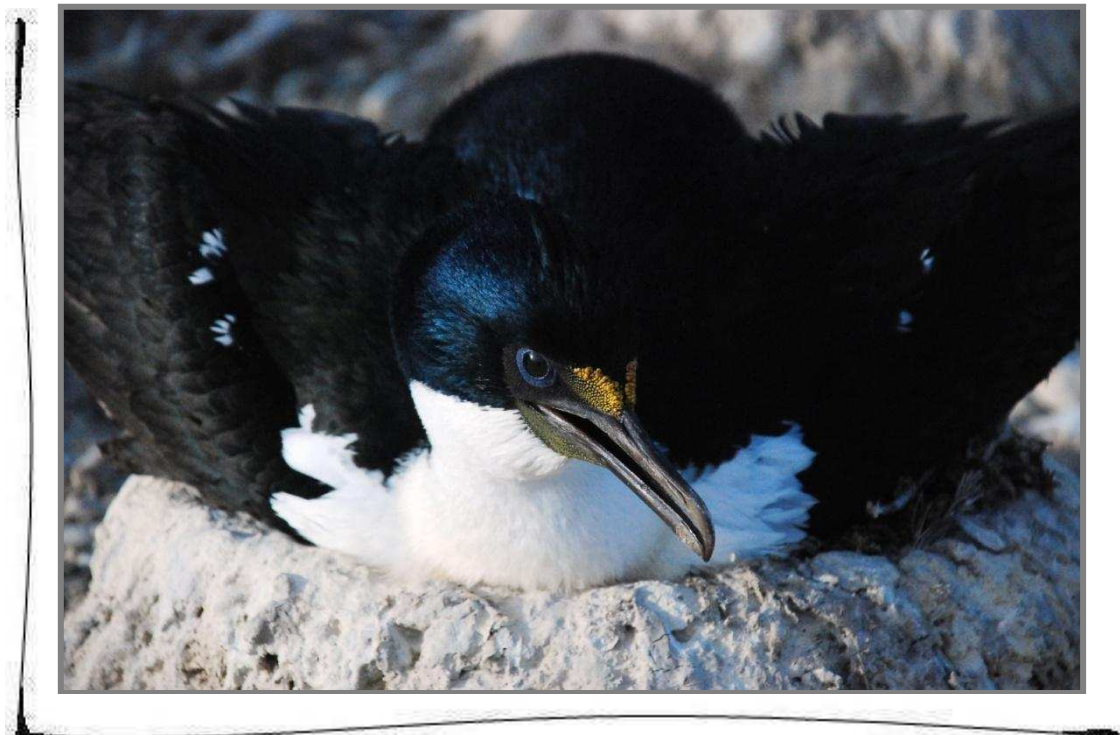
- Moskowitz D. S., Hershberger S. L. 2002. Modeling intraindividual variability with repeated measures data: Methods and applications. Lawrence Erlbaum Associates, Publishers. Mahwah, New Jersey.
- Phillips R. A., Silk J. R. D., Croxall J. P., Afanasyev V., Bennett V. J. 2005. Summer distribution and migration of nonbreeding albatrosses: individual consistencies and implications for conservation. *Ecology* 86: 2386-2396.
- Quintana F., Wilson R., Dell'Arciprete P., Shepard E., Gómez Laich A. 2011. Women from Venus, men from Mars: inter-sex foraging differences in the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* a colonial seabird. *Oikos* 120: 350-358.
- Quillfeldt P., Scroff S., van Noordwijk H. J., Michalik A., Ludynia K., Masello J. F. 2011. Flexible foraging behaviour of a sexually dimorphic seabird: large males do not always dive deep. *Marine Ecology Progress Series* 428: 271-287.
- Recher H. 1990. Specialist or generalist: avian response to spatial and temporal changes in resources. In: *Avian foraging: theory, methodology and applications.* (Morrison M. L., Ralph C. J., Verner J., Jehl J. R. Eds.) Proceedings of an international Symposium of the Cooper Ornithological Society held at Asilomar, California, December 18-19, 1988.
- Robert Coudert Y., Kato A., Naito Y., Cannell B. L. 2003. Individual diving strategies in the Little Penguin. *Waterbirds* 26: 403-408.
- Stephens D. W., Brown J. S., Ydenberg R. C. 2007. *Foraging behavior and ecology.* The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Svigelj S. W., Quintana F. 2007. Sexual size dimorphism and determination by morphometric measurements in breeding Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*). *Waterbirds* 30: 97-102.
- Svigelj W. S., Quintana F. 2011a. Egg-size variation in the Imperial Cormorant: on the importance of individual effects. *Condor* 113: 528-537.
- Svigelj W. S., Quintana F. 2011b. Breeding performance of the Imperial Shag (*Phalacrocorax atriceps*) in relation to year, laying date and nest location. *Emu* 11: 162-165.
- Van de Pol M., Wright J. 2009. A simple method for distinguishing within versus between-subject effects using mixed models. *Animal Behaviour* 77: 753-758.
- Weimerskirch H., Shaffer S. A., Tremblay Y., Costa D. P., Gadenne H., Kato A., Robert-Coudert Y., Sato K., Auriolles D. 2009. Species- and sex- specific differences in foraging behaviour and foraging zones in blue-footed and brown boobies in the Gulf of California. *Marine Ecology Progress Series* 391: 267-278.
- Weimerskirch H., Bertrand S., Silva J., Marquez J. C., Goya E. 2010. Use of social information in seabirds: Compass rafts indicate the heading of food patches. *PlosOne* 5: e9928.
- Woo K. J., Elliott K. H., Davidson M., Gaston A. J., Davoren G. K. 2008. Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology* 77: 1082-1091.
- Zavalaga C. B., Halls I. N., Mori G. P., Taylor S. A., Dell'Ómo G. 2010. At-sea movement patterns and diving behavior of Peruvian boobies *Sula variegata* in northern Peru. *Marine Ecology Progress Series* 404: 259-274.
- Zollner P. A., Lima S. L. 1999. Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology* 80: 1019-1030.
- Zuur A. F., Ieno E. N., Walker N. J., Saveliev A. A., Smith G. M. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R.* 1 st Edition, Springer.



EXPERIENCIA REPRODUCTIVA Y BÚSQUEDA DE ALIMENTO

EL CONTENIDO DE ESTE CAPÍTULO SE PUBLICARÁ EN:

Harris S., Raya Rey A., Quintana F. 2013. Breeding experience and foraging behavior of Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*). *Emu*



RESUMEN

La efectividad en la búsqueda de alimento de las aves marinas reproductoras es un factor determinante del éxito en la reproducción y es de esperar que los individuos optimicen su comportamiento de alimentación a partir de la experiencia adquirida en cada evento reproductivo. En 2008 en la colonia de Punta León en Chubut, Argentina, se reconstruyeron los viajes de alimentación de cuatro machos y nueve hembras de Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) con experiencia reproductiva y diez machos y nueve hembras sin experiencia reproductiva utilizando dispositivos con sistema de posicionamiento global. La duración de los viajes y las distancias máximas desde la costa y desde la colonia no difirieron entre categorías de sexo y edad. El tiempo en vuelo fue superior para los machos, en especial en aquellos sin experiencia reproductiva. El tiempo dedicado al buceo en cada viaje fue superior para los individuos sin experiencia y el número total de buceos fue superior para los machos sin experiencia. Los machos segregaron entre categorías de edad / experiencia la ubicación de las áreas donde buscaron en forma más intensa, y se segregaron machos y hembras dentro del grupo de individuos con experiencia. Cuatro machos sin experiencia buscaron alimento juntos durante parte de sus viajes de alimentación y un macho equipado en su primer y posteriores dos eventos reproductivos disminuyó el tiempo total de buceo por viaje y el número total de buceos entre el primero y los subsiguientes dos eventos reproductivos. Los individuos sin experiencia, y en particular los machos, difirieron en su comportamiento de alimentación respecto a los individuos con experiencia, y esto podría deberse en parte a diferencias en la experiencia, el tamaño, u otros factores fisiológicos que estuvieran condicionando el comportamiento de los individuos en su primer evento y que se modifican en los subsiguientes eventos.

INTRODUCCIÓN

Durante la época reproductiva, las aves marinas ven incrementadas sus restricciones energéticas y de tiempo en el mar pero no obstante deben continuar buscando alimento bajo estas condiciones, más aún, debiendo también alimentar a sus crías. Los individuos con experiencia reproductiva generalmente tienen más éxito en la crianza de sus pichones que aquellos que se reproducen por primera vez (Curio 1983; Limmer y Becker 2009). Dentro de una población los individuos tienden a elegir parejas de la misma edad y /o experiencia y coordinan con ella la división de tareas del cuidado parental (Jouventin et al. 1999; Bried y Jouventin 2002; Weimerskirch et al. 2003). En algunas especies los individuos sólo intentan reproducirse luego de varios años (Croxall 1987) y esta demora estaría relacionada con la optimización del comportamiento de alimentación, lo cual es vital para la supervivencia de sus pichones (Angelier et al. 2007; Daunt et al. 2007; Stephens et al. 2007).

La teoría de historia de vida predice que, al vivir muchos años y ser iteróparas, las aves marinas pueden ajustar su esfuerzo de reproducción actual de modo tal de maximizar su aptitud biológica (Navarro y González-Solís 2007; Berman et al. 2009). Varias hipótesis han sido propuestas para explicar cómo ocurre este ajuste en base a la edad o experiencia reproductiva, y entre ellas la hipótesis de experiencia reproductiva plantea que mejoran su rendimiento reproductivo en eventos sucesivos, los individuos más jóvenes son menos eficientes que los mayores y diversos atributos se adquieren con la experiencia. La hipótesis de restricción o “restraint” postula que los individuos sólo comienzan a reproducirse una vez que han adquirido suficiente experiencia, tamaño, etc. (e.g. Angelier et al. 2007b) y la hipótesis de limitación o “constraint” se refiere a las limitaciones que tienen los individuos más jóvenes para reproducirse que luego

desaparecen. Otras dos hipótesis se enfocan en la aparición o desaparición de determinados fenotipos de la población a medida que pasan los eventos reproductivos ya que los individuos más aptos tienen mayor edad cuando comienzan a reproducirse (hipótesis de reproducción retrasada “delayed breeding”) o porque los individuos menos exitosos desaparecen de la población reproductora (hipótesis de supervivencia *diferencial* o “differential survival”, Mauck et al. 2004). Algunos autores sugieren que también puede estar ocurriendo alguna combinación de los mecanismos mencionados (Bregnballe 2006). Por otro lado la variabilidad entre individuos y las fluctuaciones ambientales también tendrán un efecto sobre el proceso selectivo (Cam et al. 2002; Pinaud y Weimerskirch 2002; Barbraud y Weimerskirch 2005; Van de Pol Verhulst 2006; Nevoux et al. 2007).

En muchas especies de aves marinas, la probabilidad de criar pichones con éxito se estabiliza en los individuos luego de un cierto número de eventos reproductivos y en algunos casos hasta llegan a la senescencia en algún momento (Berman et al. 2009). A su vez, los individuos mayores tienden a reproducirse más temprano en la temporada que aquellos más jóvenes (e. g. Gaviota Tridáctila *Rissa tridactyla* y Pardela de Tasmania *Puffinus tenuirostris*, Thomas y Coulson 1988; Wooller et al. 1990) y dentro del género *Phalacrocoracidae*, los individuos mayores tienen a su vez mayor éxito reproductivo (Cormorán Moñudo *Phalacrocorax aristotelis* y Cormorán Imperial *Phalacrocorax atriceps*, Daunt et al. 1999; Svagelj y Quintana 2011). Las diferencias relacionadas con la edad pueden deberse a la ventaja que provee la experiencia ya que con cada evento el individuo tiene la oportunidad de ir optimizando su comportamiento e incluso incrementando o disminuyendo su esfuerzo reproductivo (Stephens et al. 2007; Zimmer et al. 2011).

El comportamiento de alimentación del Cormorán Imperial ha sido estudiado exhaustivamente y se han detectado diferencias entre los sexos en ciertos parámetros de los viajes de alimentación de los individuos (e.g. ciclos de buceos y áreas utilizadas por cada sexo, Quintana et al. 2011; Gómez Laich et al. 2012). Sin embargo, este es el primer estudio a nuestro saber que incorpora información de individuos que se reproducen por primera vez con el fin de determinar si existen diferencias en el comportamiento de alimentación entre grupos de distinta edad o experiencia. El principal objetivo es comparar el comportamiento de alimentación de machos y hembras de Cormorán Imperial con y sin experiencia reproductiva para determinar si existen diferencias entre grupos de edad y sexos asociados a diversos parámetros de su comportamiento de alimentación.

METODOLOGÍA

En la colonia de Punta León (42°05'S; 64°30'O) mil pichones de Cormorán Imperial son anillados cada año (Svageľj y Quintana 2011) con lo cual cada año son encontrados individuos de edad conocida en la colonia. Durante la temporada reproductiva de 2008, fueron equipados con dispositivos equipados con sistema de posicionamiento global (de aquí en más GPS) (Earth and Ocean Technology, Keil, Alemania) individuos con experiencia reproductiva (diez machos y diez hembras con más de cuatro eventos reproductivos) y sin experiencia reproductiva (diez machos y diez hembras de dos o tres años de edad). Para cada individuo se registró un viaje de alimentación cuando sus pichones tenían menos de diez días de edad. Otros estudios han mostrado que la fecha de puesta por sí sola no modifica el éxito reproductivo de los individuos con lo cual los

datos de viajes de alimentación de individuos con y sin experiencia, tomados con diez días de diferencia, son comparables (Daunt et al. 1999). Se obtuvieron datos de cuatro machos y nueve hembras con experiencia y diez machos y nueve hembras sin experiencia reproductiva. A su vez, un individuo sin experiencia reproductiva en 2008 fue equipado nuevamente en las dos temporadas reproductivas siguientes (dos viajes durante el cuidado temprano y dos durante el cuidado tardío de pichones en 2009 y un viaje durante el cuidado temprano de pichones en 2010).

Las siguientes variables fueron extraídas de cada viaje de alimentación: duración del viaje (horas), distancia máxima a la costa y la colonia (km), tiempo volando y buceando (h) y número total de buceos (siguiendo a Quintana et al. 2011). La Búsqueda Restringida en un Área (Area Restricted Search, ARS) se determinó a partir del análisis de first-passage time utilizando el paquete `fpt` en R (CRAN project) siguiendo a Harris et al. (2012), y se determinó la ubicación y profundidad de estas áreas utilizando una grilla de batimetría de una resolución de 1,852 km (GEBCO 2003) en ArcGIS.

Se construyeron Modelos Lineales Generales (MLG) con máxima verosimilitud restringida (restricted maximum likelihood “REML”) para ajustar cada variable al sexo, la experiencia reproductiva y la interacción entre ambas. En cada caso se eligió el mejor modelo por eliminación de efectos no significativos a partir del modelo global. A su vez, se realizó un test de Tukey sobre cada variable para comparar entre categorías. Todas las variables ajustaron a una distribución normal (gaussiana) excepto el número total de buceos el cual fue transformado previamente con \log_{10} . La segregación de áreas de ARS entre sexos, en general, y dentro de cada grupo de experiencia se evaluó utilizando el paquete de Dixon en R. La segregación de áreas se evaluó con un análisis de vecino más cercano para cada punto dado su marca (sexo o edad) y la frecuencia de cierto tipo de vecino para cada marca se contrastó con una probabilidad estimada a

partir de simulaciones de Monte Carlo. Una segregación de marcas se consideró significativa si la ocurrencia de un tipo de vecino era superior a la esperada por azar. La segregación global (overall segregation) se determinó al integrar los parámetros de segregación de todas las marcas del set de datos. Los valores se expresan como promedios \pm desvío estándar. Para todas las estimaciones la significancia se fijó en $P < 0,05$.

RESULTADOS

Se obtuvieron datos de viajes de treinta y dos Cormoranes Imperiales (trece con experiencia y diecinueve sin experiencia reproductiva). La distancia máxima alcanzada fue de 24 ± 8 km desde la colonia y 18 ± 9 km desde la costa, sin diferencias entre categorías. La duración de los viajes no difirió entre categorías (test de Tukey para todas las comparaciones pareadas $P > 0,05$). Los machos presentaron un mayor tiempo volando, en general que las hembras., Se encontraron diferencias entre sexos en los individuos sin experiencia y entre hembras con y machos sin experiencia, ya que estos últimos pasaron la mayor cantidad de tiempo en vuelo durante sus viajes (test de Tukey $P < 0,01$ y $P = 0,04$, respectivamente). El tiempo buceando fue mayor para los individuos sin que con experiencia, en general, y entre los machos fue superior para aquellos sin que con experiencia (test de Tukey $P = 0,02$). El número total de buceos fue marcadamente superior para los machos sin experiencia que para el resto de las categorías (test de Tukey para machos sin vs. con experiencia $P < 0,01$, hembras sin vs. con experiencia $P = 0,03$ y entre machos y hembras sin experiencia $P < 0,01$).

La ubicación de las áreas de ARS no difirió entre sexos (segregación general o overall segregation de ubicaciones entre sexos $\chi^2_1 = 0,3$; $P = 0,90$) y no se segregó entre categorías para las hembras (segregación general entre hembras con y sin experiencia $\chi^2_1 = 0,03$; $P = 0,96$). Sin embargo, los machos si segregaron las ubicaciones de estas áreas entre categorías (segregación general de ubicaciones entre machos con y sin experiencia $\chi^2_1 = 6,86$; $P = 0,02$, **Fig. 1**). Dentro del grupo de individuos sin experiencia, los machos y las hembras no segregaron sus áreas de alimentación ($P = 0,87$), pero dentro del grupo de individuos con experiencia, los sexos si se segregaron ($P = 0,04$). La superposición de áreas de alimentación utilizadas por cada sexo no fue temporal ya que machos y hembras se alimentan en distintos horarios del día (Harris et al. 2013, Capítulo VI de esta tesis).

Durante 2008, un grupo de machos sin experiencia reproductiva que fue equipado el mismo día buscó alimento en los mismos lugares e incluso en el mismo momento. Esto indica que se alimentaron juntos por lo menos en algunas instancias de sus viajes de alimentación en esa oportunidad (**Fig. 2**). Los individuos no necesariamente comenzaron sus viajes juntos pero sí realizaron buceos juntos en algún momento y luego cada uno continuó buscando o retornó a la colonia con una trayectoria directa.

Un macho sin experiencia en 2008 fue equipado nuevamente en 2009 (cuatro viajes) y en 2010 (un viaje, ver metodología). El primer viaje en 2009 fue en la misma dirección al del 2008. El segundo viaje grabado en 2009, al día siguiente, fue más al sur y más lejos de la costa. Los viajes tercer y cuarto en 2009, durante el cuidado tardío de pichones, fueron más al sureste y similar al que realizó este mismo individuo en 2010 (**Fig. 3**). El tiempo total buceando de este individuo fue superior en 2008 (2,88h) que en 2009 (1,67h - 1,44h - 1,33h - 1,81h) y fue incluso menor en 2010 (1,43h, $r^2 = 0,93$, $F_{2,3} =$

32,15; $P < 0,01$). El número total de buceos se redujo del primer a los subsiguientes eventos reproductivos, equivalente a lo predicho a partir de la comparación entre individuos con y sin experiencia reproductiva (195 buceos en 2008, 89 – 67 – 62 - 52 buceos en 2009 y 36 buceos en 2010, $r^2 = 0,86$, $F_{2,3} = 16,06$; $P = 0,02$). Si bien el tamaño del muestreo no permite concluir sobre diferencias entre las categorías de edad, el estudio permitió mostrar de qué manera un individuo modificó algunos aspectos de su comportamiento de un evento reproductivo al siguiente.

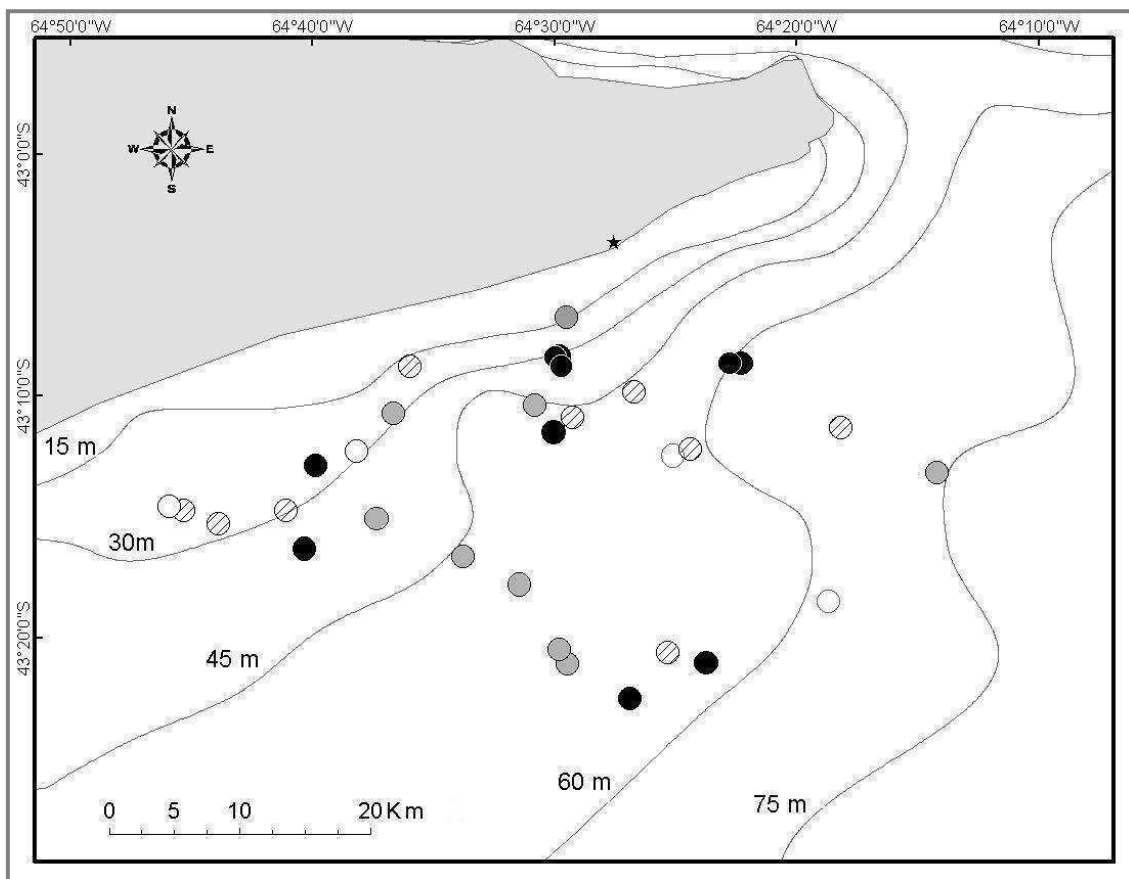


Figura 1. Áreas de ARS de Cormoranes Imperiales reproductores de la colonia de Punta León en 2008. Machos con experiencia reproductiva (círculos blancos, $n = 4$), machos sin experiencia reproductiva (círculos negros, $n = 10$), hembras con experiencia reproductiva (círculos rayados, $n = 9$) y hembras sin experiencia reproductiva (círculos grises, $n = 9$). La colonia e isobatas de 15m indicadas en la figura.

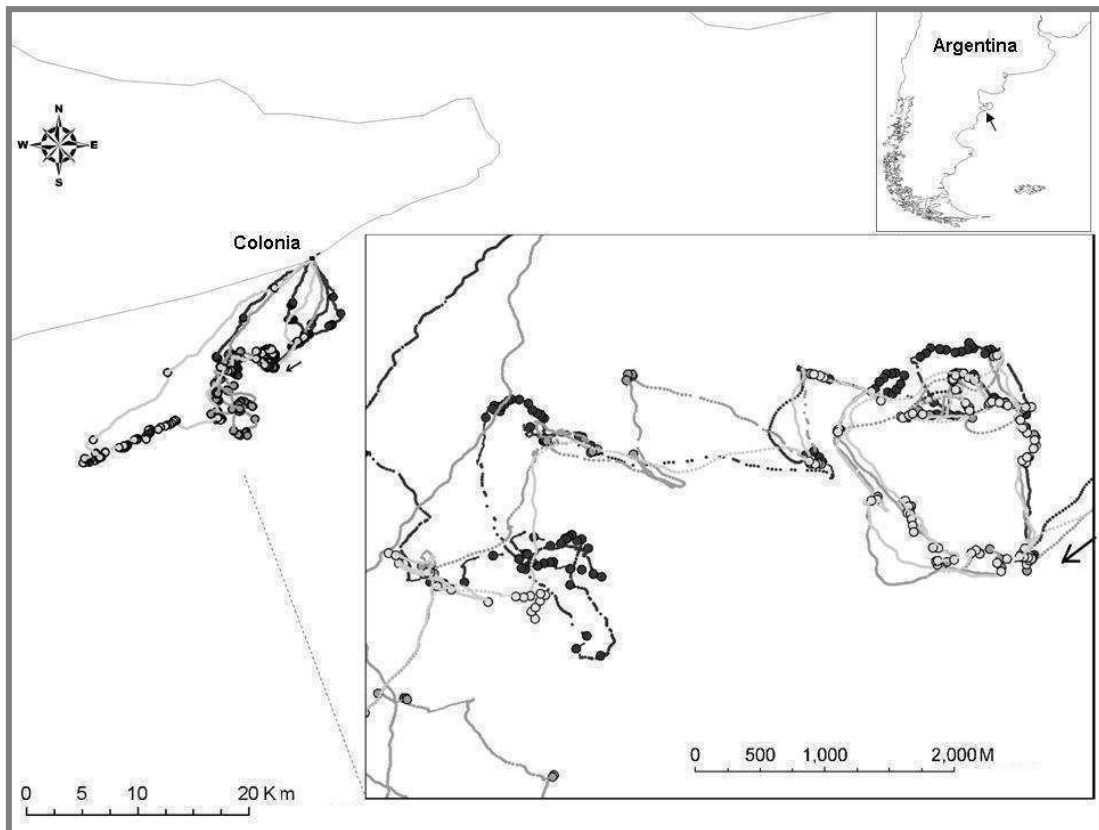


Figura 2. Viajes de alimentación de machos de Cormorán Imperial sin experiencia reproductiva que se alimentaron juntos (cada individuo con un tono distinto de gris, círculos grandes indican buceos). Un sector del viaje ampliado. Sentido de las trayectorias indicado con una flecha. Ubicación de la colonia indicado en recuadro.

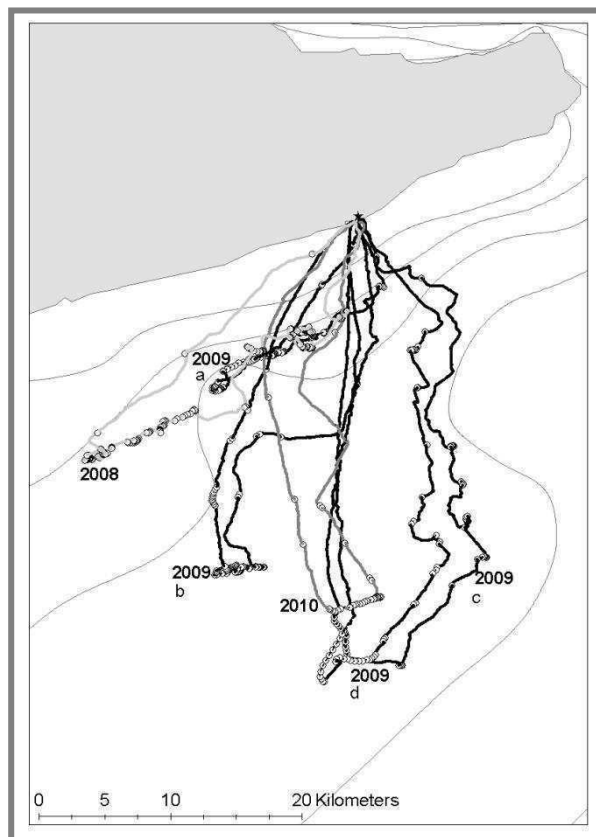


Figura 3. Viajes de alimentación de un Cormorán Imperial macho en 2008 (líneas grises, un viaje), 2009 (líneas negras, cuatro viajes a y b durante el cuidado temprano y c y d durante el cuidado tardío de pichones) y 2010 (líneas gris oscuro, un viaje). Buceos indicados con círculos blancos.

DISCUSIÓN

Los Cormoranes Imperiales de Punta León que se reprodujeron por primera vez difirieron en algunos aspectos de su comportamiento de alimentación de aquellos individuos estudiados con experiencia reproductiva. Los individuos sin experiencia bucearon más tiempo y los machos sin experiencia bucearon a una tasa mayor y volaron por más tiempo que los otros grupos. Dentro del grupo de individuos con experiencia reproductiva, machos y hembras se segregaron en base a la ubicación de las áreas de ARS y además los machos sin experiencia utilizaron áreas de ARS diferentes que los machos con experiencia. Por primera vez se obtuvieron registros de viajes de alimentación en grupos, observándose individuos que estuvieron juntos al menos parte de sus viajes. A su vez, un individuo sin experiencia en 2008 fue equipado nuevamente en dos años subsiguientes y se determinó que algunos aspectos de su comportamiento se modificaron de un año a otro de un modo similar al esperado en base a la comparación entre grupos de individuos con y sin experiencia reproductiva.

La principal presa consumida por adultos reproductores de Cormorán Imperial son Raneyas (*Raneya brasiliensis*) las cuales buscan activamente en el lecho marino (Malacalza et al. 1994, <http://youtu.be/jZ4QAWKgBu4>, Zavalaga et al. no publ.). Sin embargo, también se consumen otras presas tales como Anchoítas (*Engraulis anchoita*), las cuales son las presas predominantes identificadas en regurgitados de individuos reproductores recolectados durante el cuidado temprano de pichones dentro del período reproductivo (Malacalza et al. 1994). La existencia de este tipo de presa en la dieta puede ser el resultado del consumo por parte de individuos jóvenes. De hecho, los viajes grabados de individuos sin experiencia reproductiva fue distinta al resto y similar a como ocurre en otras colonias (Weimerskirch et al. 2010), por lo que también es posible

que los machos más jóvenes estuvieran alimentándose en grupo de cardúmenes pelágicos caso de la anchoíta. Los individuos sin experiencia suelen comenzar a reproducirse más tarde en la temporada que los más experimentados (Svigelj y Quintana 2011) por cuanto los viajes de alimentación de ambos grupos fueron registrados con diez días de diferencia para que sus pichones tuvieran la misma edad al momento del viaje. Sin embargo, los cambios que pudieran ocurrir en la disponibilidad de presas no sería el único factor determinante del comportamiento de alimentación ya que a pesar de realizar sus viajes en fechas más tardías, las hembras sin experiencia reproductiva no difirieron significativamente de las experimentadas, lo cual podría estar ligado a las mayores restricciones que presenta este sexo debido al dimorfismo (Quintana et al. 2011; Gómez Laich et al. 2012). Los individuos con experiencia no parecen modificar su comportamiento en gran medida a lo largo de la temporada lo cual indicaría un cierto nivel de consistencia de comportamiento, independientemente de los cambios que podrían estar ocurriendo en el ambiente a lo largo de la temporada (Harris et al. en prep., Capítulo III de esta tesis).

El comportamiento de alimentación está ligado al éxito reproductivo (Nevoux et al. 2007) y el éxito en cada temporada se vuelve más importante para la aptitud biológica del individuo a medida que pasan los años. Así, se irán seleccionando caracteres que optimicen el comportamiento del individuo en los sucesivos eventos reproductivos (Erikstad et al. 1998; Mauck et al. 2004; Bregnballe 2006). La hipótesis de limitación, dentro de la teoría de historias de vida, es la sustentada por los resultados obtenidos aunque no es excluyente de otras hipótesis de historia de vida. Los individuos no serían tan eficientes en el primer intento (e.g. hembras invierten más tiempo en bucear, ver Shepard et al. 2009), pero irán optimizando su comportamiento con el tiempo. El macho registrado durante su primer y siguientes dos eventos reproductivos

ilustra cómo los individuos pueden modificar su comportamiento y luego mantenerlo en el tiempo, y el tamaño está directamente ligado a las profundidades que puede alcanzar el individuo (Wilson y Quintana 2004) por lo que la restricción de profundidad máxima impuesta en el primer intento puede eliminarse con la edad y podrían alcanzar nuevas áreas / profundidades que no estaban disponibles para ellos en el pasado. La hipótesis de limitación también ha sido aceptada como explicación del incremento en el éxito reproductivo en otras aves marinas (Angelier et al. 2007). Los resultados también sustentan la hipótesis de supervivencia diferencial de determinados tipos de comportamiento entre el primer y los subsiguientes eventos reproductivos. Los individuos sin experiencia podrían estar desplegando una variedad de comportamientos y aquellos que resulten más efectivos serían los seleccionados en futuros eventos reproductivos. Sin embargo, para poner a prueba estas hipótesis son necesarios otros tipos de diseño experimental con un mayor número de muestras, y ser más extendidos en el tiempo, con el fin de distinguir factores intra de inter individuales que se reflejen en el comportamiento de individuos de distintas clases de edad (Zimmer et al. 2011).

El poder comprender el comportamiento de nuevos reclutas en una población es un factor clave para determinar cuáles son las variables limitantes del comportamiento y, en última instancia, inferir sobre la dinámica de una población. Se han realizado pocos estudios sobre el comportamiento de individuos de edad conocida (Limmer y Becker 2009; Zimmer et al. 2011) ya que este tipo de información detallada es difícil de obtener en poblaciones naturales de aves marinas. El estudio durante muchos años en esta colonia ha permitido que este tipo de información esté disponible. Es importante que el mismo se continúe en el tiempo ya que se incrementa el valor de la información y puede ser utilizada para aprender más sobre esta especie, o extrapolarlo a otras aves

marinas y dar lugar a que se planteen nuevas preguntas sobre el comportamiento de los individuos en relación a la dinámica poblacional.

CONCLUSIONES

Los comportamientos de búsqueda de alimento de individuos que se reprodujeron por primera vez difirieron de aquellos con experiencia reproductiva, en particular los machos. Se muestra evidencia que los individuos de Cormorán Imperial, en particular los machos, serían capaces de afinar su comportamiento en eventos sucesivos a partir de su primera temporada reproductiva comportándose de modo similar, con el tiempo, a individuos con más experiencia reproductiva.

REFERENCIAS

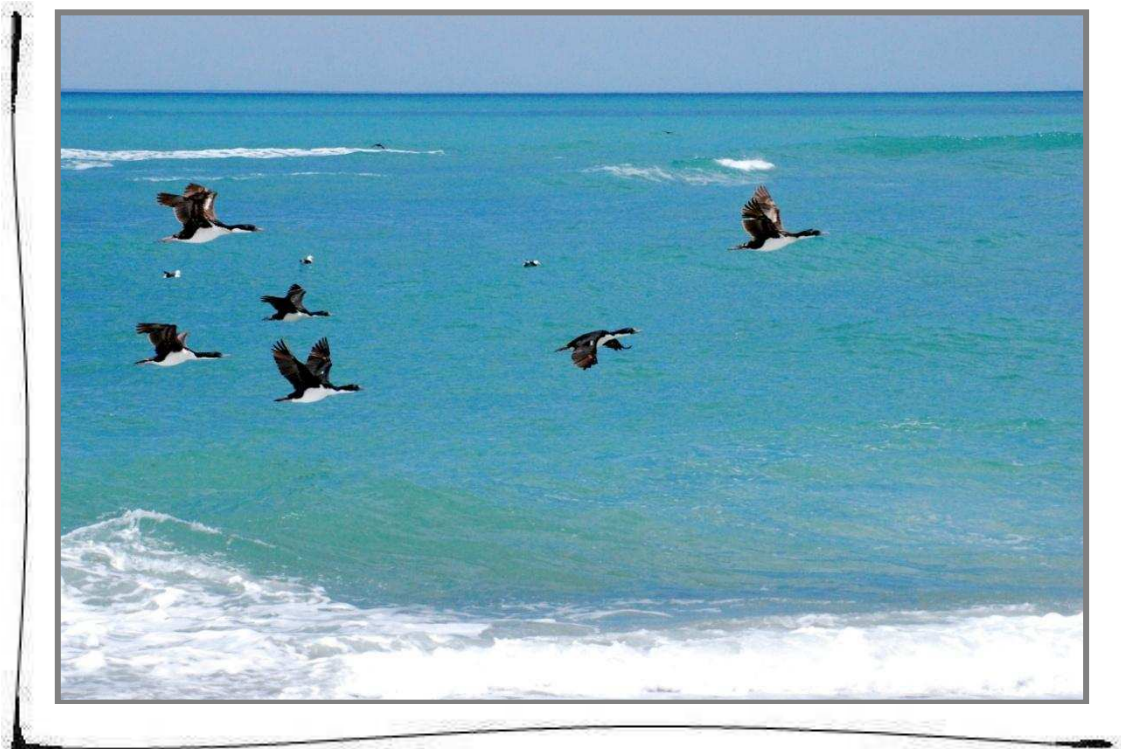
- Angelier F., Weimerskirch H., Dano S., Chastel O. 2007a. Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: a hormonal perspective. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 61: 611-621.
- Angelier F., Moe B., Weimerskirch H., Chastel O. 2007b. Age-specific reproductive success in a long-lived bird: do older parents resist stress better? *Journal of Animal Ecology* 76: 1181-1191.
- Barbraud C., Weimerskirch H. 2005. Environmental conditions and breeding experience affect costs of reproduction in blue petrels. *Ecology* 86: 682-692.
- Berman M., Gaillard J-M., Weimerskirch H. 2009. Contrasted patterns of age-specific reproduction in long-lived seabirds. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 276: 375-382.
- Bregnballe T. 2006. Age-related fledging production in great cormorants *Phalacrocorax carbo*: influence of individual competence and disappearance of phenotypes. *Journal of Avian Biology* 37: 149-157.
- Bried J., Jouventin P. 2002. Site and mate choice in seabirds: an evolutionary approach. In (Schreiber E.A., Burger J. Eds.) *Biology of Marine Birds*. CRC Press, Boca Raton, FL, pp:263-305.

- Cam E., Link W. A., Cooch E. G., Monnat J-Y., Danchin E. 2002. Individual covariation in life-history traits: seeing the trees despite the forest. *The American Naturalist* 159: 96-105.
- Croxall J. P. 1987. *Seabirds: Feeding ecology and role in marine ecosystems*. Croxall J. P. Ed. Cambridge University Press.
- Curio E. 1983. Why do young birds reproduce less well? *Ibis* 125: 400-404.
- Erikstad K. E., Fauchald P., Tverra T., Steen H. 1998. On the cost of reproduction in long-lived birds: the influence of environmental variability. *Ecology* 79: 1781-1788.
- Daunt F., Wanless S., Harris M. P., Monaghan P. 1999. Experimental evidence that age-specific reproductive success is independent of environmental effects. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 266: 1489-1493.
- Daunt F., Wanless S., Harris M. P., Money L., Monaghan P. 2007. Older and wiser: improvements in breeding success are linked to better foraging performance in European shags. *Functional Ecology* 21: 561-567.
- Gómez Laich A., Quintana F., Shepard E. L. C., Wilson R. P. 2011. Intersexual differences in the diving behavior of Imperial Cormorants. *Journal of Ornithology* 20: 1-9.
- Jouventin P., Lequette B., Dobson F. S. 1999. Age-related mate choice in the wandering albatross. *Journal of Animal Behaviour* 57: 1099-1106.
- Limmer B., Becker P. H. 2009. Improvement in chick provisioning with parental experience in a seabird. *Journal of Animal Behaviour* 77: 1095-1101.
- Malacalza V. E., Poretti T. I., Bertellotti N. M. 1994. La dieta de Phalacrocorax albiventer en Punta León (Chubut, Argentina) durante la temporada reproductiva. *Ornitología Neotropical* 5: 91-97.
- Mauck R. A., Huntington C. E., Grubb T. C. 2004. Age-specific reproductive success: evidence for the selection hypothesis. *Evolution* 58: 880-885.
- Navarro J., González-Solís J. 2007. Experimental increase of flying costs in a pelagic seabird: effects on foraging strategies, nutritional state and chick condition. *Oecologia* 151: 150-160.
- Nevoux M., Weimerskirch H., Barbraud C. 2007. Environmental variation and experience-related differences in the demography of the long-lived black-browed albatross. *Journal of Animal Ecology* 76: 159-167.
- Pinaud D., Weimerskirch H. 2002. Ultimate and proximate factors affecting the breeding performance of a marine top-predator. *Oikos* 99: 141-150
- Quintana F., Wilson R., Dell'Arciprete P., Shepard E., Gómez Laich A. 2011. Women from Venus, men from Mars: inter-sex foraging differences in the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* a colonial seabird. *Oikos* 120: 350-358.
- Shepard E. L. C., Wilson R., Quintana F., Gómez Laich A., Forman D. W. 2009. Pushed for time or saving on fuel: fine-scale energy budgets shed light on currencies in a diving bird. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 276: 3149-3155.
- Stephens D. W., Brown J. S., Ydenberg R. C. Eds. 2007. *Foraging behavior and ecology*. The University of Chicago Press. Chicago and London.
- Svagej W. S., Quintana F. 2011. Breeding performance of the Imperial Shag (*Phalacrocorax atriceps*) in relation to year, laying date and nest location. *Emu* 111: 162-165.
- Thomas C. S., Coulson J. C. 1988. Reproductive success of Kittiwake Gulls, *Rissa tridactyla*. In: (Clutton-Brock T. H. Ed) *Reproductive success: Studies of*

- individual variation in contrasting breeding systems. The University of Chicago Press, Chicago, London, pp 251-262.
- Van de Pol M., Verhulst S. 2006. Age-dependent traits: a new statistical model to separate within- and between-individual effects. *The American Naturalist* 167: 766–773.
- Weimerskirch H., Ancel A., Caloin M., Zahariev A., Spagiari J., Kersten M, Chastel O. 2003. Foraging efficiency and adjustment of energy expenditure in a pelagic seabird provisioning its chick. *Journal of Animal Ecology* 72: 500-508.
- Weimerskirch H., Bertrand S., Silva J., Marques J. C., Goya E. 2010. Use of social information in seabirds: compass rafts indicate the heading of food patches. *PlosOne* 5: 9928-9936.
- Wilson R. P., Quintana F. 2004. Surface pause in relation to dive duration in imperial cormorants; how much time for a breather? *Journal of Experimental Biology* 207: 1789-1796.
- Wooller R. D., Bradley J. S., Skira L. J., Serventy D. L. 1990. Reproductive success of short-tailed shearwater *Puffinus tenuirostris* in relation to their age and breeding experience. *Journal of Animal Ecology* 59: 161-170.
- Zimmer I., Ropert-Coudert Y., Kato A., Ancel A., Chiaradia A. 2011. Does foraging performance change with age in female little penguins (*Eudyptula minor*)? *PlosOne* 6: e16098.



TIPOS DE PRESA Y COMPORTAMIENTO DE BÚSQUEDA



RESUMEN

El comportamiento de búsqueda de alimento de un ave marina estará ligado al tipo de presa que consume. Cuarenta Cormoranes Imperiales (*Phalacrocorax atriceps*) reproductores de la colonia de Punta León, fueron equipados con dispositivos con sistemas de posicionamiento global (GPS) para registrar dos viajes de alimentación y, tras su remoción, se les extrajo una muestra de sangre a partir de la cual se estimó su dieta utilizando la información de isótopos estables de nitrógeno y carbono. No se encontraron diferencias en las firmas isotópicas entre machos y hembras. Se encontró una correspondencia entre el comportamiento de alimentación y los valores de nitrógeno en plasma, los individuos que fueron más lejos de la colonia y realizaron más buceos durante sus viajes de alimentación presentaron los valores más positivos de nitrógeno. A partir de modelos de mezcla se encontró que las presas más consumidas por los individuos de esta colonia fueron los peces bentónicos (*Raneya brasiliensis*). En menor medida se detectó la presencia de peces pelágicos *Engraulis anchoita* y también cefalópodos (e.g. *Octopus tehuelchus*) en la dieta de algunos individuos. Se estimó que los Cormoranes Imperiales se ubican en el cuarto nivel trófico en la cadena trófica en su área de alimentación.

INTRODUCCIÓN

El conocimiento del modo de obtener el alimento, las áreas de alimentación y la dieta son claves en los estudios de ecología trófica de las aves marinas. En los últimos años, gracias a los avances de la tecnología y a las nuevas metodologías, ha sido factible estudiar diversos aspectos de la ecología trófica de forma integrada utilizando registradores de posición e isótopos estables (Votier et al. 2010; Votier et al. 2011). A partir de los estudios donde se analiza simultáneamente el comportamiento y la dieta de los individuos es posible identificar si existen correspondencias entre características del comportamiento y las presas consumidas. Estos estudios son interesantes, por ejemplo, en especies sexualmente dimórficas, como los cormoranes, donde existen diferencias en tamaño o fisiológicas que podrían traducirse en diferencias en las áreas / profundidades de alimentación utilizadas por cada sexo y en consecuencia tendrán acceso a distintos tipos de presas (e.g. Elliott et al. 2008). También es posible determinar si las consistencias en el comportamiento de búsqueda de alimento están reflejadas en la especialización en algún tipo de presa (Tremblay y Cherel 2003; Woo et al. 2008; Masello et al. 2010).

El estudio de la dieta a partir de la composición de isótopos estables de carbono y nitrógeno en diversos tejidos es un complemento muy poderoso de los estudios de dieta tradicionales (Cherel et al. 2005). Presenta la ventaja de ser menos invasivo que otros métodos y, extremadamente útil cuando es el único tipo de análisis posible como en el caso de aves y mamíferos marinos que viajan largas distancias y durante largos períodos de tiempo (Bearhop et al. 2006; Eder y Lewis 2009; Lorrain et al. 2009; Drago et al. 2010; Phillips et al. 2011). La composición isotópica registrada en un individuo será una combinación de la composición isotópica de sus presas y el fraccionamiento

que ocurre en el tejido analizado ya que cada tejido tiene distinta composición y velocidad de regeneración (e. g. de 3 días para el plasma y 30 días para la sangre entera, Quillfeldt et al. 2010). Por lo tanto, al evaluar varios tejidos de un mismo individuo es posible determinar si su composición isotópica se mantiene en distintas etapas del ciclo de vida (Bearhop et al. 2006). Las marcas isotópicas (isótopo pesado vs. liviano) de carbono y nitrógeno en un individuo están determinadas en última instancia por la proporción isotópica en la base de la cadena trófica (Fry 2006) y en ambientes donde los productores primarios difieren significativamente en sus composiciones isotópicas (e.g. costero vs. marino, pelágico vs. bentónico) distintos linajes pueden ser distinguidos a partir de las diferencias isotópicas en la base y a través de toda la red trófica (France 1995; Clementz y Koch 2001). Con el uso de ambos indicadores es posible distinguir a grandes rasgos el tipo de presa, a partir del registro de isótopos de nitrógeno, y el área de alimentación de las presas que consumieron los individuos, a partir de los isótopos de carbono (Fry 2006; Kojadinovic et al. 2008; Riccialdelli et al. 2010; West et al. 2010). A su vez, si se tiene información sobre la marca isotópica de todas las presas potenciales es posible estimar la proporción de cada una en la dieta a partir de modelos de mezcla (Phillips y Gregg 2001; Ciancio et al. 2008; Parnell et al. 2010).

El Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) es una especie ideal para estudios integrados de comportamiento y dieta dado que, tanto machos como hembras, realizan un viaje diario para buscar alimento y pueden ser equipados con dispositivos con sistemas de posicionamiento global (GPS) y se puede tomar muestras para isótopos estables fácilmente. A partir de la recolección de regurgitados en estudios previos realizados en la colonia se determinó que se alimentan de una variedad de presas, predominantemente peces bentónicos tales como *Raneya brasiliensis* y en menor medida de peces pelágicos tales como *Engraulis anchoita* y cefalópodos (Malacalza et

al. 1994). Con estos datos de literatura es posible elaborar modelos de mezcla para la dieta utilizando las marcas isotópicas de los predadores y sus presas (e.g. paquete SIAR en R, CRAN Project).

El principal objetivo de este estudio es evaluar el comportamiento de búsqueda de alimento y la proporción de los distintos tipos de presa consumidos por los Cormoranes Imperiales de Punta León a través del uso de dispositivos GPS y las firmas isotópicas de carbono y nitrógeno en sangre y plasma sanguíneo, para determinar: 1) si las características de los viajes de alimentación (e.g. distancia máxima desde la costa) se correlacionan con las marcas isotópicas; 2) si la composición de la dieta de los individuos se mantiene en el corto y mediano plazo (días a semanas), mediante la correlación de las marcas en plasma y sangre entera para estos individuos y 3) si es posible identificar distintas estrategias de búsqueda de alimento entre parejas reproductoras y estimar el nivel trófico de los cormoranes en este sitio.

METODOLOGÍA

Muestras de las aves

En la colonia de Punta León (42°05'S; 64°30'O) 40 Cormoranes Imperiales reproductores fueron equipados con dispositivos con sistema de posicionamiento global (GPS, Earth & Ocean Technology) para grabar dos viajes de alimentación consecutivos y tras su remoción, se extrajeron 2 ml de sangre de la vena yugular de los individuos equipados. La sangre extraída fue centrifugada y las células y el plasma sanguíneo fueron separados y mantenidos a -80 °C. Las muestras fueron posteriormente

liofilizadas y enviadas para ser analizadas isotópicamente. Se obtuvo sangre completa, plasma sanguíneo y dos viajes de alimentación completos de 13 machos y 12 hembras.

Dieciocho de los individuos muestreados formaron parejas y se obtuvieron dos viajes de alimentación, sangre entera y plasma sanguíneo para ambos miembros de estas nueve parejas. Todas las manipulaciones se llevaron a cabo cuando un solo miembro de la pareja estaba presente para reducir el impacto de nuestra presencia. Los machos se capturaron a la mañana, cuando las hembras estaban alimentándose, y las hembras a la tarde cuando el macho era el que estaba en el mar. Los viajes de los machos se obtuvieron para las tardes de los días 1 y 2, y los viajes de las hembras se obtuvieron para las mañanas de los días 2 y 3.

Muestras de las presas potenciales

Se obtuvieron muestras de músculo de las presas *Raneya brasiliensis* y *Riberoclinus eigenmanni* a partir del regurgitado espontáneo de un individuo y se secaron en un horno a 60 °C, para luego calcular los valores de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) de las muestras. Basándonos en estudios de dieta previos (Malacalza et al. 1994), también se utilizaron los datos de literatura de otras presas potenciales (e.g. *Engraulis anchoita*, *Octopus tehuelchus*) recolectadas en la zona (Drago et al. 2010).

Análisis de isótopos estables

Las muestras de sangre y plasma de Cormorán Imperial y músculo de cada presa fueron procesadas siguiendo a Polito et al. (2009) y Raya Rey et al. (2012) . Los valores de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) fueron determinados de los tejidos luego de la combustión utilizando un analizador elemental (Costech EC4010) a través de un espectrómetro de masa de flujo continuo Thermo delta V plus (CFIRMS) en la Universidad de Carolina del Norte, Wilmington. A su vez, se determinaron las composiciones isotópicas de carbono y nitrógeno de las muestras de presas en la Universidad de Duke.

Los resultados se expresan con la notación (δ) utilizando la ecuación:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ o } \delta^{15}\text{N} = [(R_{\text{muestra}} / R_{\text{estándar}}) - 1] * 1000$$

donde R_{muestra} y $R_{\text{estándar}}$ son los cocientes $^{13}\text{C}:^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}:^{14}\text{N}$ de la muestra y el estándar, respectivamente. Los estándares utilizados fueron piedra caliza de Vienna-Pee dee Belemnite (V-PDB) para el carbono y N_2 atmosférico para el nitrógeno. Las unidades se expresan como partes por mil (‰).

Modelos de mezcla para isótopos

Se generaron modelos de mezcla (SIAR, siguiendo a Inger et al. 2010) para la composición isotópica en plasma de los Cormoranes Imperiales. Se utilizaron los valores corregidos de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (\pm DE) de las potenciales presas utilizando un factor de discriminación de $3,1 \pm 0,5\%$ y $1,0 \pm 0,5\%$, para nitrógeno y carbono, respectivamente, basándonos en el factor de fraccionamiento en sangre de un ave

marina voladora (Hobson y Clark 1992). Los modelos se corrieron generando 500.000 iteraciones para estimar las probabilidades de cada una de las presas en la dieta de los individuos. Los resultados se indican como boxplots de rangos indicando la proporción de cada presa para cada individuo y la presencia de cada ítem se determinó visualmente a partir de los gráficos cuando la proporción de dicho ítem al 25% de probabilidad fue mayor a cero.

Análisis de datos

Se generaron Modelos Lineales Generales (MLG) para evaluar el efecto del sexo en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ en plasma y sangre de los cormoranes y la correlación entre plasma y sangre para cada individuo. A su vez, se generaron Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGM) para evaluar si distintas características de los viajes de alimentación se encontraban relacionados al valor de nitrógeno en plasma. Se utilizaron los siguientes parámetros de los viajes: duración del viaje en horas, distancia máxima (en línea recta de la colonia), distancia máxima a la costa, número total de buceos, tiempo total buceando, volando y flotando, como variables respuesta. En los modelos se utilizó al sexo y la composición isotópica de nitrógeno en plasma como efectos fijos y la identidad como efecto aleatorio. Los efectos aleatorios se evaluaron comparando los modelos con vs. los modelos sin el efecto aleatorio. Se utilizó ArcGIS 9.3 (ESRI) para el análisis gráfico y los análisis estadísticos se realizaron en R (R Development Core Team 2008). La significancia se estimó con $P < 0,05$.

Estimación del nivel trófico

La firma isotópica de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) en sangre entera de los cormoranes se utilizó como indicador del nivel trófico (NT) en el cual se ubica el individuo (Vander Zanden et al. 1997; Fry 2006). Se utilizaron los valores de $\delta^{15}\text{N}$ para evaluar el estatus trófico de los Cormoranes Imperiales en este sitio y, dado que las diferencias en el tipo de presas consumidas por los individuos podrían hacer variar el nivel trófico relativo de todo el grupo, se estimó el NT para cada individuo por separado y a su vez se reportó la media y varianza del nivel trófico general. Se consideró un factor de discriminación de 3,1‰ por nivel trófico (Hobson y Clark 1992). Se estimaron los valores de NT de los Cormoranes Imperiales utilizando la ecuación:

$$\text{NT}_{\text{CI}} = ((\delta^{15}\text{N}_{\text{CI}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{base}})/3,1) + \text{NT}_{\text{base}}$$

Donde NT_{CI} y $\delta^{15}\text{N}_{\text{CI}}$ son el nivel trófico (NT) y la composición isotópica de nitrógeno en plasma, respectivamente, de cada Cormorán Imperial. $\delta^{15}\text{N}_{\text{base}}$ y NT_{base} son la composición isotópica de nitrógeno y el NT, respectivamente, de la base de la cadena trófica considerada. Para este estudio se consideró como valor de base a *Engraulis anchoita* (NT: 2,5 sobre la base tomado de www.fishbase.org) para estimar el nivel trófico dada la variabilidad en los valores isotópicos de nitrógeno y carbono en los productores primarios en la base de la cadena trófica los cuales dependen fuertemente del lugar y momento de muestreo (e.g. Mathews y Mazumder 2005).

RESULTADOS

Análisis isotópico del Cormorán Imperial y sus potenciales presas

Los resultados de los análisis isotópicos del Cormorán Imperial se resumen en la **Tabla 1**. No se encontraron diferencias entre sexos en el $\delta^{13}\text{C}$ y el $\delta^{15}\text{N}$ en sangre entera ($F_{1,23} = 1,35$; $P = 0,26$; $F_{1,23} = 1,88$; $P = 0,18$; respectivamente) y tampoco en plasma ($F_{1,23} = 0,40$; $P = 0,54$; $F_{1,24} = 1,92$; $P = 0,18$; respectivamente). Hubo correlación entre la marca isotópica de carbono en sangre y plasma de los individuos (pendiente: $0,6 \pm 0,2$; $F_{1,22} = 8,63$; $P < 0,01$) sin diferir entre sexos ($F_{1,22} = 1,87$; $P = 0,19$). A su vez, la marca isotópica de nitrógeno en sangre se correlacionó positivamente con la de plasma (de plasma a sangre: pendiente = $0,7 \pm 0,1$; $F_{1,22} = 44,80$; $P < 0,01$) sin diferencias entre sexos ($F_{1,22} = 0,29$; $P = 0,60$).

Tabla 1. Promedio (\pm DE) de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ y cociente C:N en sangre entera y plasma de Cormoranes Imperiales de Punta León.

Tejido	$\delta^{15}\text{N}(\pm \text{DE})$	$\delta^{13}\text{C}(\pm \text{DE})$	C:N($\pm \text{DE}$)
Sangre entera	20,4 ($\pm 0,4$)	-15,3 ($\pm 0,6$)	3,2 ($\pm 0,1$)
Plasma	20,5 ($\pm 0,6$)	-16,1 ($\pm 0,3$)	4,1 ($\pm 0,1$)

La variabilidad en la dieta entre individuos fue grande ya que los valores de carbono y nitrógeno presentaron un rango amplio, con una diferencia de 1,4‰ y 3,4‰ entre los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ extremos, respectivamente (**Fig. 1**).

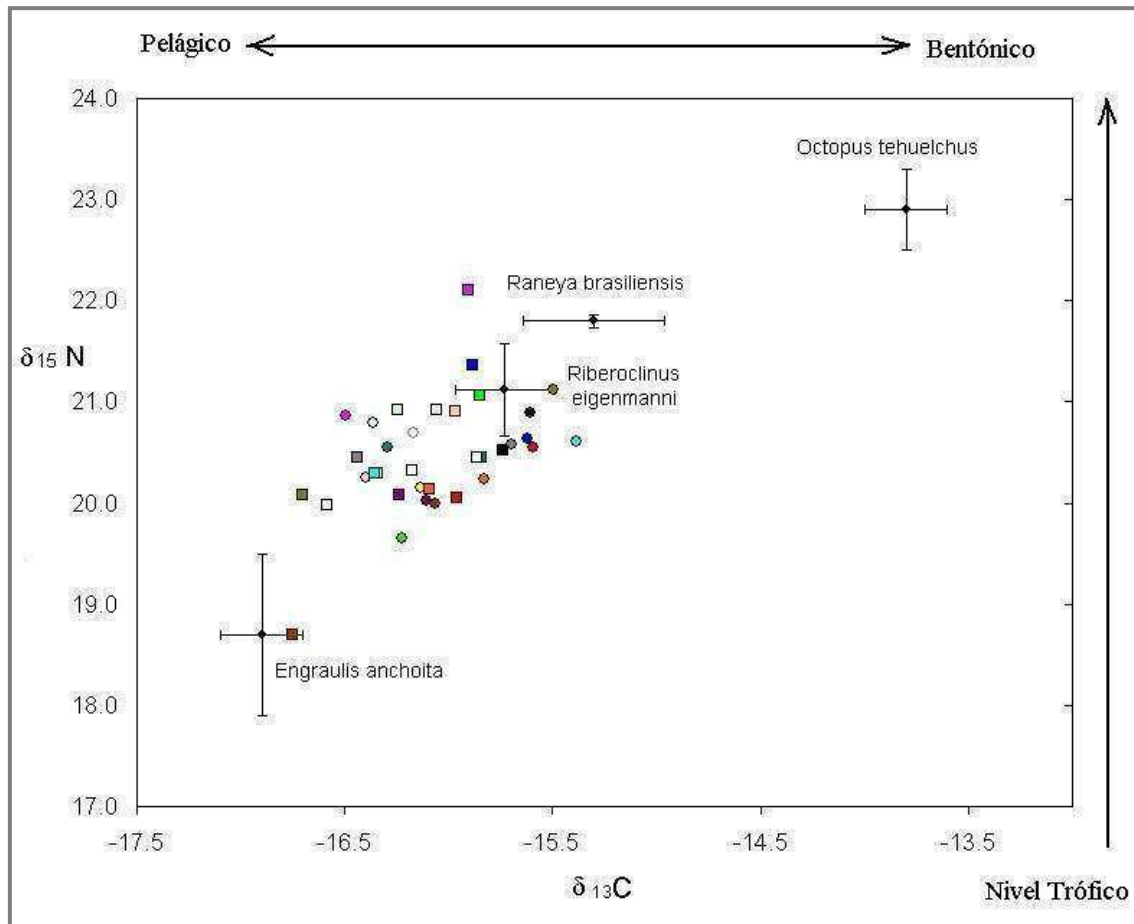
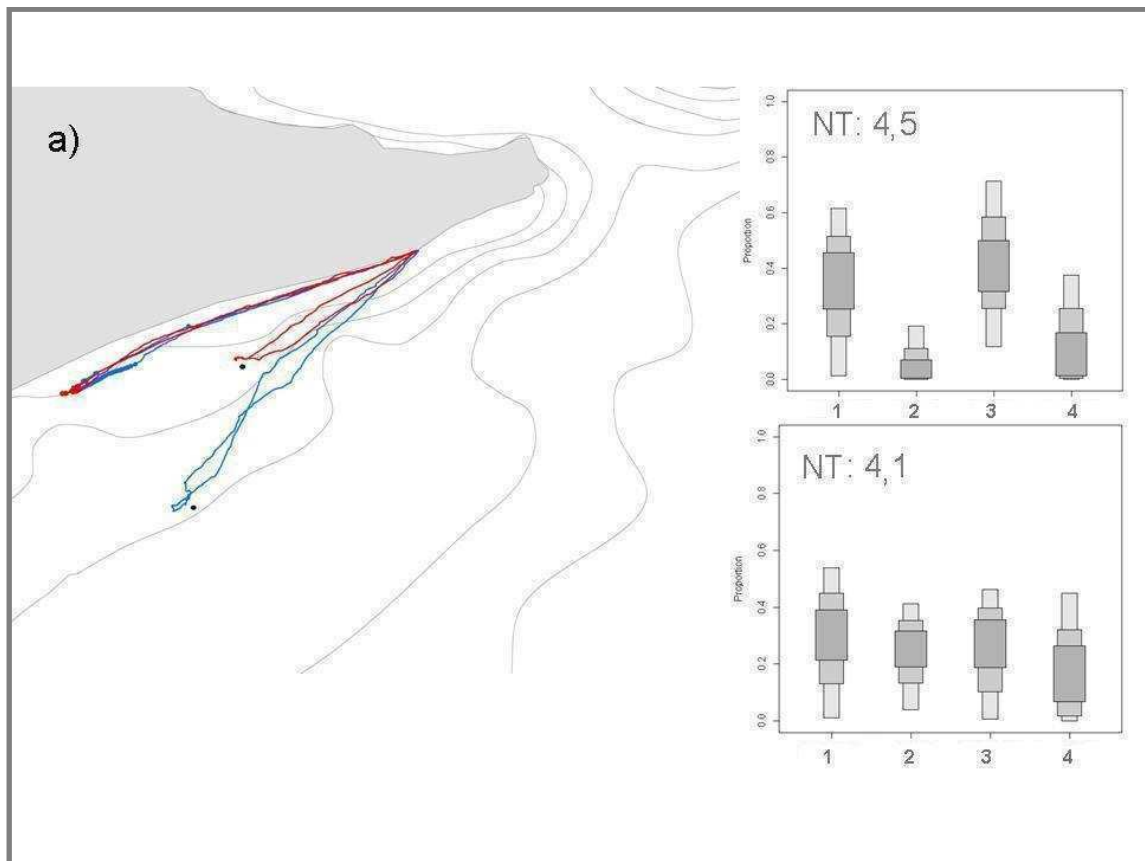


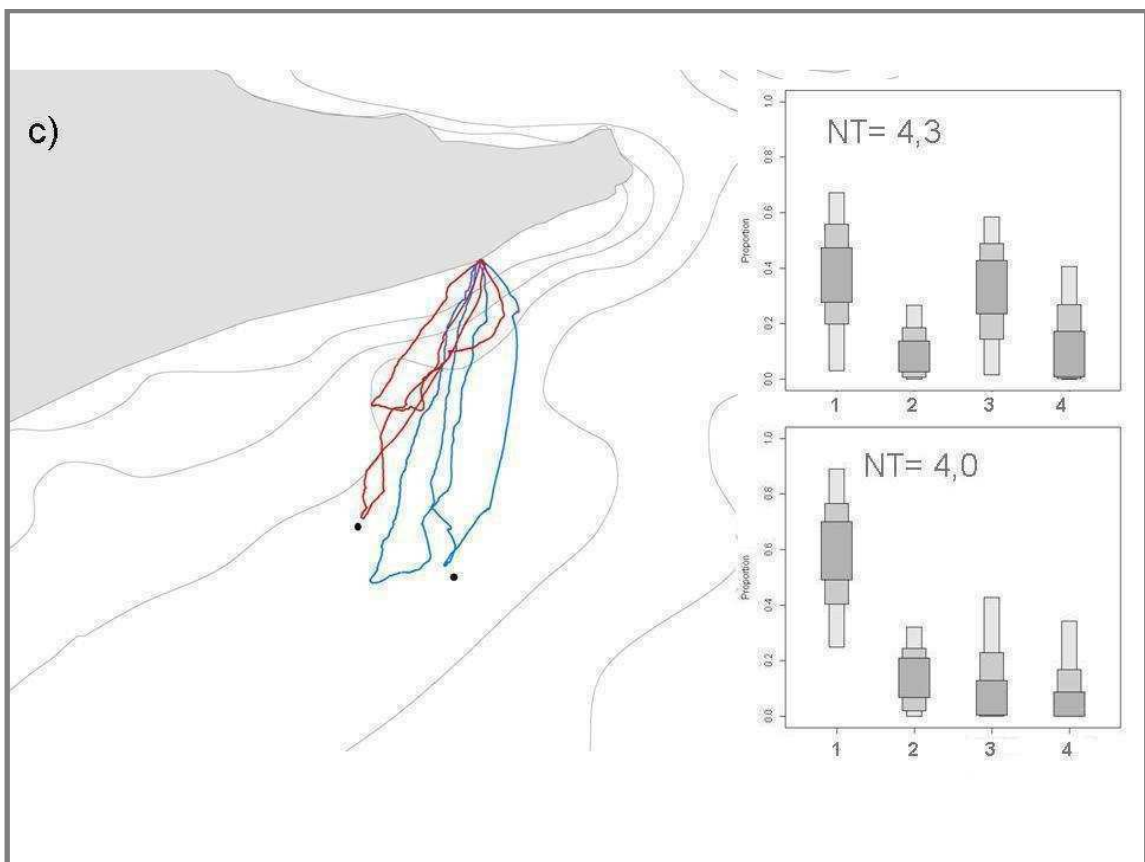
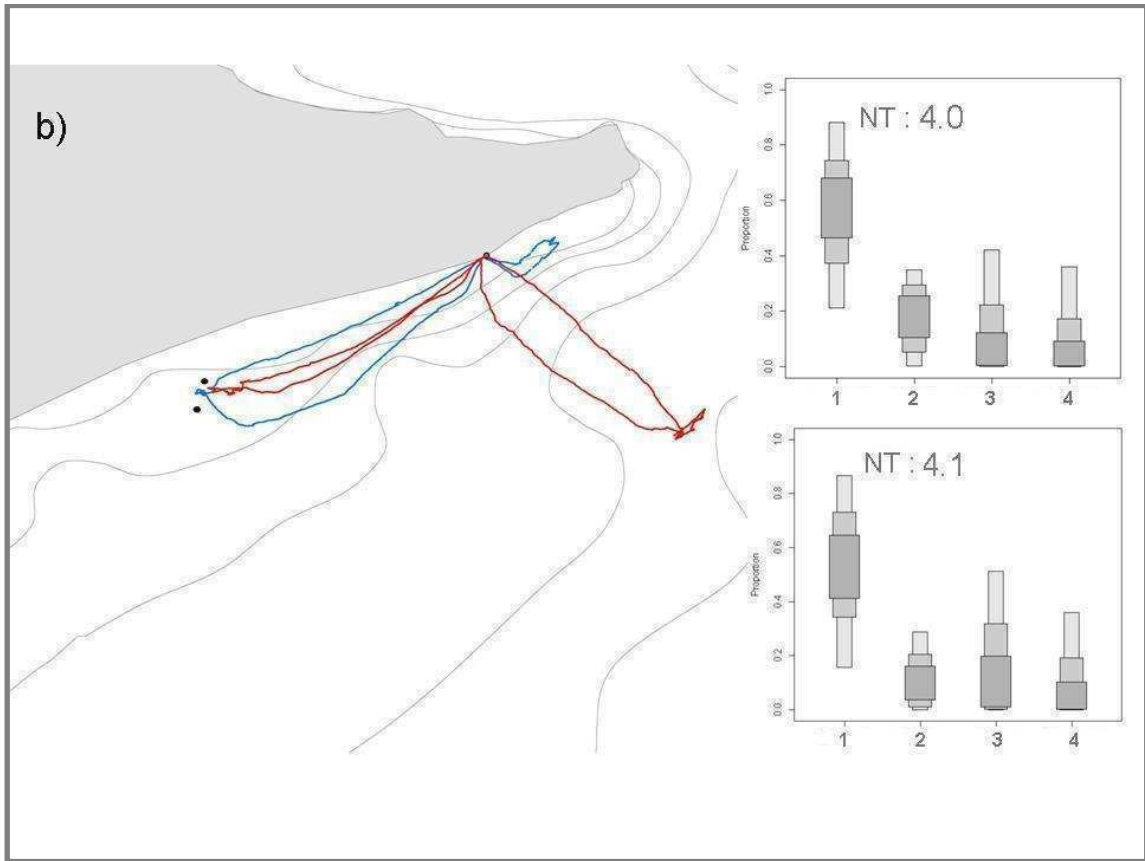
Figura 1 Composición isotópica de nitrógeno y carbono en plasma de Cormorán Imperial (n = 19 machos indicados con cuadrados y n = 16 hembras indicados con círculos) y $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de sus presas potenciales. Los miembros de las parejas se indican con el mismo color (se respetan los colores en la **Fig. 3**) y sus viajes de alimentación se muestran en la **Fig. 2**.

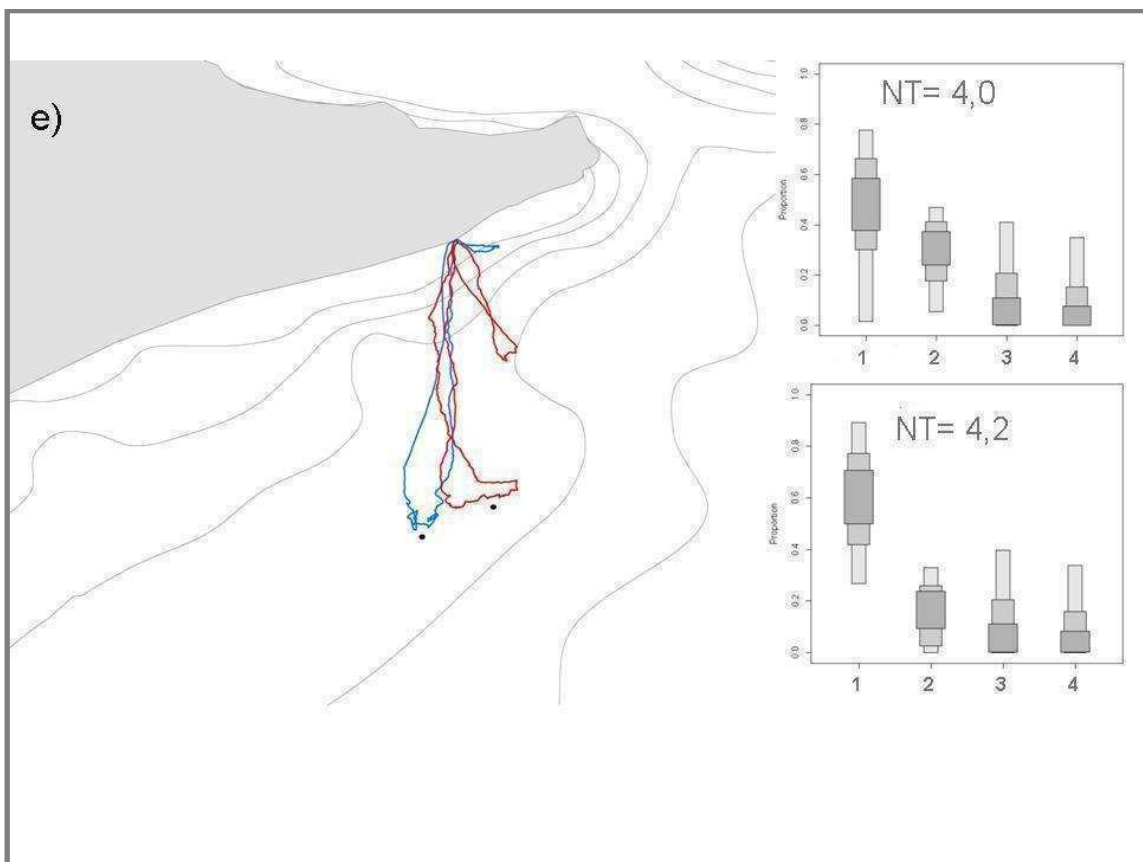
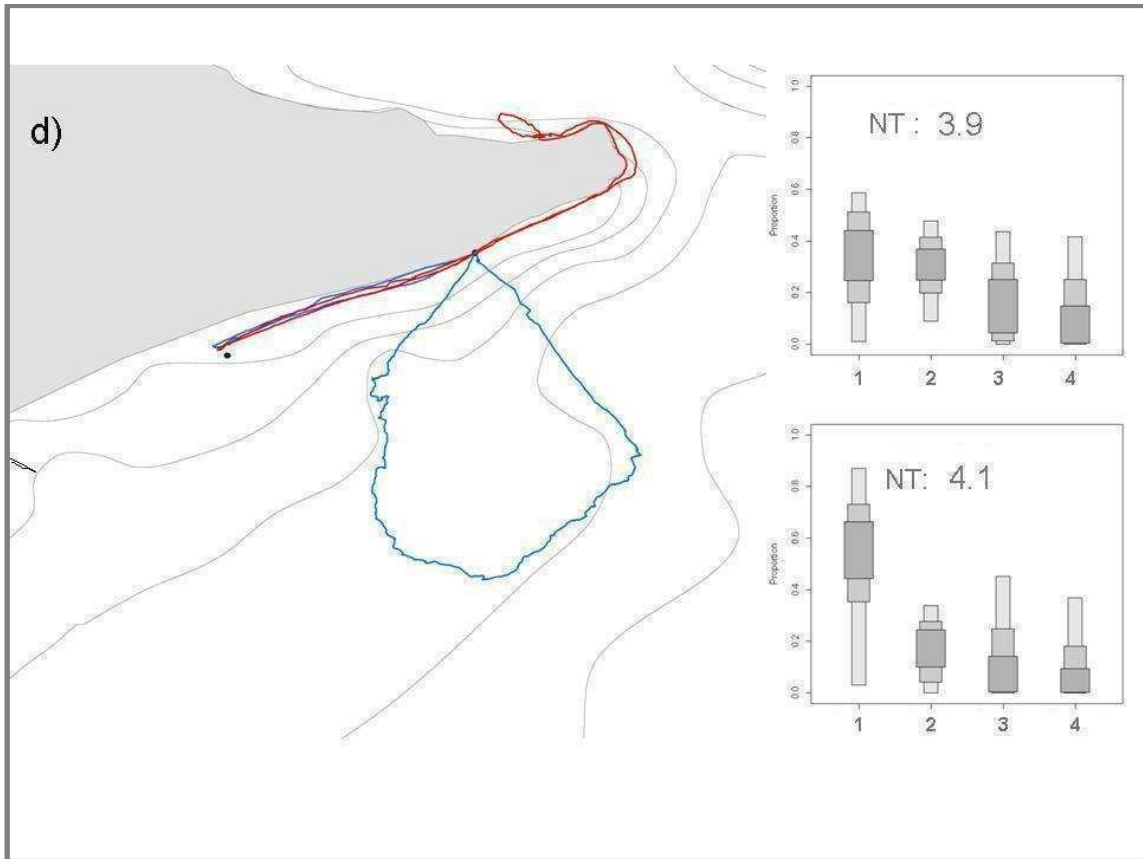
Comportamiento de búsqueda de alimento de las parejas y análisis de presas

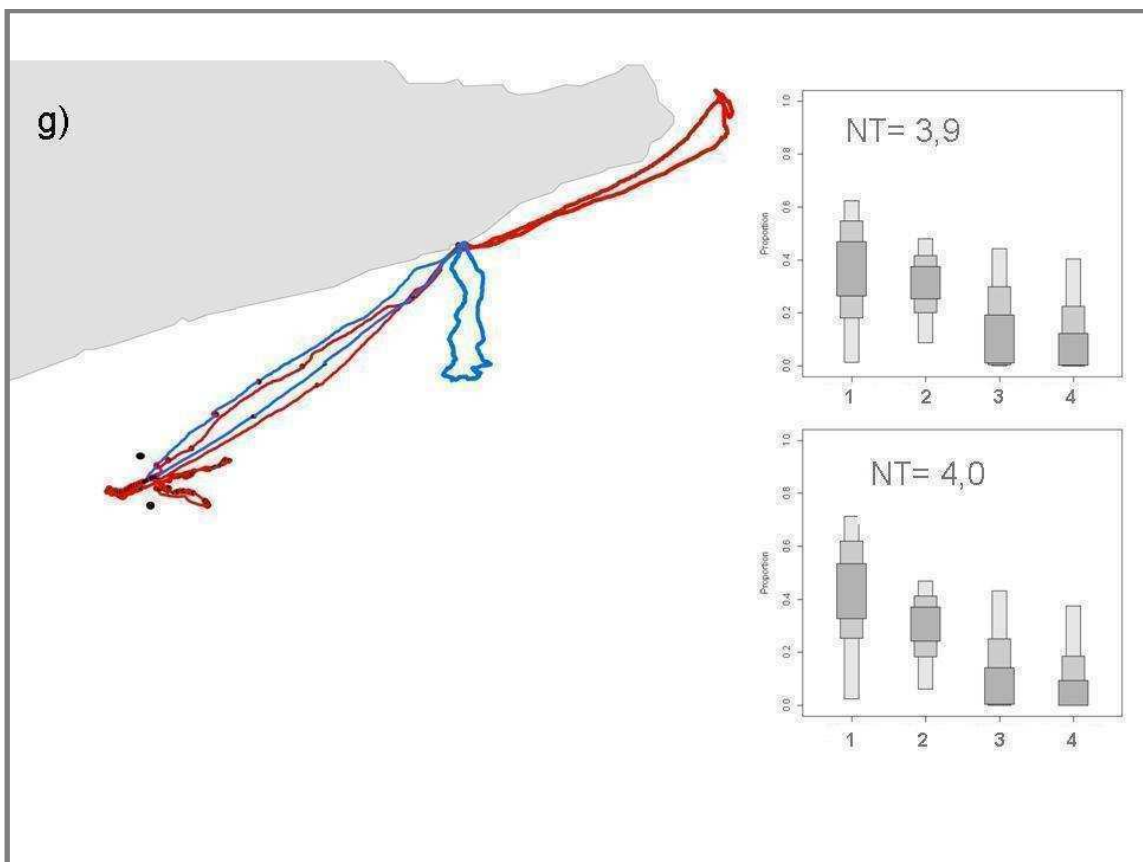
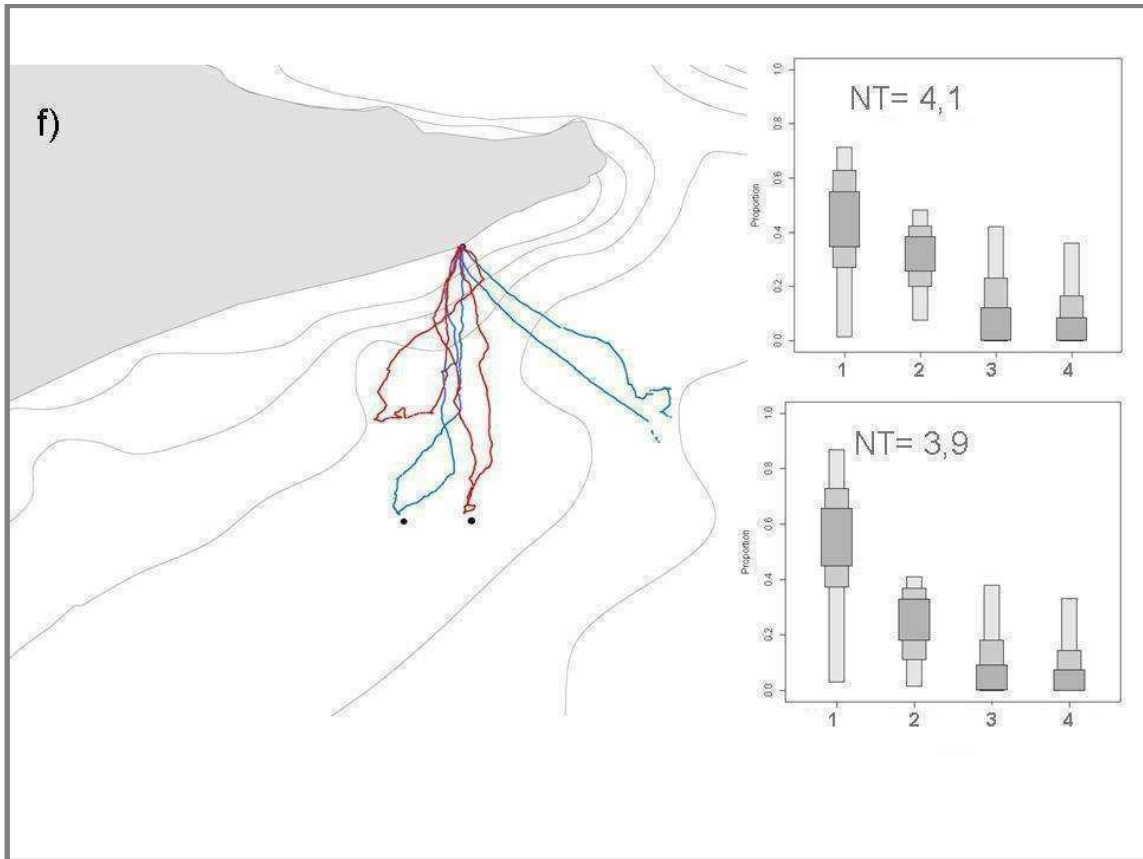
En los modelos de mezcla generados en SIAR para cada individuo se observa que en general la presa en mayor proporción en la dieta fue *Raneya brasiliensis* (excepto para la pareja de la **Fig. 2 a**) y en algunos casos fue la única presa significativa en la dieta del individuo (e.g. las hembras de las **Fig. 2 b, c, d, e**). *Engraulis anchoita* fue significativa en siete de los nueve machos siendo similar su contribución a la dieta que las presas bentónicas para los machos de **Fig. 2 d), e), f) y g)**. A su vez, esta presa pelágica estuvo presente significativamente en la dieta de cinco de las hembras, con

distintos niveles de presencia (cercano a 20% de presencia en la mayoría excepto las hembras de la **Fig 2 h)** e **i)** donde su contribución fue aún mayor). La presencia de *Octopus tehuelchus* fue baja para la mayoría de los individuos, excepto para los machos de las **Fig. 2 a), c), h)** e **i)**, y la hembra de la **Fig. a)** que presentó una dieta con una contribución mixta entre todas las presas. La contribución de *Riberoclinus eigenmanni* no fue significativa para ninguno de los individuos.









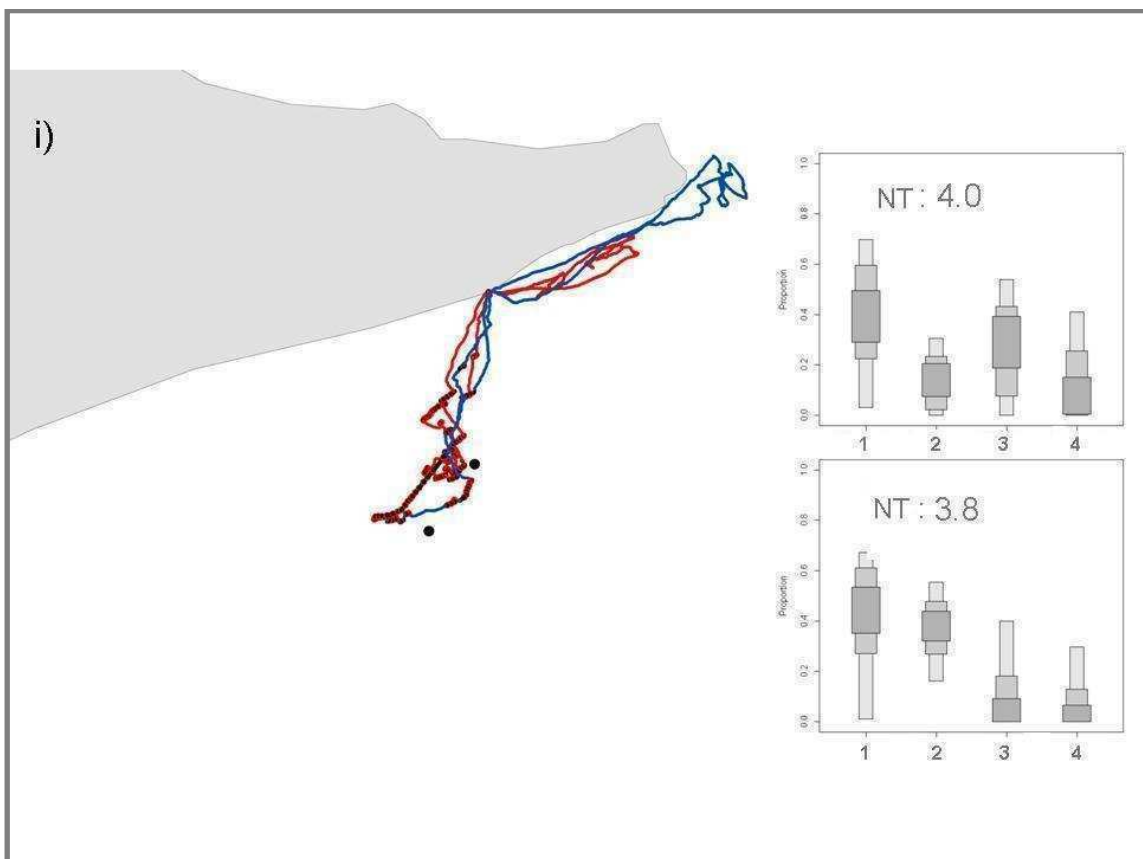
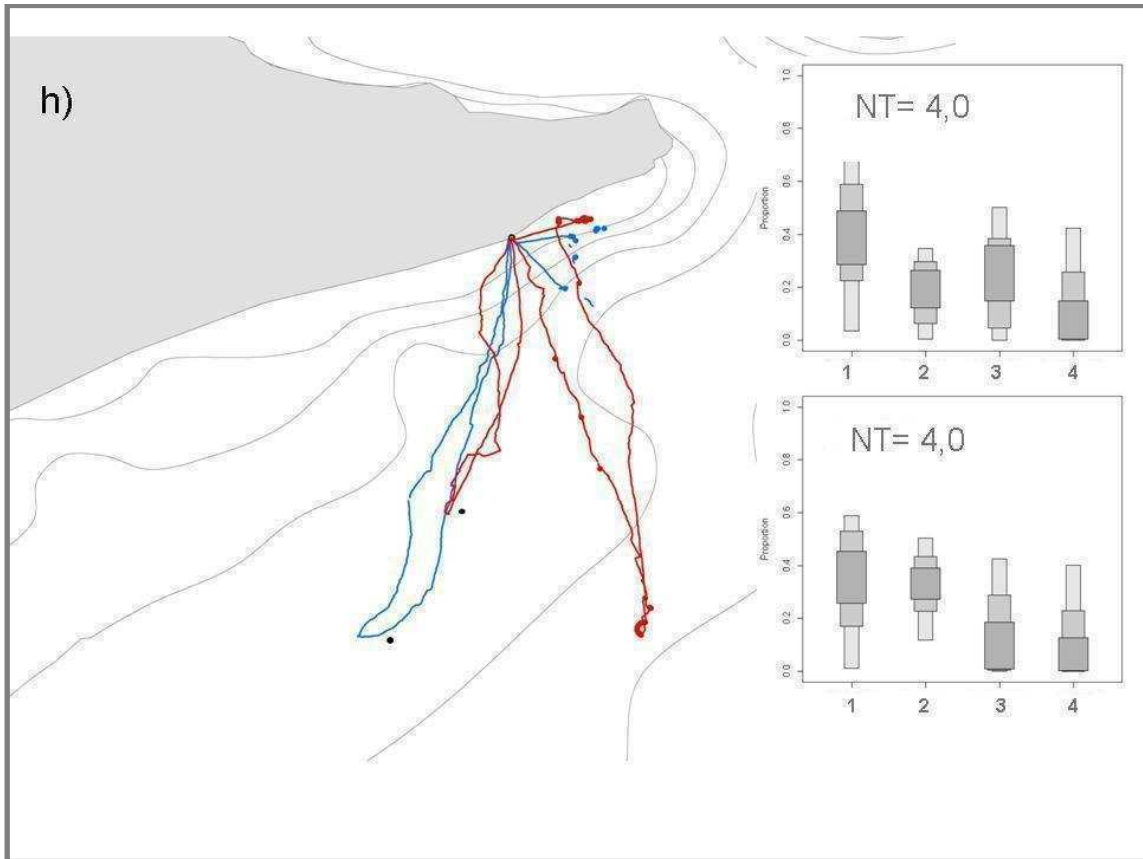


Figura 2. Dos viajes de alimentación (primero en rojo y segundo en azul) para ambos miembros de la pareja (hembras indicadas con asteriscos). Modelos de mezcla para estimar la proporción de cada presa en la dieta de cada individuo y el nivel trófico (NT) de cada uno insertos a la

derecha de la imagen (macho arriba y hembra abajo), y donde 1: *Raneya brasiliensis*, 2: *Engraulis anchoita*, 3: *Octopus tehuelchus*, 4: *Riberoclinus eiegenmanni*.

Varios de los parámetros de los viajes de alimentación registrados no difirieron entre sexos (**Tabla 2**). La variabilidad para cada individuo en viajes sucesivos no difirió de la variabilidad entre individuos para estos parámetros, excepto la distancia máxima a la costa, el número total de buceos y el tiempo buceando. La distancia máxima alcanzada y el número total de buceos que realizaron los individuos estuvo correlacionada con la marca isotópica de nitrógeno en plasma, ya que los individuos que viajaron más lejos de la colonia (en línea recta sin distinguir direcciones) y que bucearon a una tasa mayor durante sus viajes tuvieron valores de $\delta^{15}\text{N}$ más positivos (asociados a una contribución mayor de presas bentónicas, e.g. *Raneya brasiliensis*) que los individuos con valores más negativos de $\delta^{15}\text{N}$ (asociados a una contribución mayor de presas más pelágicas, e.g. *Engraulis anchoita*).

A fin de conocer las marcas isotópicas de las parejas en conjunto, se graficaron las marcas isotópicas de nitrógeno en plasma para cada miembro de las mismas. No se encontraron diferencias entre sexos y no hubo una correlación entre la composición isotópica del macho con la de la hembra de la pareja tomando a todos los individuos juntos ($R^2 = 0,09$; **Fig. 3**). Hubieron parejas en las que macho y hembra tuvieron valores similares de $\delta^{15}\text{N}$ a lo largo del rango (cerca de la igualdad isotópica). A su vez, se observan parejas en las que ambos miembros tuvieron valores más positivos de $\delta^{15}\text{N}$ indicando una alimentación más bentónica para ambos dada por ejemplo por una mayor proporción de *Raneya brasiliensis* en sus dietas e incluso algunos machos presentaron marcas isotópicas superiores a sus hembras, por ejemplo al incorporar *Octopus tehuelchus* a sus dietas (**Fig 2. a c h e i**). En los casos que las hembras tuvieron valores similares a sus machos, sus dietas fueron casi exclusivamente bentónicas (**Fig. 2**

b). En algunos casos los machos presentaron valores ligeramente más negativos que sus hembras al tener dietas que incluían varias presas de valores isotópicos más negativos. Las parejas con valores más negativos de isótopos de nitrógeno estarían indicando la incorporación de presas pelágicas, tales como *Engraulis anchoíta*, en sus dietas (progresivamente de **Fig. 2 d**), **e**), **f**) y **g**).

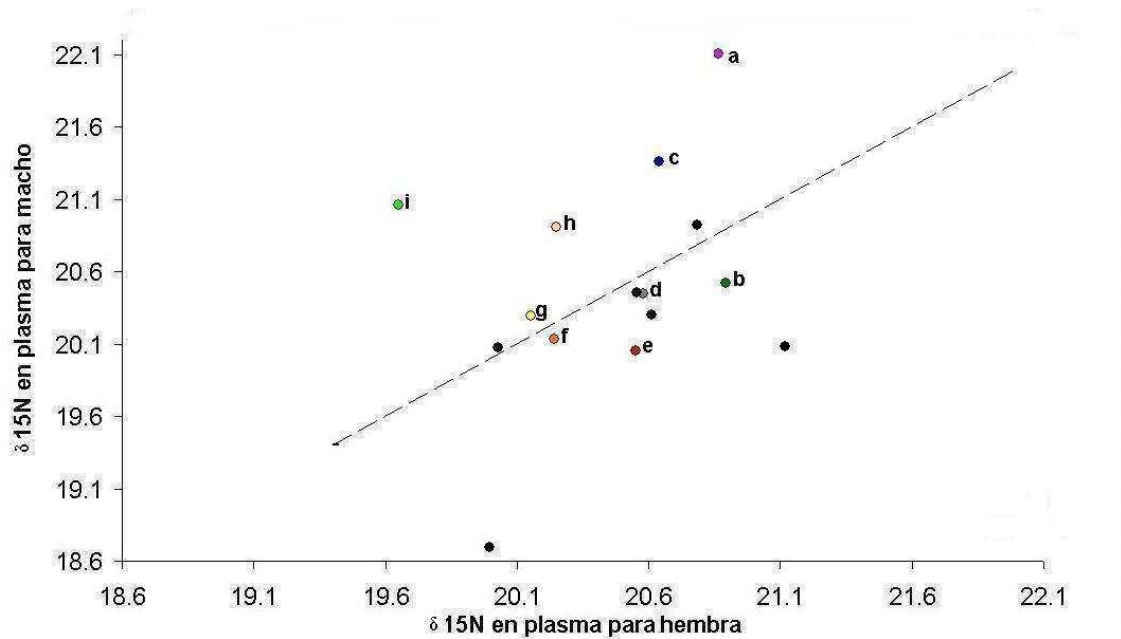


Figura 3. Firma isotópica de nitrógeno en plasma de parejas de Cormorán Imperial: hembra vs. macho, n = 15. Línea de igualdad en la firma isotópica indicada. Los puntos de color indicados con letras se muestran en las **Fig. 1** y **2**.

Tabla 2. Comportamiento de búsqueda de alimento del Cormorán Imperial en dos viajes sucesivos (m = 13 machos y h = 12 hembras) en función del sexo y el valor de $\delta^{15}\text{N}$ en plasma. Valores promedio o separado por sexos cuando fueron significativamente distintos. Estimador de cada variable y estadístico de t indicados para los efectos fijos y χ^2 para el efecto aleatorio.

		Efecto sexo	Efecto $\delta^{15}\text{N}$ en plasma	Efecto aleatorio
Duración del viaje (h)	m = $5,6 \pm 2,0$ h = $7,1 \pm 1,2$	$(-1,7 \pm 0,6)$ $t_{1,22} = -3,12$ P < 0,01	$(0,6 \pm 0,6)$ $t_{1,22} = 1,13$ P = 0,27	$\chi^2_{1} = 1,33$ P = 0,25
Distancia máxima (km)	m = $23,3 \pm 9,9$ h = $29,9 \pm 7,9$	$(-8,3 \pm 2,6)$ $t_{1,22} = -3,22$ P < 0,01	$(6,0 \pm 2,6)$ $t_{1,22} = 2,34$ P = 0,03	$\chi^2_{1} = 0,01$ P = 0,93
Distancia máxima de la costa (km)	$17,5 \pm 9,7$	$(0,1 \pm 3,1)$ $t_{1,22} = 0,03$ P = 0,98	$(-5,9 \pm 3,1)$ $t_{1,22} = -1,88$ P = 0,07	$\chi^2_{1} = 11,51$ P < 0,01

N total de buceos	66 ± 36	$(-5,2 \pm 11,5)$ $t_{1,22} = -0,45$ $P = 0,66$	$(33,6 \pm 11,6)$ $t_{1,22} = 2,88$ $P < 0,01$	$\chi^2_{1} = 125,93$ $P < 0,01$
Tiempo buceando (h)	$1,9 \pm 0,9$	$(-0,3 \pm 0,3)$ $t_{1,22} = -1,18$ $P = 0,25$	$(0,4 \pm 0,3)$ $t_{1,22} = 1,33$ $P = 0,20$	$\chi^2_{1} = 27,7$ $P < 0,01$
Tiempo volando (h)	$1,1 \pm 0,5$	$(-0,1 \pm 0,1)$ $t_{1,22} = -0,66$ $P = 0,52$	$(0,1 \pm 0,1)$ $t_{1,22} = 0,82$ $P = 0,42$	$\chi^2_{1} = 0,01$ $P = 0,92$
Tiempo flotando (h)	$m = 2,6 \pm 1,3$ $h = 4,0 \pm 0,7$	$(-1,4 \pm 0,3)$ $t_{1,22} = -4,43$ $P < 0,01$	$(0,04 \pm 0,03)$ $t_{1,22} = 0,12$ $P = 0,91$	$\chi^2_{1} < 10,0$ $P = 0,99$

Estimación del nivel trófico

Se estimó el nivel trófico de los individuos a partir del valor $\delta^{15}\text{N}$ en sangre entera de los individuos y tomando a *Engraulis anchoita* en el nivel trófico 2,5 como la base (según www.fishbase.org). Se obtuvo un valor promedio de NT: $4,0 \pm 0,1$ para el Cormorán Imperial en este sitio (valores individuales se indican en la **Fig. 2**). La mayoría de las parejas presentaron valores similares aunque en algunos casos los niveles tróficos de los individuos fueron superiores, coincidentes con la incorporación de presas con marcas isotópicas más positivas tales como cefalópodos en la dieta (particularmente los machos de las **Fig. 2 a)** y **c)**. Los individuos con niveles tróficos más bajos tuvieron una proporción significativa de presas de valores isotópicos más negativos tales como *E. anchoita* en sus dietas (machos de las **Fig. 2 d)** y **g)** y hembras de las **Fig. 2 f)** e **i)**.

DISCUSIÓN

Los Cormoranes Imperiales de Punta León presentaron marcas isotópicas de carbono y nitrógeno con un rango amplio de valores, de casi un nivel trófico. Según la estimación

a partir de las marcas isotópicas en plasma (integración 3 días) la mayoría de los individuos se alimentaron exclusivamente de presas bentónicas (*Raneya brasiliensis*) aunque hubieron individuos que también incorporaron otras presas en sus dietas tales como *Engraulis anchoita* u *Octopus tehuelchus*. La composición isotópica de nitrógeno en plasma estuvo correlacionada con la detectada en sangre de los individuos indicando un cierto nivel de consistencia en la dieta por lo menos durante parte de la etapa de cuidado temprano de pichones (un mes). Se encontraron parejas en las que ambos individuos tuvieron dietas bentónicas, parejas en las que uno de los individuos incorporó otros ítems en su dieta y otras en las que ambos individuos presentaron dietas mixtas. Ciertos aspectos del comportamiento de búsqueda de alimento de los individuos estuvieron relacionados con el tipo de presa consumido, inferido a partir de su marca isotópica de nitrógeno en plasma.

La principal presa consumida por los Cormoranes Imperiales de Punta León, estimada a partir de modelos de mezcla (SIAR), fue *Raneya brasiliensis*. *Engraulis anchoita*, apareció en distinta proporción en algunos individuos como complemento a la dieta bentónica, pero en ningún caso superó a la proporción de *Raneya brasiliensis*. *Octopus tehuelchus* también se incluyó en la dieta de algunos individuos, particularmente en machos, mientras que el aporte de *Riberoclinus eigenmanni* no fue significativo en la dieta de los individuos muestreados. Estos resultados coinciden con los determinados a partir de pellets de individuos reproductores recolectados en la colonia varios años atrás (Malacalza et al. 1994) donde los peces bentónicos fueron las presas más representadas (*Raneya brasiliensis* y *Triathalassothia argentina*) y *Engraulis anchoita* fue importante durante la etapa de cuidado temprano de pichones. A su vez, en un análisis de dieta realizado en un sitio al sur de la colonia de estudio (Gosztonyi y Kuba 1998) se determinó que *Tripterygion cunninghami* fue el ítem más

representado seguido de *Engraulis anchoita* y *Raneya brasiliensis*. Los Cormoranes consumieron presas tanto bentónicas como pelágicas aunque este generalismo a nivel poblacional no se encontró reflejado a nivel individual (Forero et al. 2004).

El comportamiento de búsqueda de alimento se relacionó al tipo de alimentación: las distancias máximas alcanzadas y el número total de buceos fue mayor para los individuos que consumieron preferentemente presas bentónicas ($\delta^{15}\text{N}$ más positivas) y lo opuesto ocurrió con los individuos que consumieron presas pelágicas ($\delta^{15}\text{N}$ más negativo). Una explicación plausible es que durante la búsqueda de presas bentónicas (e.g. *Raneya brasiliensis* u *Octopus tehuelchus*) los individuos se desplazaron en forma directa a zonas o profundidades particulares donde este tipo de presas se encuentra asociada fuertemente al lecho marino e incrementaron la intensidad de búsqueda buceando reiteradas veces en esos sitios (Zavalaga et al. datos no publ. <http://youtu.be/jZ4QAWKgBu4>). En cambio, cuando los individuos buscaron presas pelágicas (e.g. *Engraulis anchoita*) lo hicieron sin alejarse tanto de la colonia y bucearon menos veces para encontrar y capturarlas, ya que la presencia de estas presas en el ambiente costero es esporádico y ligado al desove de las hembras en esta época (Pájaro 2002). Se ha visto que durante la búsqueda de presas bentónicas, las aves marinas invertirían más tiempo en bucear para intensificar su búsqueda bajo el agua y que durante la búsqueda de presas pelágicas los individuos invertirían más tiempo en localizar las presas por encima de la superficie del mar, incluso ayudados por la visualización de otros individuos que se alimentan de esa fuente (Elliott et al. 2009; Weimerskirch et al. 2010). A su vez, las distancias mayores alcanzadas durante la búsqueda de presas bentónicas podrían estar ligadas a que los individuos capturan su alimento de manera solitaria alejándose de la colonia, con lo cual a la vez mitigan un efecto de competencia intraespecífica por este recurso (Ashmole 1963; Davoren et al.

2003) o a que los individuos deben ir a zonas particulares, a veces más lejos de la colonia, para buscar presas que sólo se encuentran en un tipo de sustrato particular (e.g. los sitios utilizados por *Octopus tehuelchus*, Iribarne 1990).

Engraulis anchoita, la presa pelágica preferida, tiene mayor contenido en lípidos que *Raneya brasiliensis*, la presa bentónica predominante en la dieta (González Miri y Malacalza 1999), por lo que la primera puede ser energéticamente más importante para sus crías en crecimiento. Sin embargo, la probabilidad de encuentro con presas pelágicas muy motiles puede ser menor que las presas bentónicas y por lo tanto, la mayoría de las parejas podrían estar eligiendo una opción más segura al ir en busca de presas bentónicas cuya probabilidad de encuentro es mayor. Sin embargo, algunos individuos podrían buscar presas de mayor calidad nutricional corriendo el riesgo de no tener tanta certeza de encuentro. Otras parejas podrían compensar presentando cada miembro un comportamiento diferente, ya sea específico hacia un tipo de presa o una dieta mixta. A su vez, los viajes de alimentación de ambos miembros de la pareja de Cormoranes fueron grabados el mismo o en días sucesivos (ver metodología) y a pesar de esto no hubo una superposición de las áreas de alimentación, y por lo tanto no parecería haber una transferencia de información respecto a la localización de las presas o siquiera la dirección a la cual dirigirse (e.g. Zavalaga et al. 2010) dentro de la pareja a pesar de coincidir juntos en el nido al mediodía cuando ocurre el recambio. En otra especie de ave marina (el alca menor rinoceronte, *Cerorhinca monocerata*) se vio que los individuos presentaron distintos tipos de comportamiento ligados a distintos tipos de presas ya que realizaron viajes a lugares donde se congregaron varias especies para consumir peces pequeños para su propio consumo y viajes más solitarios para conseguir presas de mayor tamaño que luego llevaron a sus crías (Davoren y Burger 1999). Por lo tanto, queda la interrogante de cómo repercuten las estrategias de alimentación, el tipo

de presa y entrega de alimento a los pichones dentro de las parejas sobre su éxito reproductivo y en última instancia sobre su aptitud biológica.

El nivel trófico de los Cormoranes Imperiales de Punta León estimado a partir de E. anchoita los posicionó en el cuarto nivel en la red trófica. Este valor es similar al estimado para la especie en otros sitios (NT: 4,4 en Forero et al. 2004) y mayor al estimado en Islas Malvinas (NT: 3,8) debido a que en ese sitio consumen más presas pelágicas (Weiss et al. 2009). Lo interesante es que dentro de la población de Punta León existe un rango amplio de valores de $\delta^{15}\text{N}$ posicionando a los individuos en distintos niveles tróficos dependiendo de su dieta, por lo que no sería correcto estimar un valor medio para la población debido a la especialización que ocurre y a la variabilidad entre individuos (rango de NT: 3,8 a 4,5) con individuos consumiendo sólo presas bentónicas en un extremo y otros mezclando con distintas proporciones de otras presas tales como peces pelágicos o incluso cefalópodos. La variabilidad entre tipos de comportamiento y presas consumidas sería una cualidad de la población pero la evidencia de consistencia en el comportamiento (Capítulo III) y de dieta de los individuos podría indicar que la variabilidad se basaría principalmente en diferencias entre individuos, ya que algunos sólo consumen un tipo de presas y otros tienen una dieta mixta. Debido a la estabilidad del ambiente en el que habitan, es posible que algunos individuos de esta colonia no tengan la flexibilidad de comportamiento necesaria para adaptarse a cambios eventuales que podrían ocurrir en el sistema. Desde el punto de vista de la conservación de la especie en este sitio, es fundamental que la población mantenga la variabilidad en el comportamiento y la dieta, dado en gran parte por la variabilidad entre individuos, por lo que es fundamental que el tamaño poblacional no se reduzca ya que la pérdida de variabilidad podría en última instancia hacer que la población desaparezca.

CONCLUSIONES

Existe variabilidad entre los Cormoranes Imperiales en las marcas isotópicas de nitrógeno y carbono en sangre y plasma sanguíneo. La mayoría de los individuos se alimentó de presas bentónicas (*Raneya brasiliensis*) y algunos incorporaron además presas pelágicas (*Engraulis anchoita*) y otras presas (*Octopus tehuelchus*). Los individuos que viajaron más lejos de la colonia y bucearon una mayor cantidad de veces presentaron dietas más bentónicas que individuos con marcas isotópicas más pelágicas. Algunas parejas consumieron exclusivamente *Raneya brasiliensis*, en otras uno de los individuos incorporó otras presas y en otras ambos individuos tuvieron dietas mixtas. Los Cormoranes Imperiales de Punta León se ubicaron en el cuarto nivel trófico.

REFERENCIAS

- Ashmole N. P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103: 458-473.
- Bearhop S., Phillips R. A., McGill R., Cherel Y., Dawson D. A., Croxall J. P. 2006. Stable isotopes indicate sex-specific and long-term individual foraging specialization in diving seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 311: 157-164.
- Cherel Y., Hobson K. A., Weimerskirch H. 2005. Using stable isotopes to study resource acquisition and allocation in procellariiform seabirds. *Oecologia* 145: 533-540.
- Ciancio J. E., Pascual M. A., Botto F, Frere E., Iribarne O. 2008. Trophic relationships of exotic anadromous salmonids in the Southern Patagonian Shelf as inferred from stable isotopes. *Journal of Limnology and Oceanography* 53: 788-798.
- Ciancio J., Beauchamp D. A., Pascual M. 2010. Marine effect of introduced salmonids: Prey consumption by exotic steelhead and anadromous brown trout in the Patagonian Continental Shelf. *Journal of Limnology and Oceanography* 55: 2181-2192.

- Clementz M., Koch P. L. 2001. Monitoring habitat and foraging ecology in aquatic mammal with stable isotopes in the tooth enamel. *Oecologia* 129: 461-472.
- Davoren G. K., Burger A. E. 1999. Differences in prey selection and behavior during self-feeding and chick provisioning in rhinoceros auklets. *Animal Behaviour* 58: 853-863.
- Drago M., Cardona L., Crespo E. A., García N., Ameghino S., Aguilar A. 2010. Change in the foraging strategy of female South American sea lions (Carnivora: Pinnipedia) after parturition. *Scientia Marina* 74: 589-598.
- Eder E. B., Lewis M. N. 2009. Evidence of demersal foraging from stable isotope analysis of juvenile elephant seals from Patagonia. *Marine Mammal Science* 26: 430-442.
- Elliott K. H., Woo K., Gaston A. J., Benvenuti S., Dall'Antonia L., Davoren G. K. 2008. Seabird foraging behavior indicates prey type. *Marine Ecology Progress Series* 354: 289-303.
- ESRI, INC. "ArcGIS 9.3." Environmental Systems Research Institute, Redlands (2008).
- Forero M. G., Bortolotti G. R., Hobson K. A., Donazar J. A., Bertelotti M. G. 2004. High trophic overlap within the seabird community of Argentinean Patagonia: a multiscale approach. *Journal of Animal Ecology* 73: 789-801.
- France R. 1995. Critical examination of stable isotope analysis as a means for tracing carbon pathways in stream ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 651-656.
- Fry B. 2006. *Stable Isotope Ecology*. Springer Science Business Media, LLC. New York.
- González Miri L., Malacalza V. 1999. Perfil nutricional de las principales especies de la dieta del Cormorán Real (*Phalacrocorax albiventer*) en Punta León (Chubut, Argentina). *Ornitología Neotropical* 10: 55-59.
- Hobson K. A., Clark R. G. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes II: factors affecting diet-tissue fractionation. *Condor* 94: 189-197.
- Inger R., Jackson A., Parnell A., Bearhop S. 2010. SIAR V4 (Stable Isotope Analysis in R) An Ecologist's Guide. *Zostera*.
- Iribarne O. O. 1990. Use of shelter by the small Patagonian octopus *Octopus tehuelchus*: availability, selection and effects on fecundity. *Marine Ecology Progress Series* 66: 251-258.
- Kojadinovic J., Menard F., Bustamante P., Cosson R. P., Le Corre M. 2008. Trophic ecology of marine birds and pelagic fishes from Reunion Island as determined by stable isotope analysis. *Marine Ecology Progress Series* 361: 239-251.
- Lorrain A., Graham B., Menard F., Popp B., Bouillon S., van Breugel P., Cherel Y. 2009. Nitrogen and carbon isotope values of individual amino acids: a tool to study foraging ecology of penguins in the Southern Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 391: 293-306.
- Malacalza V. E., Poretti T. I., Bertelotti M. 1994. La dieta de *Phalacrocorax albiventer* en Punta León (Chubut, Argentina) durante la temporada reproductiva. *Ornitología Neotropical* 5: 91-97.
- Masello J. F., Mundry R., Poisbleau M., Demongin L., Voigt C. C., Wikelski M., Quillfeldt P. 2010. Diving seabirds share foraging space and time within and among species. *Ecosphere* 1: 1-28
- Mathews B., Mazumder A. 2005. Consequences of large temporal variability of zooplankton $\delta_{15}N$ for modeling fish trophic position and variation. *Journal of Limnology and Oceanography* 50: 1404-1414.

- Pájaro. 2002. Alimentación de la anchoíta argentina (*Engraulis anchoita* Hubbs y Marini, 1935) (Pisces: Clupeiformes) durante la época reproductiva. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* n° 15: 111-125.
- Parnell A. C., Inger R., Bearhop S., Jackson A. L. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PlosOne* 5: e9672.
- Phillips D. L., Gregg J. W. 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* 127: 171-179.
- Phillips R. A., McGill R. A. R., Dawson D. A., Bearhop S. 2011. Sexual segregation in distribution, diet and trophic level of seabirds: insights from stable isotope analysis. *Marine Biology* 158: 2199-2208.
- Polito M. J., Fisher S., Tobias C. R., Emslie S. D. 2009. Tissue-specific isotopic discrimination factors in gentoo penguin (*Pygoscelis papua*) egg components: Implications for dietary reconstruction using stable isotopes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 372: 106-112.
- Post D. M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology* 83: 703-718.
- Quillfeldt P., Voigt C. C., Masello J. F. 2010a. Plasticity versus repeatability in seabird migratory behaviour. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64: 1157- 1164.
- Quillfeldt, P., Masello, J. F., McGill, R. A. R., Adams, M., Furness, R. W. 2010b. Moving polewards in winter: a recent change in the migratory strategy of a pelagic seabird? *Frontiers in Zoology* 7: 15-doi: 10.1186/1742-9994-7-15
- Quintana F., Wilson R., Dell'Arciprete P., Shepard E., Gómez Laich A. 2011. Women from Venus, men from Mars: inter-sex foraging differences in the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* a colonial seabird. *Oikos* 120: 350-358.
- Raya Rey A., Polito M., Archuby D., Coria N. 2012. Stable isotopes identify age and sex-specific dietary partitioning and foraging habitat segregation in Southern Giant Petrels breeding in Antarctica and Southern Patagonia. *Marine Biology* 159: 1317–1326.
- R Development Core Team. 2008. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Riccialdelli L., Newsome S. D., Fogel M. L., Goodall R. N. P. 2010. Isotopic assessment of prey and habitat preferences of a cetacean community in the southwestern South Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 418: 235-248.
- Riccialdelli L., Newsome S. D., Dellabianca N. A., Bastida R., Fogel M. L., Goodall R. N. P. 2013. Ontogenetic diet shift in Commerson's dolphin (*Cephalorhynchus commersonii commersonii*) off Tierra del Fuego. *Polar Biology* 1-11.
- Tremblay, Y., Cherel, Y. 2003. Geographic variation in the foraging behaviour, diet and chick growth of rockhopper penguins. *Marine Ecology Progress Series* 251: 279-297.
- Vander Zanden M. J., Cabana G., Rasmussen J. B. 1997. Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1142-1158.
- Votier S. C., Grecian W. J., Patrick S., Newton J. 2011. Inter-colony movements, at-sea behaviour and foraging in an immature seabird: results from GPS-PPT tracking, radio-tracking and stable isotope analysis. *Marine Biology* 158: 355-362.
- Votier S. C., Bearhop S., Witt M. J., Inger R., Thompson D., Newton J. 2010.. Individual responses of seabirds to commercial fisheries revealed using GPS

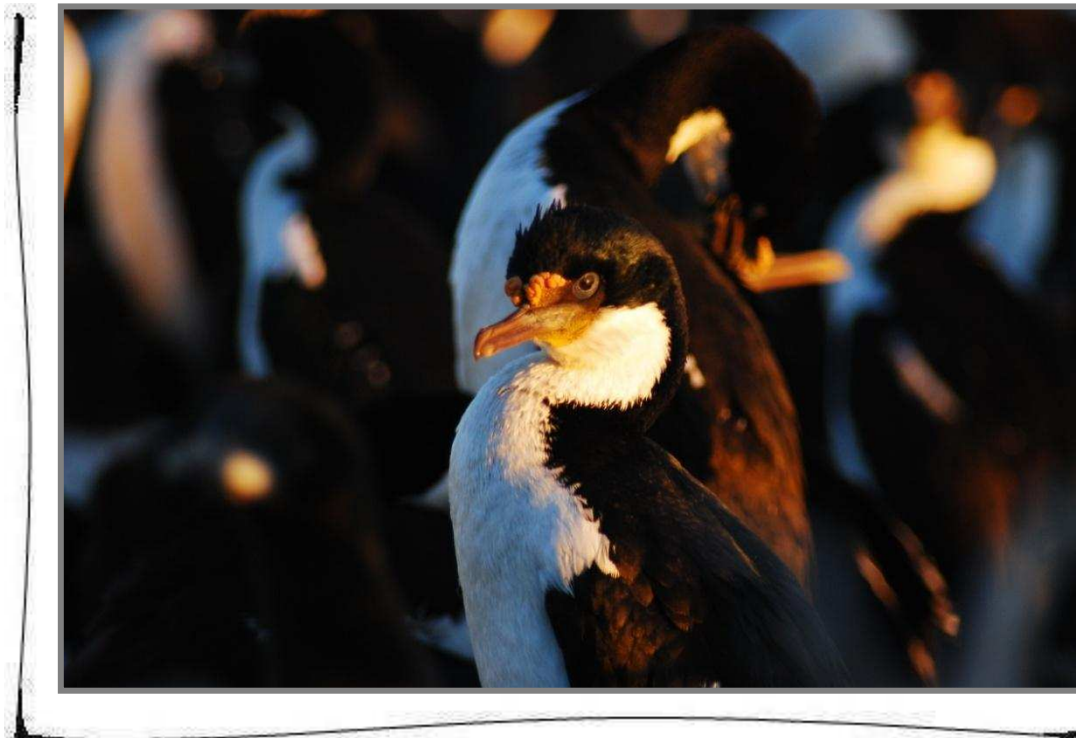
- tracking, stable isotopes and vessel monitoring systems. *Journal of Applied Ecology* 47: 487-497.
- West J., Bowen G. J., Dawson T. E., Tu K. P. 2010. *Isoscapes: Understanding movement, pattern, and process on Earth through isotope mapping*. Springer Dordrecht Heidelberg London New York.
- Weimerskirch H., Bertrand S., Silva J., Marques J. C., Goya E. 2010. Use of social information in seabirds: Compass rafts indicate the heading of food patches. *PlosOne* 5: e9928.
- Weiss F., Furness R. W., McGill R. A. R., Strange I. J., Masello J. F., Quillfeldt P. 2009. Trophic segregation of Falkland Islands seabirds: insights from stable isotope analysis. *Polar Biology* 32: 1753-1763.
- Woo K. J., Elliott K. H., Davidson M., Gaston A. J., Gail K. K. 2008. Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology* 77: 1082-1091.
- Zavalaga C. B., Halls J. N., Mori G. P., Taylor S. A., Dell’Omo G. 2010. At-sea movement patterns and diving behavior of peruvian boobies *Sula variegata* in northern Peru. *Marine Ecology Progress Series* 404: 259-274.



COMPORTAMIENTO A LO LARGO DEL AÑO

EL CONTENIDO DE ESTE CAPÍTULO FUE PUBLICADO EN:

Harris S., Raya Rey A., Phillips R. A. and Quintana F. 2013. Sexual segregation in timing of foraging by Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*): is it always ladies first? *Marine Biology* 160: 1249-1258.



RESUMEN

Durante la época reproductiva las aves marinas tienen mayores restricciones en el tiempo disponible para alimentarse ya que deben coordinar con su pareja para alternarse en la alimentación y el cuidado de sus pichones. Una vez finalizado la época reproductiva, las restricciones sobre los patrones de alimentación se modifican. Se colocaron dispositivos con sensores combinados de luminosidad e inmersión a Cormoranes Imperiales (*Phalacrocorax atriceps*) que anidaron en Punta León en noviembre de 2006, los dispositivos fueron recuperados en noviembre de 2007. Se obtuvo información de los dispositivos provenientes de cuatro machos y siete hembras. Durante la época reproductiva las hembras se alimentaron por la mañana y los machos por la tarde y la variabilidad entre individuos fue extremadamente baja. Fuera de la temporada, ambos sexos se alimentaron a lo largo del día y la varianza entre individuos fue alta. Las diferencias en el rol reproductivo, los hábitos alimenticios y la experiencia pueden generar segregación en los horarios de alimentación, particularmente durante la época reproductiva. Las diferencias encontradas en este estudio pueden ser explicadas por las mayores restricciones que presentan las hembras dado su menor tamaño para cumplir sus obligaciones parentales.

INTRODUCCIÓN

Durante la época reproductiva las aves marinas se convierten en predadores de sitio central, ajustando su comportamiento de alimentación para satisfacer sus necesidades y las de su prole bajo las restricciones impuestas por el cuidado parental (Chaurand y Weimerskirch 1994; Chastel et al. 1995; Phillips et al. 2004a). Dadas las restricciones en el tiempo disponible para cada actividad, la coordinación dentro de la pareja para alimentarse y cuidar del nido es imprescindible para la supervivencia de sus pichones y, en última instancia, para su propia aptitud biológica (Murray 1992). En las aves marinas, ambos miembros de la pareja alimentan a sus pichones, aunque la división de tareas puede no ser equitativa (Lack 1968). En especies con dimorfismo sexual en el tamaño se ha detectado segregación sexual en las áreas de alimentación, las profundidades utilizadas y en los horarios de alimentación. Esto puede estar reflejando una especialización en las áreas de alimentación o segregación por competencia relacionada con la capacidad de cada sexo para adquirir alimento (González-Solís et al. 2000; Phillips et al. 2004a; Shepard et al. 2009; Phillips et al. 2011; Quintana et al. 2011).

El dimorfismo sexual es aparente en varias especies de aves marinas y su permanencia en el tiempo implica que hay atributos relacionados con el tamaño que están siendo seleccionados en cada población (Wearmouth y Sims 2008). Varias hipótesis han sido propuestas como generadoras de dicha selección en aves (ver Catry et al. 2005; Phillips et al. 2002). La hipótesis de división de recursos considera que machos y hembras se alimentan en áreas distintas para utilizar el máximo rango disponible del nicho, reduciendo así la competencia intraespecífica (Selander 1966). La hipótesis de competencia reproductiva plantea que los machos compiten por las

hembras, directa o indirectamente, ya que las hembras seleccionan atributos que son condición-dependientes y que incrementan la probabilidad de supervivencia de su progenie (Serrano-Meneses y Székely 2006; Fairbairn et al. 2007). En aves marinas buceadoras, pingüinos y cormoranes entre ellas, el tamaño mayor de los machos les permite utilizar profundidades mayores a las disponibles para las hembras (Bearhop et al. 2006; Gómez Laich et al. 2012). La segregación de los horarios de alimentación puede ser considerada como un caso específico que sustenta la hipótesis de división de recursos, ya que la competencia entre sexos se reduce al minimizar la superposición temporal de alimentación. Esto puede incrementar el éxito en la búsqueda de alimento ya que los cormoranes en esta colonia suelen hacer buceos solitarios en los que buscan presas bentónicas en el sustrato y, al minimizar el disturbio es más probable que logren sorprender y atrapar a dichas presas (<http://youtube/jZ4QAWKgBu4> Zavalaga et al. no publ.). La tendencia hacia la segregación temporal en los Cormoranes de Ojos Azules es evidente y puede estar ligada a los costos y beneficios diferentes para machos y para hembras de alimentarse a determinadas horas del día, lo cual mejoraría la eficiencia de la pareja ya que ambos sincronizan sus actividades para reducir el riesgo de perder su progenie (Bernstein y Maxson 1984; Kato et al. 1999; Bearhop et al. 2006; Cook et al. 2007). A su vez, una combinación de diversos factores puede estar operando durante la época reproductiva con efectos distintos y hasta contrapuestos, lo que imposibilita distinguir las causas de las consecuencias (Hedrick y Temeles 1989).

El Cormorán Imperial, al igual que la mayoría de los cormoranes, es una especie dimórfica (los machos son un 18% más pesados que las hembras; Svagelj y Quintana 2007). Durante el período reproductivo, ambos miembros de la pareja realizan viajes diarios de alimentación; las hembras generalmente salen por la mañana y los machos por la tarde, lo cual es un atributo común pero no universal del género (Bernstein y

Maxon 1984; Wanless et al. 1995; Cook et al. 2007; Svagelj y Quintana 2007). Muchos estudios sobre comportamiento de alimentación se han centrado en observaciones de presencia en el nido (e.g. Bernstein y Maxson 1984), o en viajes durante un estadio estrecho del cuidado temprano de pichones (Kato et al. 1999; Cook et al. 2007; Quillfeldt et al. 2011). Sin embargo, con el desarrollo reciente de dispositivos electrónicos de localización con una mayor capacidad de batería y memoria (e.g. Mackley et al. 2010), es posible monitorear patrones de comportamiento a lo largo de, por ejemplo, todo un año. Los objetivos de este estudio fueron evaluar el patrón horario de ingresos y egresos de la colonia para alimentarse de los Cormoranes Imperiales a lo largo del año distinguiendo entre sexos. En particular se planea determinar si existen diferencias entre sexos en estos horarios, y evaluar si estas diferencias se mantienen fuera del período reproductivo.

METODOLOGÍA

El estudio se realizó en la colonia de Punta León, Argentina, entre el 2006 y el 2007. Durante la etapa de cuidado temprano de pichones en el año 2006 fueron capturados diez machos y diez hembras reproductoras de Cormorán Imperial a los que se les colocaron en sus tarsos geolocalizadores (GLS de aquí en más) con sensores de intensidad lumínica, inmersión y temperatura (proporcionados por British Antarctic Survey, BAS, Reino Unido). Los dispositivos medían 22x19x22 mm y pesaban 9 g (menos del 0,5% del peso corporal promedio, machos: 2285 ± 138 g y hembras: 1929 ± 126 g en 2006, Svagelj datos no publ.) Estos dispositivos tendrían un efecto negativo mínimo sobre los individuos (Ropert-Coudert et al. 2009). Los mismos registraron

inmersión en agua salada (cada 3 s y luego integrado como la proporción de tiempo mojado cada intervalo de 10 min), intensidad lumínica (cada 60 s y además computado como el valor máximo en intervalos de 10 min) y temperatura del agua en °C (registrado luego de 20 min de estar mojado continuamente). Se recuperaron 13 dispositivos de los 20 colocados, de los individuos que volvieron a la colonia en 2007 para reproducirse (dos aparatos se salieron del anillo y cinco individuos no fueron vistos en la colonia) de los cuales se obtuvieron datos de 11 individuos (cuatro machos y siete hembras) ya que algunos dispositivos no grabaron correctamente.

La información de intensidad lumínica se procesó siguiendo a Philips et al. (2004b) y mostró que los movimientos estuvieron dentro del rango del error de estimación de posición de los aparatos (promedio 186 km; Phillips et al. 2004b). Por lo tanto, no hubo evidencia que los individuos se movieran fuera del área general de la colonia (distancias mayores a 200km) en ningún momento del año (datos no publicados). El horario de amanecer y atardecer se obtuvo del registro de NOAA para ese año en la ubicación geográfica de la colonia (<http://www.esrl.noaa.gov/gmd/grad/solcalc/sunrise.html>) y se utilizó para dividir las horas de luz de las de oscuridad a lo largo del año (White et al. 2008). Los datos de inmersión se filtraron para excluir las inmersiones nocturnas (en promedio < 2% del tiempo mojado fue de noche y ocurrió para algunos individuos, por lo que no se consideró representativo de la población en general). El horario del comienzo de la primera inmersión del día y el horario de finalización de la última inmersión del día se determinó para cada individuo. Los individuos de esta colonia generalmente realizan un único viaje de alimentación diaria de < 12 h a < 30 km de la colonia durante el período reproductivo (Quintana et al. 2011). En algunos casos los individuos realizan un viaje corto, ya sea antes o después del viaje de alimentación. Estos viajes cortos no pueden

distinguirse de aquellos más largos de alimentación a partir de estos datos por lo que son incluidos en el análisis. La temperatura media mensual durante 2007 para el área dentro de los 30 km que rodean a la colonia se obtuvo de: <http://poet.jpl.nasa.gov/> lo que permitió comparar con los datos de temperatura registrados con los dispositivos a lo largo del año.

Se distinguieron los siguientes estadíos basados en la fenología reproductiva de los cormoranes de Punta León (Svigelj y Quintana 2011): 1 de agosto - 9 de octubre (cortejo / formación del nido); 10 de octubre – 7 de noviembre (incubación); 8 al 27 de noviembre (cuidado temprano de pichones); 28 de noviembre – 25 de febrero (cuidado tardío de pichones); 26 de febrero – 31 de julio (invernada). Se considera período reproductivo al estadío comprendido entre el cortejo / formación del nido hasta la independencia de los pichones. Para que el análisis estuviera balanceado entre estadíos de duración similar, el periodo invernal se dividió en dos partes iguales y la etapa de incubación y de cuidado temprano de pichones se juntaron, con lo cual quedó dividida de la siguiente manera: invernada temprana (78 días) / invernada tardía (78 días) / cortejo (71 días) / incubación y cuidado temprano de pichones (48 días) / cuidado tardío de pichones (90 días). Se supone que durante la incubación y el cuidado temprano de pichones la presencia en el nido sería el factor clave para determinar la coordinación dentro de la pareja en los horarios de alimentación ya que siempre debe quedar un adulto en el nido para incubar y proteger a su progenie, con lo cual no habrían diferencias muy marcadas entre estos dos estadíos. El promedio y desvío estándar (DE) del intervalo entre el amanecer y el comienzo de la primera inmersión y entre la finalización de la última inmersión y el atardecer se calculó para cada individuo dentro de cada estadío.

Se generaron dos bloques de Modelos Lineales Generalizados Mixtos (MLGMs), el primero para comparar el horario de las inmersiones (comienzo y finalización) entre estadios para cada sexo, y el segundo para analizar el horario de las inmersiones (comienzo y finalización) dentro de cada estadio en relación a la fecha y sexo del individuo. En el primer bloque de modelos se ajustaron el intervalo entre el amanecer y el comienzo de la primera inmersión y la finalización de la última inmersión y el atardecer, con el estadio y el sexo como efectos fijos y la identidad del individuo como efecto aleatorio (comienzo inmersión-amanecer \sim sexo*estadio, efecto aleatorio $\sim 1|ID$; finalización inmersión-atardecer \sim sexo*estadio, efecto aleatorio $\sim 1|ID$). En el segundo bloque de modelos se ajustaron la diferencia entre amanecer y comienzo de inmersiones o atardecer y finalización de inmersiones con la fecha y sexo como efectos fijos y la identidad como efecto aleatorio (comienzo inmersión-amanecer \sim sexo*fecha, efecto aleatorio $\sim 1|ID$; finalización inmersión-atardecer \sim sexo*fecha, efecto aleatorio $\sim 1|ID$). En todos los casos se seleccionó el mejor modelo con un procedimiento hacia atrás de eliminación de efectos a partir del modelo global ajustado con máxima verosimilitud (MV). Se volvió a correr el modelo con los efectos fijos seleccionados usando máxima verosimilitud restringida (REML) y el cociente de verosimilitud se comparó entre los modelos con y sin efectos aleatorios (siguiendo a Wallace y Green 2002). Para determinar el efecto de la heterogeneidad de la varianza dada por el sexo, se compararon modelos con y sin una estructura de varianza separada por sexo (Zuur et al. 2009). Se realizó un análisis de componentes de varianza para determinar la proporción de variabilidad dada por la identidad y, cuando el efecto del sexo en la varianza fue significativo, también se determinó el peso de la varianza de las hembras por sobre la de los machos (pesos menores a 1 significa que las hembras son menos variables que los machos, los pesos igual a 1 se obtienen cuando ambos sexos

son similarmente variables y mayor a 1 cuando las hembras son más variables que los machos). Se estimaron los valores del estadístico F de todos los efectos fijos y valores de t para las comparaciones múltiples entre algunos niveles de los efectos fijos. El análisis se realizó en R (R Development Core Team 2008) usando los paquetes nlme y ape (Faraway 2002), los valores se expresan como promedios \pm desvíos estándar (DE) y se utilizó una significancia estadística de $P < 0,05$ para todas las estimaciones.

RESULTADOS

A lo largo de todo el año, los individuos de ambos sexos estuvieron en el agua casi exclusivamente durante las horas de luz ($> 96,7\%$ y $> 90,1\%$ del total del tiempo humedecido para machos y hembras, respectivamente). Sin embargo, hubo diferencias claras entre estadios y sexos en los horarios de comienzo y finalización de las inmersiones en relación al amanecer y al atardecer (**Fig. 1**). En promedio, las hembras fueron menos variables que los machos en el horario de comienzo de la inmersión (varianza de las hembras fue 0,5 de la de los machos) y un poco más variables que los machos en el horario de finalización en relación al atardecer (varianza de las hembras 1,1 de la varianza de los machos).

La temperatura del agua registrada por los dispositivos mostró variaciones estacionales a lo largo del año para ambos sexos (**Fig. 2 a y b**), con temperaturas elevadas durante el período reproductivo y menores en el invierno. La temperatura registrada fue similar al promedio mensual de temperatura superficial del mar de la zona que rodea la colonia durante el período reproductivo. Durante el invierno, sin embargo, la temperatura registrada por la mayoría de los individuos no coincidió con la de la

colonia indicando que las aves permanecían en aguas levemente más cálidas. En la mayoría de los casos esta temperatura cayó abruptamente al comienzo de la nueva temporada reproductiva para volver a coincidir con la temperatura media de la colonia (fin de julio a principios de agosto), lo cual sugiere que los individuos regresaron a la colonia en ese momento.

Variación a lo largo del año para cada sexo

Hembras

Las hembras siempre comenzaron sus inmersiones dentro de la primera hora y media desde el momento del amanecer. Dentro de este rango estrecho se determinó que las inmersiones fueron más cercanas al amanecer durante la invernada tardía y el cortejo, sin encontrar diferencias entre estos estadios. Durante las etapas de incubación y cuidado temprano, las hembras comenzaron su viaje de alimentación más tarde que durante la etapa de cortejo (test de $t_{4039} = 4,14$; $P < 0,01$), y más tarde aún durante la invernada temprana ($t_{4039} = 3,80$; $P < 0,01$) y durante el cuidado tardío de los pichones ($t_{4039} = 5,81$; $P < 0,01$), presentando sólo diferencias significativas entre estas dos últimas etapas (invernada temprana vs. cuidado tardío de pichones $t_{4039} = 2,13$; $P = 0,03$).

El intervalo entre la finalización de la última inmersión y el atardecer varió entre etapas. Las hembras terminaron sus últimas inmersiones más cerca del atardecer durante el invierno, particularmente durante la invernada tardía (invernada temprana vs. tardía $t_{4039} = 8,95$; $P < 0,01$). Dentro del periodo reproductivo, terminaron más cerca del

atardecer durante la etapa de cuidado tardío de pichones y más temprano en relación al atardecer durante el cortejo (cuidado tardío de pichones vs. invernada temprana $t_{4039} = 9,22$; $P < 0,01$; y vs. cortejo $t_{4039} = 4,93$; $P < 0,01$). Durante las etapas de incubación y de cuidado temprano de pichones las hembras terminaron su viaje en promedio 7 h antes del atardecer (cortejo vs. incubación / cuidado temprano de pichones $t_{4039} = 7,74$; $P < 0,01$).

Machos

Los machos comenzaron sus inmersiones cerca del amanecer durante el invierno, saliendo más temprano durante la segunda mitad de este estadio (invernada temprana vs. tardía $t_{4039} = 10,06$; $P < 0,01$). De modo contrario las primeras inmersiones se realizaron varias horas después del amanecer durante el periodo reproductivo (invernada temprana vs. cuidado tardío de pichones $t_{4039} = 12,42$; $P < 0,01$). En promedio, los machos comenzaron sus inmersiones más tarde durante la etapa de cortejo que durante la etapa de cuidado tardío de pichones ($t_{4039} = 2,53$; $P = 0,01$), e incluso más tarde durante la etapa de incubación y cuidado temprano de pichones ($t_{4039} = 10,68$; $P < 0,01$).

A lo largo del año, los machos terminaron sus inmersiones cerca del atardecer (< 2 horas, en promedio) y el horario de finalización difirió muy poco entre estadios. Durante las etapas de incubación y cuidado temprano de pichones los individuos terminaron más cerca del atardecer que durante el cortejo ($t_{4039} = 3,20$; $P < 0,01$) o la invernada temprana ($t_{4039} = 4,46$; $P < 0,01$). Durante el cuidado tardío de pichones, los machos terminaron más cerca del atardecer que durante el cortejo ($t_{4039} = 2,23$; $P = 0,03$), o la invernada temprana ($t_{4039} = 3,66$; $P < 0,01$). También terminaron más tarde

durante la invernada tardía que la temprana (invernada temprana vs. tardía $t_{4039} = 2,81$; $P = 0,01$). No se encontraron diferencias significativas entre estadíos.

Variaciones individuales y entre sexos para cada estadío

Los horarios de inmersión mostraron un patrón consistente dentro de una etapa dada, o sea que los individuos tendieron a comenzar su primera inmersión o terminar su última inmersión más cerca o más lejos del límite de horas de luz a medida que transcurrió dicha etapa, correlacionando el horario a la fecha. La variabilidad dentro de una etapa se debió principalmente a las diferencias presentes entre sexos y a la variabilidad entre individuos dentro de cada sexo (dado por el CV para cada sexo).

Durante la invernada temprana no hubo diferencias significativas entre sexos en los horarios de comienzo de inmersiones y la variabilidad entre individuos fue la mayor y equivalente para ambos sexos (ver **Tabla 1**). El horario de finalización de las inmersiones difirió entre sexos (siendo el mismo más cercano al atardecer para los machos que para las hembras) y la variabilidad entre individuos también fue elevada aunque mayor para las hembras que para los machos. Durante la invernada tardía, ambos sexos comenzaron sus inmersiones cerca del amanecer, y terminaron cerca del atardecer. Durante este estadío la varianza entre individuos fue menor que al comienzo del invierno y menor para las hembras que para los machos. La menor variabilidad durante el invierno podría estar dada en parte por la menor cantidad de horas de luz durante el día y por tanto de horas disponibles para la alimentación.

Con el comienzo del período reproductivo se hicieron evidentes las diferencias entre sexos en los horarios de las inmersiones (**Fig. 1**), y se redujeron las diferencias entre individuos. La variabilidad individual fue menor durante el cortejo, y las hembras

fueron la mitad de variables que los machos en el comienzo e igualmente variables en la finalización de las inmersiones. Durante las etapas de incubación y cuidado temprano de pichones, la variabilidad individual fue mínima y no hubo un efecto de la interacción entre la fecha y el sexo en el horario de las inmersiones, lo cual indicaría que el horario relativo al amanecer u ocaso se mantuvo fijo para todos los individuos a lo largo de estos estadíos. Durante la etapa de cuidado tardío de pichones, la variabilidad individual en el horario de comienzo de inmersiones se incrementó, particularmente en los machos. La variabilidad en el horario de finalización de inmersiones también se incrementó, pero en este caso más para las hembras que para los machos (**Tabla 2**).

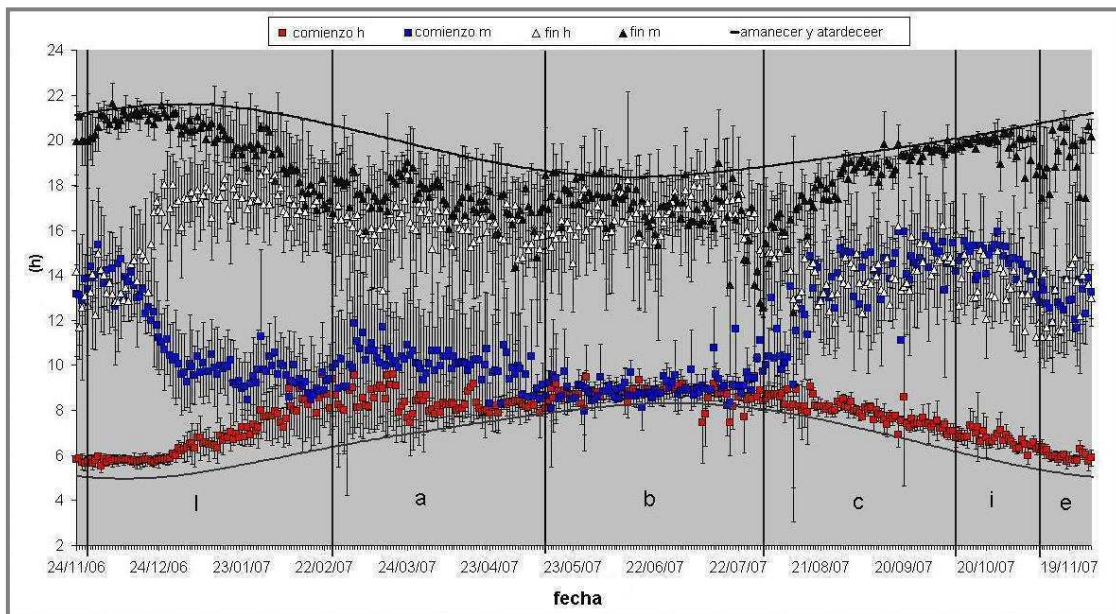


Figura 1. Promedio \pm DE del comienzo de la primera y finalización de la última inmersión en el agua para cuatro machos y siete hembras de Cormorán Imperial registrado con dispositivos GLS a lo largo del año (2006/2007). Las letras indican los distintos estadíos: a = invernada temprana, b = invernada tardía, c = cortejo, i = incubación, e = cuidado temprano de pichones, l = cuidado tardío de pichones). Los horarios de amanecer y atardecer se indican con línea continua.

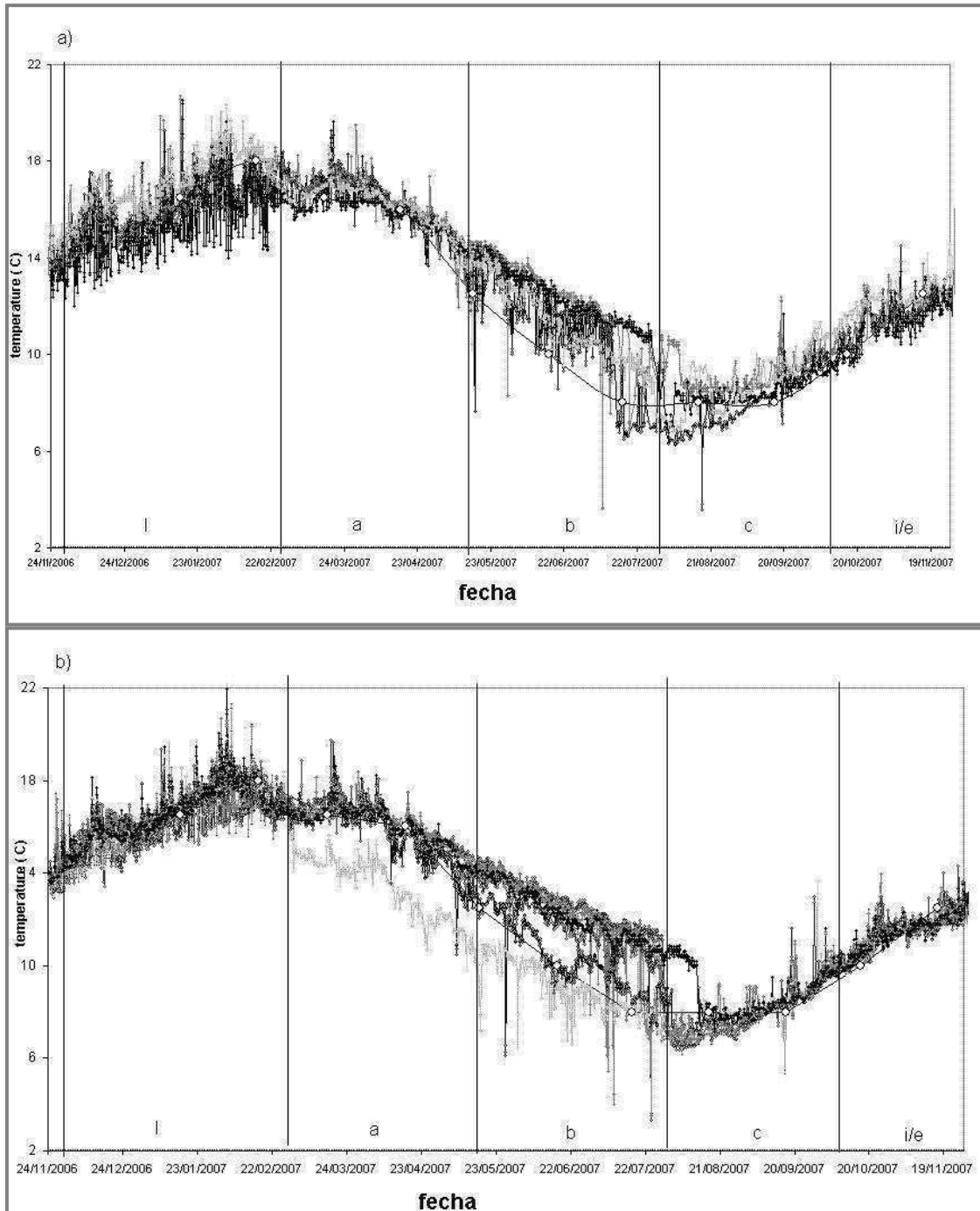


Figura 2 a) Temperatura del agua (en grados centígrados) registrada durante las inmersiones de cuatro machos y **b)** siete hembras de Cormorán Imperial. Los datos para cada individuo se indican con una línea. Los estadíos indicados en la figura (a = invernada temprana, b = invernada tardía, c = cortejo, i = incubación, e = cuidado temprano de pichones, l = cuidado tardío de pichones) la temperatura superficial media mensual dentro de un radio de 30 km de la colonia de Punta León se indica con círculos blancos.

Tabla 1 Efecto del sexo, estadio y su interacción en el comienzo de las inmersiones relativo al amanecer y finalización de inmersiones relativo al atardecer para Cormoranes Imperiales (cuatro machos y siete hembras) que reprodujeron en Punta León, Chubut, Argentina, en 2006 y 2007. Peso de varianza de hembras vs. machos indicados para el modelo con mejor ajuste.

	sexo	estadio	sexo : estadio	peso (h/m)
Comienzo				
inmersión- amanecer	$F_{1,9} = 216,24$ $P < 0,01$	$F_{4,4043} = 64,29$ $P < 0,01$	$F_{4,4039} = 292,50$ $P < 0,01$	0,5
Fin				
inmersión- atardecer	$F_{1,9} = 189,77$ $P < 0,01$	$F_{4,4043} = 138,51$ $P < 0,01$	$F_{4,4039} = 123,72$ $P < 0,01$	1,1

Tabla 2 Efecto del sexo, la fecha y su interacción y el componente de varianza (%CV) dado por la variabilidad entre individuos, para modelos que ajustaron el comienzo de inmersiones luego del amanecer y finalización de inmersiones antes del atardecer a la fecha y sexo de Cormoranes Imperiales en Punta León, Chubut (cuatro machos y siete hembras). Peso de variabilidad de hembras respecto de machos indicados entre paréntesis. Longitud promedio del día para cada estadio también indicada. Efectos significativos en negrita.

Capítulo VI

		Invernada temprana 26 feb - 14 mayo	Invernada tardía 15 mayo - 31 julio	cortejo 1 ago - 9 oct	incubación/crianza temprana 10 oct - 27 nov	crianza tardía 28 nov - 25 feb
Comienzo inmersión – amanecer	Sexo	F _{1,9} = 4,37 P = 0,07	F _{1,9} = 4,45 P = 0,06	F _{1,9} = 346,44 P < 0,01	F _{1,9} = 1146,22 P < 0,01	F _{1,9} = 85,78 P < 0,01
	fecha	F _{1,845} = 197,38 P < 0,01	F _{1,841} = 0,53 P = 0,47	F _{1,762} = 1,23 P = 0,27	F _{1,572} = 0,43 P = 0,51	F _{1,973} = 0,55 P = 0,46
	Sexo: fecha	F _{1,845} = 6,10 P = 0,01	F _{1,841} = 13,23 P < 0,01	F _{1,762} = 62,76 P < 0,01	F _{1,572} = 0,48 P = 0,49	F _{1,973} = 507,14 P < 0,01
	%CV (h/m)	49 (1,0 ^a)	3 (0,7)	1 (0,5)	1 (0,4)	12 (0,6)
Fin inmersión – atardecer	Sexo	F _{1,9} = 5,71 P = 0,04	F _{1,9} = 0,43 P = 0,53	F _{1,9} = 61,22 P < 0,01	F _{1,9} = 310,22 P < 0,01	F _{1,9} = 96,45 P < 0,01
	Fecha	F _{1,845} = 19,84 P < 0,01	F _{1,841} = 7,31 P < 0,01	F _{1,762} = 1,99 P = 0,16	F _{1,572} = 0,21 P = 0,65	F _{1,973} = 12,0 P < 0,01
	Sexo: fecha	F _{1,845} = 5,33 P = 0,02	F _{1,841} = 47,14 P < 0,01	F _{1,762} = 25,58 P < 0,01	F _{1,572} = 0,86 P = 0,36	F _{1,973} = 116,61 P < 0,01
	%CV (h/m)	27 (1,7)	9 (0,8)	3 (1,0 ^b)	3 (1,2)	6 (1,3)
Longitud día ± DE		12,4 ± 1,1	10,3 ± 0,3	12,3 ± 0,9	15,2 ± 0,7	15,9 ± 0,8

^a Modelo con vs. sin pesos por sexo: $\chi^2_6 = 0,0002$, P = 0,99

^b Modelo con vs. sin pesos por sexo: $\chi^2_6 = 3,24$, P = 0

DISCUSIÓN

A lo largo del año, en general, las hembras de Cormorán Imperial comenzaron sus inmersiones al amanecer y los machos terminaron sus inmersiones cerca del atardecer. Durante el periodo reproductivo, las hembras siempre comenzaron sus viajes por la mañana y los machos por la tarde. Este patrón ya fue evidente durante la etapa de cortejo y formación del nido (a finales de julio), lo cual indicaría una relación con la defensa del nido, sin mediar la presencia de pichones o huevos. Este comportamiento comienza mucho antes de la puesta de huevos (generalmente octubre; Svagelj y Quintana 2011) e incluso de la formación del huevo, seis semanas antes de la puesta (Daunt et al. 2005). Por lo tanto, es poco probable que este patrón esté relacionado con las demandas nutricionales de la hembra para formar el huevo, explicación sugerida para la segregación sexual encontrada en las áreas de forrajeo del Alcatraz Común *Morus bassanus* (Lewis et al. 2002). La segregación sexual en los horarios de alimentación en el Cormorán Imperial se mantuvo hasta la etapa de cuidado tardío de pichones, cuando las hembras comenzaron a extender la duración de sus viajes de alimentación, retornando más tarde y los machos comenzaron a partir más temprano con el mismo fin, y la variabilidad individual también se incrementó durante esta etapa. En marzo, luego de la emancipación de los pichones, este patrón desapareció, y ambos sexos presentaron el comienzo y el fin de las inmersiones a lo largo de todo el día. Esto se mantuvo hasta el comienzo del nuevo periodo reproductivo al año siguiente.

Segregación de horarios en Cormoranes de Ojos Azules

La segregación sexual en los horarios de alimentación durante el periodo reproductivo, con las hembras alimentándose por la mañana y los machos a la tarde, ha sido descripta para varias especies del grupo de Cormoranes de Ojos Azules: *Phalacrocorax atriceps* en Argentina, *P. atriceps* en Antártida, *P. georgianus* en las Islas Georgias., *P. melanogenis* en las Islas Crozet, y *P. albiventer* en las Islas Malvinas (Bernstein y Maxson 1984; Kato et al. 1999; Cook et al. 2007; Quillfeldt et al. 2011; Quintana et al. 2011). No obstante, este estudio es el primero en evaluar el patrón de comportamiento respecto a los viajes de alimentación durante todo el año y se muestra cómo esta segregación horaria desaparece al finalizar el periodo reproductivo.

En el género *Phalacrocorax* ambos miembros de la pareja cumplen roles similares en el cuidado parental y luego de la puesta de los huevos ambos parecerían invertir en forma equitativa en la crianza ya que ambos entregan alimento a sus pichones con una frecuencia similar (Bernstein y Maxson 1985; Kato et al. 2000). Las hembras, sin embargo, podrían tener costos mayores en la alimentación dado su menor tamaño, particularmente durante los buceos (Gómez Laich et al. 2012). A su vez, los machos podrían ser más flexibles en su comportamiento de alimentación ya que no llegarían necesariamente al máximo de su capacidad e.g. los machos más grandes no siempre bucean más profundo, e incluso en un estudio (Quillfeldt et al. 2011) se han registrado hembras que bucearon más profundo y por más tiempo que los machos. Esto les daría a los machos una mayor capacidad para ajustar su comportamiento al de su pareja y no viceversa. Así, la segregación sexual observada en este grupo podría estar relacionada con las diferentes restricciones impuestas por el dimorfismo sexual presente en los cormoranes. En otra colonia han mostrado segregación en los horarios y las áreas

de alimentación e incluso dietas durante la época reproductiva (Quillfeldt et al. 2011). Sin embargo, el hábitat o especialización en la alimentación puede no ser el único factor determinante y que perpetúe el dimorfismo sexual y, otros factores, tales como la competencia reproductiva podría ser responsable de dicha selección. Las hembras podrían estar eligiendo machos más grandes que serían mejores en la defensa del nido, o capaces de traer más alimento para los pichones (Serrano-Meneses y Székely 2006; Cook et al. 2007). Las diferencias morfológicas existentes generan distintos umbrales de capacidad de carga de alimento y profundidades que pueden alcanzar los machos con respecto a las hembras (Wilson et al. 2011; Gómez Laich et al. 2012), lo cual podría ayudar a que se segreguen ambos en las áreas óptimas para alimentarse (Quintana et al. 2011). Esto es de particular importancia cuando los individuos se alimentan cerca de la colonia donde la competencia intraespecífica podría ser más intensa (Ashmole 1963; Dobson y Jouventin 2007; Gaston et al. 2007).

Horarios de alimentación durante el período reproductivo

Debido a que el éxito en la reproducción depende de la contribución de ambos miembros de la pareja, es determinante que se logre una coordinación de las actividades de ambos durante este periodo. La luz disponible es un factor limitante para la alimentación en algunas especies (White et al. 2008) y durante el periodo reproductivo esta limitación se incrementa ya que el segundo miembro de la pareja en salir debe alimentarse antes del anochecer, resultando limitado el tiempo disponible para la búsqueda y captura del alimento. De esta manera sería propicio que el individuo con mayores restricciones para la alimentación lo haga cuando las condiciones son más favorables y que el miembro de la pareja que presenta mayor flexibilidad se adapte al

comportamiento del menos flexible. Por lo tanto, las hembras, con limitaciones durante el buceo a profundidades grandes y con una menor capacidad de carga de alimento, se beneficiarían al salir temprano a la mañana ya que podrían volver más tarde en caso de no tener éxito inmediatamente en su búsqueda de alimento. Otra explicación posible estaría relacionada con la defensa del nido. Durante el periodo reproductivo ambos miembros de la pareja pasan la noche juntos en el nido, el cual está rodeado de los nidos de los co-específicos de la colonia a una distancia mínima para que no interfieran unos con otros (Svageľj y Quintana 2011). Si el macho saliera a alimentarse primero, quedaría la hembra sola protegiendo el nido de otros individuos más grandes (machos) y otras parejas, pero si la hembra saliera primero el miembro más grande de la pareja se quedaría defendiendo el nido. Incluso durante el intercambio de parejas cerca del mediodía, los machos también podrían atrasar su partida hasta que los individuos machos de nidos vecinos se fueran y de este modo reducir aún más la probabilidad de conflictos.

Durante el estadio comprendido entre la formación del nido, cortejo y el cuidado temprano de pichones, cuando la defensa del nido y su contenido es de vital importancia, la coordinación en los patrones de alimentación de la pareja debe ser óptima. Por lo tanto, la segregación sexual en los horarios de viajes comienza antes de la puesta de huevos y está bien consolidada cuando comienza la misma. Durante el cortejo, el intervalo entre el comienzo y la finalización de las inmersiones se reduce en un 50% para ambos miembros de la pareja, y la variabilidad entre individuos es mínima. Durante la incubación y el cuidado temprano de pichones, los horarios de alimentación se diferencian entre sexos y son fijos respecto del horario del amanecer. Ambos miembros de la pareja sincronizan sus viajes de modo de permanecer uno en el nido, ya que los nidos sin adultos son predados por las Gaviotas Cocineras (*Larus dominicanus*)

en pocos minutos (obs. pers.). Más tarde en la temporada, cuando los pichones son lo suficientemente grandes como para permanecer solos, ambos padres incrementan la duración de sus viajes de alimentación. Las hembras terminan más tarde y los machos comienzan más temprano. Cuando se emancipan los pichones y las responsabilidades parentales desaparecen, los adultos pueden avocarse a satisfacer sus propias necesidades alimenticias. En este momento, ambos sexos comienzan sus inmersiones temprano a la mañana y se alimentan a lo largo de todo el día sin existir diferencias entre sexo en los horarios. Cuando no existen restricciones, ambos sexos realizan viajes a lo largo de todo el día, lo cual sugiere que los machos durante el periodo crítico dentro del periodo reproductivo estarían sacrificando oportunidades potenciales de alimentación en favor del cuidado de la progenie.

Período no reproductivo

La segregación sexual en los horarios de alimentación es evidente durante el periodo reproductivo cuando la pareja tiene restricciones relacionadas con el cuidado parental. Cuando esta restricción no impera, las diferencias en el horario de alimentación desaparecen. Si bien no se puede descartar que algún cambio estacional en la disponibilidad de presas pueda hacer que los individuos elijan determinados horarios para alimentarse, esto es poco probable ya que las presas son en su mayoría bentónicas o demersales, y sedentarias (Malacalza et al. 1994; Genzano et al. 2011). También es improbable que la segregación sexual de horarios sea una consecuencia de la exclusión competitiva de las hembras por parte de los machos, como ocurre en otras especies (González-Solis et al. 2000), ya que ambos sexos se alimentan a lo largo de todo el día durante el invierno. Los machos podrían estar utilizando estrategias de alimentación

distintas a las hembras, tales como buceos más profundos, lo cual les permitiría acceder a presas más grandes e incluso a otras presas tales como pulpos, lo cual explicaría su nivel trófico superior en otras colonias (Bearhop et al. 2006; Quillfeldt et al. 2011).

Fuera del período reproductivo otros factores tales como las variaciones ambientales, la disponibilidad de presas, el fotoperíodo o las demandas impuestas por la muda, podrían volverse determinantes del comportamiento de los individuos (Bernstein y Maxson 1981; Rasmussen 1988; Daunt et al. 2005). La variabilidad individual más alta se evidenció durante el periodo de invernada temprana, la cual corresponde con la muda post nupcial cuando la mayoría de las plumas son reemplazadas (Rasmussen 1988). En este momento los individuos tienen menos restricciones impuestas por la reproducción y pueden potencialmente alimentarse en otras áreas o de otras presas. Las diferencias individuales se reducen marcadamente durante la invernada tardía. El inicio del cortejo está indicado por un cambio no sólo en los horarios sino también en las temperaturas registradas por los dispositivos, indicando que los individuos retornan a la colonia en ese momento. La segregación sexual en los horarios es clara a partir de ese momento y parecería estar gatillada por el restablecimiento del vínculo de pareja y las demandas de cuidado del nido. Esto podría ser evaluado siguiendo machos que no tienen pareja o que perdieron la nidada temprano en la temporada – siempre y cuando esto no se relacione con la calidad del individuo – para ver si cuando no es necesaria la defensa del nido, el individuo comienza a alimentarse a lo largo del día tal como lo haría fuera del periodo reproductivo.

CONCLUSIONES

Los machos y las hembras del Cormorán Imperial utilizan bandas horarias diferentes para alimentarse durante el período reproductivo. Las hembras realizan viajes por la mañana y los machos por la tarde. Cuando los pichones son más grandes, las hembras regresan a la colonia más tarde y los machos salen a alimentarse más temprano, con lo cual ambos incrementan el tiempo de permanencia en el mar. Una vez que termina el período reproductivo ambos sexos se alimentan a lo largo de todo el día sin presentar diferencias entre ellos. La reproducción impone un régimen de horarios que desaparece una vez que termina el evento reproductivo.

REFERENCIAS

- Ashmole N. P. 1963. The regulation of numbers of tropical oceanic birds. *Ibis* 103: 458-473.
- Bearhop S., Phillips R. A., McGill R., ChereL Y., Dawson D. A., Croxall J. P. 2006. Stable isotopes indicate sex-specific and long-term individual foraging specialization in diving seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 311: 157-164.
- Bernstein N. P., Maxson S. J. 1981. Notes on molt and seasonably variable characters of the Antarctic Blue-eyed Shag *Phalacrocorax atriceps bransfieldensis*. *Notornis* 28: 35-39.
- Bernstein N. P., Maxson S. J. 1984. Sexually distinct daily activity patterns of Blue-eyed Shags in Antarctica. *Condor* 86: 151-156.
- Bernstein N. P., Maxson S. J. 1985. Reproductive energetics of Blue-eyed Shags in Antarctica. *Wilson Bulletin* 97: 450-462.
- Catry P., Phillips R. A., Croxall J. P. 2005. Sexual segregation in birds: Patterns, processes and implications for conservation. In: (Ruckstuhl K. E., Neuhaus P. Eds) *Sexual segregation in vertebrates: ecology of the two sexes*. Cambridge University Press, Cambridge, pp 351-378.
- Chastel O., Weimerskirch H., Jouventin P. 1995. Influence of body condition on reproductive decision and reproductive success in the Blue Petrel. *Auk* 112: 964-972.
- Chaurand T., Weimerskirch H. 1994. Incubation routine, body mass regulation and egg neglect in the Blue Petrel *Halobaena caerulea*. *Ibis* 136: 285-290.

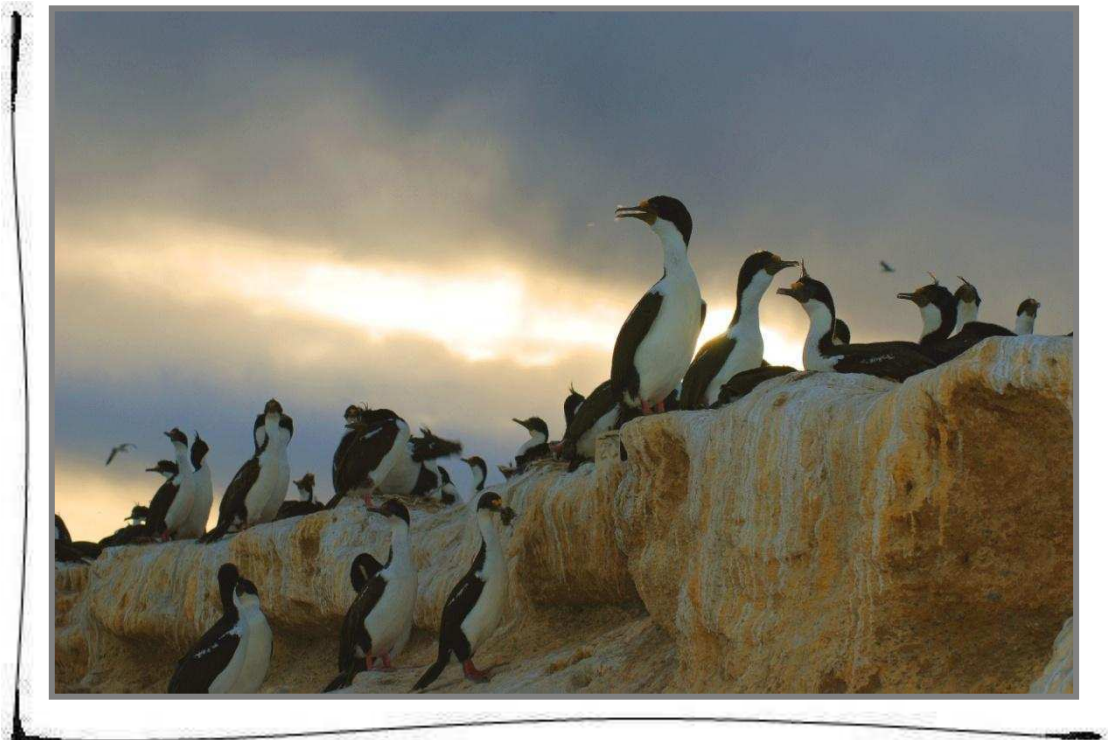
- Cook T. R., Cherel Y., Bost C. A., Tremblay Y. 2007. Chick-rearing Crozet shags (*Phalacrocorax melanogenis*) display sex-specific foraging behaviour. *Antarctic Science* 19: 55-63.
- Daunt F., Afanasyev V., Silk J. R. D., Wanless S. 2005. Extrinsic and intrinsic determinants of winter foraging and breeding phenology in a temperate seabird. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 59: 381-388.
- Dobson F. S., Jouventin P. 2007. How slow breeding can be selected in seabirds: Testing Lack's hypothesis. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 274: 275-279.
- Fairbairn D. J., Blanckenhorn W. U., Székely T. 2007. Sex, Size and Gender Roles Evolutionary studies of Sexual Size Dimorphism. Oxford University Press, Oxford.
- Faraway J. J. 2002. Chapter 9: Repeated measures and longitudinal data. In: Faraway JJ (ed) *Extending the Linear Model with R: Generalized Linear, Mixed Effects and Non Parametric Regression Models*. Chapman & Hall/CRC, Boca Raton London, New York, pp 203-220.
- Gaston A. J., Ydenberg R. C., Smith G. E. J. 2007. Ashmole's halo and population regulation in seabirds. *Marine Ornithology* 35: 119-126.
- Genzano G., Gilberto D., Bremec C. 2011. Benthic survey of natural and artificial reefs off Mar del Plata, Argentina, southwestern Atlantic. *Latin American Journal of Aquatic Research* 39: 553-566.
- Gómez Laich A., Quintana F., Shepard E. L. C., Wilson R. P. 2011. Intersexual differences in the diving behaviour of Imperial Cormorants. *Journal of Ornithology* 20: 1-9.
- González-Solis J., Croxall J. P., Wood A. G. 2000. Sexual dimorphism and sexual segregation in foraging strategies of northern giant petrels, *Macronectes halli*, during incubation. *Oikos* 90: 390-398.
- Hedrick A. V., Temeles E. J. 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: hypotheses and tests. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 136-138.
- Kato A., Watanuki Y., Shaughnessy P., Le Maho Y., Naito Y. 1999. Intersexual differences in the diving behaviour of foraging subantarctic cormorant (*Phalacrocorax albiventer*) and Japanese cormorant (*P. filamentosus*). *Life Sciences* 322: 557-562.
- Kato A., Watanuki Y., Nishiumi I., Kuroki M., Shaughnessy P., Naito Y. 2000. Variation in foraging and parental behavior of king cormorants. *Auk* 117:718-730.
- Lack D. 1968. *Ecological Adaptations for Breeding in Birds*. Methuen & Co., London.
- Lewis S., Benvenuti S., Dall'Antonia L., Griffiths R., Money L., Sherratt T. N., Wanless S., Hamer K. C. 2002. Sex-specific foraging behaviour in a monomorphic seabird. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 269: 1687-1693.
- Mackley E. K., Phillips R. A., Silk J. R. D., Wakefield E. D., Afanasyev V., Fox J. W., Furness R. W. 2010. Free as a bird? Activity patterns of albatrosses during the nonbreeding period. *Marine Ecology Progress Series* 406: 291-303.
- Malacalza V. E., Poretti T. I., Bertellotti M. 1994. La dieta de *Phalacrocorax albiventer* en Punta León (Chubut, Argentina) durante la temporada reproductiva. *Ornitología Neotropical* 5: 91-97.
- Murray B. G. 1992. The evolutionary significance of lifetime reproductive success. *Auk* 109: 167-172.

- Phillips R. A., Dawson D. A., Ross D. J. 2002. Mating patterns and reversed size dimorphism in Southern skuas (*Stercorarius skua lonnbergi*). *Auk* 119: 858-863.
- Phillips R. A., Silk J. R. D., Phalan B., Catry P., Croxall J. P. 2004a. Seasonal sexual segregation in two *Thalassarche* albatross species: competitive exclusion, reproductive role specialization or foraging niche divergence? *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 271: 1283-1291.
- Phillips R. A., Silk J. R. D., Croxall J. P., Afanasyev V., Briggs D. R. 2004b. Accuracy of geolocation estimates for flying seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 266: 265-272.
- Phillips R. A., McGill R. A. R., Dawson D. A., Bearhop S. 2011. Sexual segregation in distribution, diet and trophic level of seabirds: insights from stable isotope analysis. *Marine Biology* 158: 2199-2208.
- Quillfeldt P., Schroff S., van Noordwijk H. J., Michalik A., Ludynia K., Masello J. F. 2011. Flexible foraging behaviour of a sexually dimorphic seabird: large males do not always dive deep. *Marine Ecology Progress Series* 428: 271-287.
- Quintana F., Wilson R., Dell'Arciprete P., Shepard E., Gómez Laich A. 2011. Women from Venus, men from Mars: inter-sex foraging differences in the imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* a colonial seabird. *Oikos* 120: 350-358.
- R Development Core Team. 2008. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rasmussen P. C. 1988. Moults of rectrices and body plumage of blue-eyed and king shags (*Phalacrocorax atriceps* and *P. albiventer*) and phenology of moults. *Notornis* 35: 129-142.
- Ropert-Coudert Y., Kato A., Poulin N., Grémillet D. 2009. Leg-attached data loggers do not modify the diving performances of a foot-propelled seabird. *Journal of Zoology* 279: 294-297.
- Selander R. K. 1966. Sexual dimorphism and differential niche utilization in birds. *Condor* 68: 113-151.
- Serrano-Meneses M. A., Székely T. 2006. Sexual size dimorphism in seabirds: sexual selection, fecundity selection and differential niche-utilization. *Oikos* 113: 385-394.
- Shepard E. L. C., Wilson R. P., Quintana F., Gómez Laich A., Forman D. W. 2009. Pushed for time or saving on fuel: fine-scale energy budgets shed light on currencies in a diving bird. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 276: 3149-3155.
- Svigelj W., Quintana F. 2007. Sexual size dimorphism and sex determination by morphometric measurements in breeding Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*). *Waterbirds* 30: 97-102.
- Svigelj W., Quintana F. 2011. Breeding performance of the Imperial Shag (*Phalacrocorax atriceps*) in relation to year, laying date and nest location. *Emu* 111: 162-165.
- Wallace D., Green S. B. 2002. Measures designs with Linear Mixed Models. In: (Moskowitz D. S., Hershberger S. L. Eds) *Modeling intraindividual variability with repeated measures data: methods and applications*. Lawrence Erlbaum Associates, publishers. Mahwah, New Jersey, pp 103-170.
- Wanless S., Harris M. P., Morris J. A. 1995. Factors affecting daily activity budgets of South-Georgian shags during chick rearing at Birds Island, South Georgia. *Condor* 97: 550-558.

- Wearmouth V. J., Sims D. W. 2008. Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds and mammals: Behaviour patterns mechanisms and conservation implications. In *Advances in Marine Biology*, volume 54. Elsevier Ltd, pp 107-170.
- White C. R., Butler P. J., Grémillet D., Martin G. R. 2008. Behavioural strategies of cormorants (Phalacrocoracidae) foraging under challenging light conditions. *Ibis* 150: 231-239.
- Wilson R. P., Quintana F., Hobson V. J. 2011. Construction of energy landscapes can clarify the movement and distribution of foraging animals. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B* 279: 975-980.
- Zuur A. F., Ieno E. N., Walker N. J., Saveliev A. A., Smith G. M. 2009. *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*. 1 st Edition, Springer.



CONCLUSIONES GENERALES



El objetivo de la presente tesis fue estudiar el comportamiento de búsqueda de alimento que realiza un ave marina, el Cormorán Imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en la colonia de Punta León, Chubut. A partir del uso de dispositivos con sistemas de posicionamiento global (GPS) con el fin de describir los tipos de comportamiento que realiza, se determinó si los individuos son consistentes en su comportamiento en el tiempo (entre días, entre distintas etapas de la temporada e incluso entre años) y si el comportamiento de búsqueda que realizan está ligado a su experiencia reproductiva o el tipo de presa que consumieron. Por último, se utilizaron datos recolectados con geolocalizadores (GLS) para describir aspectos del comportamiento de los individuos a lo largo de todo el año.

La mayoría de los Cormoranes equipados con dispositivos GPS durante sus viajes de alimentación volaron hacia las áreas donde buscaron intensamente (Area Restricted Search, ARS) realizando reiterados buceos, y luego regresaron a la colonia un tiempo más tarde. A partir de los parámetros extraídos de los viajes se pudieron diferenciar cuatro tipos de comportamiento de búsqueda: viajes directos cortos (15%) y largos (67%), viajes con vuelos al azar (13%) y en círculos grandes (4%). Hubo variabilidad entre los comportamientos desplegados por los individuos, ambos sexos estuvieron representados en cada tipo de búsqueda y no se detectaron diferencias entre años para la mayoría de los parámetros estimados.

Los individuos reproductores fueron consistentes en la mayoría de los parámetros de sus viajes de alimentación en días sucesivos, en menor medida entre etapas dentro de una temporada reproductiva, y sólo ligeramente consistentes en unos pocos parámetros entre temporadas reproductivas. Los cormoranes viajaron a distancias similares desde la costa y buscaron en las mismas áreas generales en distintos viajes, incluso en distintos años. La consistencia en el uso de áreas estaría reflejando la

estabilidad del sistema de presas y el ambiente de la zona, y la capacidad de los individuos de utilizar mecanismos de memoria para navegar hacia las fuentes de alimento.

Los individuos que se reprodujeron por primera vez difirieron de aquellos con experiencia reproductiva, en particular los machos. Las hembras sólo difirieron entre categorías de edad en el tiempo total buceando durante los viajes. Se muestra evidencia que los individuos de Cormorán Imperial, en particular los machos, comenzarían a reproducirse antes de haber adquirido el comportamiento típico de los individuos experimentados y serían capaces de afinar su comportamiento tornándose más similares en eventos sucesivos a individuos con experiencia reproductiva.

Algunos aspectos del comportamiento de búsqueda de alimento de los cormoranes estuvo ligado al tipo de presas que consumieron, así los individuos que viajaron más lejos de la colonia y realizaron más buceos durante sus viajes de alimentación se habrían alimentado más de presas bentónicas que individuos que viajaron a distancias menores de la colonia y bucearon a una tasa menor. Existió variabilidad en las marcas isotópicas de carbono y nitrógeno entre los individuos en este sitio lo cual refuerza la idea del generalismo en la dieta a nivel poblacional (Malacalza et al. 1994). Se determinó que la presa consumida en mayor proporción fue la especie de pez bentónico *Raneya brasiliensis*. La especie de pez pelágico *Engraulis anchoita* y cefalópodos (*Octopus tehuelchus*) también fueron significativos para un grupo de individuos muestreados, siendo despreciable la contribución de otras presas que podrían haber consumido según datos bibliográficos (González Miri y Malacalza 1999). Dentro de las parejas se encontraron distintos tipos de comportamientos ya que en algunos casos cada individuo de la pareja se especializó en un tipo de presa, ya sea bentónico o pelágico ambos o uno en cada tipo de presa, y en otras parejas uno o ambos individuos

presentaron dietas mixtas. Según las estimaciones realizadas los Cormoranes Imperiales se ubicarían en el cuarto nivel en la cadena trófica del área en la que se alimentan los individuos de esta colonia.

Los machos y las hembras segregaron los horarios de alimentación durante el período reproductivo, con las hembras saliendo por la mañana y los machos por la tarde. A medida que avanzó la temporada, las hembras regresaron a la colonia más tarde y los machos salieron a alimentarse más temprano con lo cual ambos incrementaron el tiempo de permanencia en el mar. Una vez que terminó el período reproductivo, ambos sexos se alimentaron a lo largo de todo el día, sin presentar diferencias entre ellos. Estos resultados sugieren que la reproducción impone un régimen de horarios que se desvanece una vez que termina el evento reproductivo.

Los resultados obtenidos en esta tesis contribuyen al mejor entendimiento del comportamiento de la especie de estudio durante sus viajes de alimentación, ya que al realizar un enfoque individual se pudieron abordar aspectos tales como la experiencia reproductiva y el tipo de alimento que consumieron e incluso evaluar el comportamiento de los individuos en distintos momentos dentro y entre temporadas reproductivas. A partir de este enfoque se muestra evidencia que la experiencia reproductiva (e.g. Zimmer et al. 2011) y el tipo de presa que consumen los individuos estaría ligado a cómo realizan su búsqueda (Elliott et al. 2008; Fauchald 2009). A su vez, la consistencia que presentaron los individuos en su comportamiento en el tiempo aporta nueva información sobre la capacidad de aprendizaje y utilización de mecanismos de memoria por parte de estos individuos durante sus búsquedas de alimento en el océano (Olden et al. 2004; Muller y Fagan 2008) y al mismo tiempo refuerza la noción de estabilidad del ambiente y por ende del sistema de presas en esta zona (Acha et al. 2004).

Ciertos conceptos tales como la consistencia de comportamiento (Bell et al. 2009; Cook et al. 2008) y el nexo entre el comportamiento y la experiencia reproductiva (Daunt et al. 2007; Limmer y Becker 2009) o el tipo de presa consumida (Bolnick et al. 2003; Bearhop et al. 2006; Woo et al. 2008) se podrían replicar en otras poblaciones de la especie donde por ejemplo se predice que el ambiente no es tan estable, para determinar si la consistencia de comportamiento descrita es un atributo gestado en la estabilidad del sistema en ese sitio o si es inherente a la especie (e.g. Garthe et al. 2006). Esta información tendría implicancias en las medidas a tomar para su conservación, ya que si la variabilidad en la población está dada en gran medida por diferencias entre individuos, el mantener un tamaño poblacional adecuado sería un factor clave para que la variabilidad en el comportamiento se mantenga y, en última instancia, para la continuidad de la población frente a los cambios que pudieran ocurrir en el ambiente. El enfoque individual en el comportamiento podría a su vez extenderse a otras especies de aves marinas con el fin de entender mejor cómo los individuos realizan su búsqueda de alimento y cómo varía dicho comportamiento en el tiempo, abriendo así la posibilidad de abordar cuestiones de dinámica poblacional o incluso evolutivas ligadas al comportamiento (Johnson et al. 1992; Bregnballe 2006; Muller y Fagan 2008; Hawkes 2009), y determinar qué factores serían claves para ayudar a la conservación de la especie.

Tesista

Directora de Tesis

Director asistente

Lic. Sabrina Harris

Dra. Andrea Raya Rey

Dr. Flavio Quintana

REFERENCIAS

- Acha E. M., Mianzan H. W., Guerrero R. A., Favero M., Bava J. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America - Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* 44: 83-105.
- Bearhop S., Phillips R. A., McGill R., Cherel Y., Dawson D. A., Croxall J. P. 2006. Stable isotopes indicate sex-specific and long-term individual foraging specialization in diving seabirds. *Marine Ecology Progress Series* 311: 157-164.
- Bell A., Hankison S. J., Laskowski K. L. 2009. The repeatability of behavior: a meta-analysis. *Journal of Animal Behaviour* 77: 771-783.
- Bolnick D. I., Svanbäck R., Fordyce J. A., Yang L. H., Davies J. M., Hulsey C. D., Forister M. L. 2003. The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* 161: 1-28.
- Bregnballe T. 2006. Age-related fledgling production in great cormorants *Phalacrocorax carbo*: influence of individual competence and disappearance of phenotypes. *Journal of Avian Biology* 37: 147-157.
- Cook T. R., Cherel Y., Tremblay Y. 2005. Foraging tactics of chick-rearing Crozet shags: individuals display repetitive activity and diving patterns over time. *Polar Biology* 29: 562-569.
- Daunt F., Wanless S., Harris M. P., Money L., Monaghan P. 2007. Older and wiser: improvements in breeding success are linked to better foraging performance in European shags. *Functional Ecology* 21: 561-567.
- Elliott K. H., Woo K., Gaston A. J., Benvenuti S., Dall'Antonia A. L., Davoren, G. K. 2008. Seabird foraging behaviour indicates prey type. *Marine Ecology Progress Series* 354:289-303.
- Fauchald P. 2009. Spatial interaction between seabirds and prey: review and synthesis. *Marine Ecology Progress Series* 391: 139-151.
- Garthe S., Montevecchi W. A., Chapdelaine G., Rail J. F., Hedd A. 2006. Contrasting foraging tactics by northern gannets (*Sula bassana*) breeding in different oceanographic domains with different prey fields. *Marine Biology* 151: 687-694.
- González Miri L., Malacalza, V. 1999. Perfil nutricional de las principales especies en la dieta del cormorán imperial (*Phalacrocorax albiventer*) en Punta León (Chubut, Argentina). *Ornitología Neotropical* 10: 55-59.
- Hawkes C. 2009. Linking movement behaviour, dispersal and population processes: is individual variation a key? *Journal of Animal Ecology* 78: 894-906.
- Johnson A. R., Wiens J. A., Milne B. T., Crist T. O. 1992. Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes. *Landscape Ecology* 7: 63-75.
- Limmer B., Becker P. H. 2009. Improvement in chick provisioning with parental experience in a seabird. *Journal of Animal Behaviour* 77: 1095-1101.
- Malacalza V. E., Poretti T. I., Bertellotti M. 1994. La dieta de *Phalacrocorax albiventer* en Punta León (Chubut, Argentina) durante la temporada reproductiva. *Ornitología Neotropical* 5: 91-97.
- Mauck R. A., Huntington C. E., Grubb T. C. 2004. Age-specific reproductive success: evidence for the selection hypothesis. *Evolution* 58: 880-885.

- Mueller T., Fagan W. F. 2008. Search and navigation in dynamic environments-from individual behaviors to population distributions. *Oikos* 117: 654-664.
- Olden J. D., Schooley R. L., Monroe J. B., Poff N. L. 2004. Context-dependent perceptual ranges and their relevance to animal movements in landscapes. *Journal of Animal Ecology* 73: 1190-1194.
- Woo K. J., Elliot K. H., Davidson M., Gaston A. J., Davoren G. K. 2008. Individual specialization in diet by a generalist marine predator reflects specialization in foraging behaviour. *Journal of Animal Ecology* 77: 1082-1091.
- Zimmer I., Ropert-Coudert Y., Kato A., Ancel A., Chiaradia A. 2011. Does foraging performance change with age in female little penguins (*Eudyptula minor*)? *PlosOne* 6:e16098.