

OPTIMIZACIÓN DEL USO DE DISPOSITIVOS GPS PARA ESTIMAR LAS ÁREAS DE USO Y ALIMENTACIÓN EN AVES MARINAS: EL CORMORÁN IMPERIAL COMO CASO DE ESTUDIO

Vera Gabelli-Suarez¹, Flavio Quintana²  & Agustina Gómez-Laich^{3*} 

¹Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Pabellón II Ciudad Universitaria, C1428EGA, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina

²Laboratorio de Ecología de Predadores Tope Marinos (LEPTOMAR), Instituto de Biología de Organismos Marinos (IBIOMAR), CONICET, Boulevard Brown 2915, U9120ACD, Puerto Madryn, Chubut, Argentina

³Departamento de Ecología, Genética y Evolución & Instituto de Ecología, Genética y Evolución de Buenos Aires (IEGEBEA), CONICET, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Pabellón II Ciudad Universitaria, C1428EGA, Ciudad Autónoma de Buenos Aires, Argentina

*agomezlaich@ege.fcen.uba.ar

RESUMEN: A pesar del extenso uso de dispositivos GPS para determinar áreas de uso, solo muy ocasionalmente se evalúa cuál es el número de individuos a instrumentar para obtener resultados estadísticamente robustos sin comprometer el bienestar animal. En este trabajo, examinamos el efecto del tamaño de muestra (i.e., número de individuos instrumentados) sobre la precisión en la estimación de las áreas marinas de uso y de alimentación del Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*). Analizamos la información proveniente de 140 adultos reproductores de la colonia de Punta León (Chubut, Argentina), obtenida durante siete temporadas. Estimamos el tamaño de las áreas de uso y alimentación incrementando el número de animales de uno a 20. A su vez, debido a diferencias intersexuales en el comportamiento de alimentación de la especie, calculamos el tamaño del área de uso y de alimentación de 10 hembras y 10 machos por año, incrementando el número de animales de uno a 10. En promedio, se necesitaron al menos 13 aves para alcanzar incrementos inferiores al 5% en el tamaño de las áreas. Instrumentar entre 10 y 12 machos/hembras fue suficiente para estimar las áreas de uso o alimentación de cada uno de los sexos con un error inferior al 5%. Este trabajo presenta un procedimiento sencillo para estimar el número necesario de aves a instrumentar, adaptable a otras especies con patrones de movimiento similares.

PALABRAS CLAVE: áreas de uso, aves, GPS, IBAs, Sistemas de Posicionamiento Global, tamaño de muestra

Los animales realizan una amplia diversidad de movimientos, tanto para adquirir recursos (i.e., alimento, pareja y refugio), como para escapar de predadores (Swingland & Greenwood 1983). Estos movimientos influyen en la configuración de los patrones de distribución de las poblaciones, en el rol ecológico de las especies y en la diseminación de enfermedades, entre otras características de los ecosistemas (Nathan 2008, Kays et al. 2015). De esta forma, el análisis del movimiento animal ha sido central en estudios de

ecología, comportamiento, biología evolutiva y ecología ambiental (Nathan et al. 2022).

Entre los dispositivos electrónicos más utilizados se encuentran los Sistemas de Posicionamiento Global (GPS, por sus siglas en inglés), los cuales registran información de posición (latitud - longitud) a intervalos de tiempo que pueden variar de segundos a días (Quintana et al. 2024). La información recolectada por estos registradores permite, por ejemplo, analizar las trayectorias de los individuos instrumentados y deter-

minar las áreas de uso de las poblaciones (Langley et al. 2021). En el ámbito de la conservación, los datos de posición obtenidos a partir del empleo de dispositivos GPS contribuyen al diseño de planes de manejo. Estos datos permiten evaluar el grado de superposición entre las áreas y rutas utilizadas por los individuos y diversas actividades de origen antrópico, tales como la pesca comercial (Copello & Quintana 2009, Yorio et al. 2010, Copello et al. 2014, 2016), la distribución y abundancia de contaminantes plásticos (Blanco et al. 2022, Clark et al. 2023) y la agricultura (Lenz et al. 2015), entre otras. A su vez, la información sobre movimiento y uso del espacio obtenida a partir de dispositivos GPS resulta fundamental para la identificación y delimitación de Áreas de Importancia para las Aves (IBAs, por sus siglas en inglés) y Áreas Claves para la Biodiversidad (KBAs, por sus siglas en inglés; Eken et al. 2004, Beal et al. 2021).

En el caso particular de las aves, la información obtenida a partir del uso de dispositivos GPS desempeña un papel fundamental en el programa de BirdLife International para determinar las IBAs (Lascelles et al. 2016). Este programa tiene por objetivo definir áreas claves para la conservación a nivel global y regional (Thiollay 2002, Donald et al. 2019). Si bien las IBAs fueron originalmente desarrolladas y aplicadas en ambientes terrestres y dulceacuícolas (Fishpool & Evans 2001), su aplicación en ambientes marinos se ha consolidado en las últimas décadas (BirdLife International 2009), siendo fundamental para su identificación, diseño y monitoreo, la información de posición en tiempo y espacio de las aves marinas obtenida a partir del empleo de dispositivos GPS (Lascelles et al. 2016, Beal et al. 2021).

Una revisión reciente acerca del uso de bio-registradores en aves marinas de Sudamérica, indica que el uso de dispositivos GPS ha abarcado 28 especies pertenecientes a nueve familias y cinco órdenes y que casi la totalidad de las publicaciones consultadas (más de 250), contiene información derivada de dispositivos de posicionamiento (Quintana et al. 2024). A pesar de su uso extendido y de la relevancia de obtener información que permita, por ejemplo, la correcta delimitación de las IBAs y las KBAs, son prácticamente inexistentes los estudios que analizan cuál es el número mínimo de animales a instrumentar para la identificación correcta de las áreas de uso de una población determinada (Soanes et al. 2013, 2014, Lascelles et al. 2016, Beal et al. 2021, Shimada et al. 2021, He et al. 2023). En la mayoría de los casos, el número de animales equipados está principalmente sujeto a la disponibilidad de tiempo y fondos para la adquisi-

ción y colocación de instrumentos. No obstante, un tamaño de muestra insuficiente puede comprometer la robustez de la inferencia poblacional (Lindberg & Walker 2007, Hebblewhite & Haydon 2010, Soanes et al. 2013), mientras que un tamaño de muestra excesivo puede tener implicaciones éticas relacionadas al bienestar animal (Bodey et al. 2018, Quintana et al. 2024, Arrondo & Pérez-García 2025). De esta manera, el análisis de la optimización del uso de tecnología se convierte en una herramienta útil para el uso eficiente de los fondos y el tiempo invertido en la toma y análisis de datos, y contempla, a su vez, aspectos éticos relacionados al bienestar animal, evitando una manipulación excesiva de individuos (Soanes et al. 2013, Williams et al. 2020, Quintana et al. 2024).

El objetivo de este trabajo fue evaluar el efecto del tamaño de muestra (i.e., número de individuos instrumentados con dispositivos GPS) sobre la precisión en la estimación del uso de áreas marinas. Como caso de estudio utilizamos al Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*), una especie de ave marina buceadora con hábitos bentónicos (Malacalza et al. 1994, Quintana et al. 2011, Gómez Laich et al. 2012). Examinamos la variabilidad interanual en el tamaño mínimo de muestra (i.e., aves a instrumentar) para determinar el tamaño de: a) las áreas marinas de uso general (tránsito y alimentación); y b) las áreas específicas de alimentación (donde los cormoranes bucean en busca de alimento). Realizamos estas estimaciones tanto para la población en su conjunto como de manera diferenciada para cada sexo, dado el dimorfismo sexual en tamaño (Svagej & Quintana 2007), así como las diferencias en el comportamiento y uso del espacio reportadas en estudios previos (Quintana et al. 2011, Gómez Laich et al. 2012).

MÉTODOS

Especie de estudio

El Cormorán Imperial es un ave marina buceadora cuya distribución en la costa argentina se extiende desde Punta León (43°S) en la provincia de Chubut hasta el canal de Beagle (55°S) en la provincia de Tierra del Fuego (Frere et al. 2005, Quintana et al. 2022). Durante la temporada reproductiva, estas aves se comportan como forrajeadores de sitio central (Orlans & Pearson 1979) realizando viajes regulares de alimentación al mar y retornando a la colonia para incubar la nidada, proteger y alimentar a los pichones (Quintana et al. 2011, 2022). Machos y hembras presentan dimorfismo sexual (Svagej & Quintana 2007), y muestran segregación espacial respecto a las áreas de forrajeo (Quintana et al. 2011) y en el comportamiento de alimentación y buceo (Gómez Laich et al. 2012).

Base de datos y sitio de estudio

Para este trabajo utilizamos una base de datos de posiciones en el mar, obtenida a partir de la colocación de registradores GPS durante los viajes de alimentación de adultos reproductores de Cormorán Imperial de la colonia de Punta León (43°04'S, 64°29'O), Chubut, Argentina (Fig. 1). Así, utilizamos una serie de datos a largo plazo que incluye información obtenida a partir de la instrumentación de un total de 140 individuos (20 individuos por año, 10 de cada sexo), durante siete temporadas reproductivas (2008-10, 2013, 2015-17). Todos los cormoranes instrumentados se encontraban en el período temprano de crianza de pichones; cuatro a 15 días de vida. Para la colocación de los dispositivos, retiramos a los animales de sus nidos utilizando un gancho especialmente diseñado para esta tarea, y determinamos el sexo de cada individuo a partir de sus vocalizaciones (los machos hacen 'honk' y las hembras 'hiss') (Malacalza & Hall 1988, Svagelj & Quintana 2007). Colocamos los dispositivos GPS en la parte baja de la espalda mediante el empleo de cinta Tesa modelo 4621 (Wilson et al. 1997), y realizamos la captura e instrumentación de cada ave en aproximadamente cinco minutos. En ningún caso el peso del dispositivo superó el 3% del peso corporal del animal (Kenward 2001). Durante los siete años de estudio utilizamos tres tipos de registradores: (1) GPS (GPSlog, Earth and Ocean Technologies, Kiel, Alemania, 95 × 48 × 24 mm y 65 g); (2) MiniGPS (Earth and Ocean Technologies, Kiel, Alemania, 45 × 30 × 20 mm y 30.5 g); y (3) AXY-Trek (TechnoSmart, Roma, Italia, 40 × 20 × 8 mm y 25 g). En total instrumentamos 36 individuos con dispositivos GPS (13 hembras, 23 machos), 66 con dispositivos MiniGPS (38 hembras, 28 machos) y 38 con AXY-Treks (19 hembras, 19 machos). En todos los casos, programamos los instrumentos para registrar información de latitud y longitud a una frecuencia de 1 Hz (un dato por segundo). Los instrumentos permanecieron en las aves durante un solo viaje de alimentación en el mar. Al regreso del viaje, recapturamos a las aves de la misma manera descripta anteriormente y los instrumentos y la cinta Tesa fueron retirados cuidadosamente. Realizamos este procedimiento en menos de tres minutos.

Análisis de datos

Clasificación de las posiciones

Siguiendo la metodología propuesta por Quintana et al. (2011), clasificamos cada una de las posiciones registradas durante los viajes de alimentación en el mar según los siguientes comportamientos: vuelo, flotación o buceo. Para esto, utilizamos algoritmos obtenidos a partir de la observación de la distribución

de frecuencia de la velocidad horizontal de desplazamiento asociada a cada posición y la duración de las interrupciones en las señales de GPS generadas por la falta de transmisión del dispositivo cuando los animales se encuentran debajo del agua (Quintana et al. 2011). Clasificamos como 'vuelo' a todas aquellas posiciones que presentaron velocidades mayores a 3 m/s, 'buceo' a todas las posiciones con una velocidad igual o inferior a 3 m/s y una interrupción mayor o igual a 8 s, y 'flotación' a las posiciones que presentaron una velocidad menor o igual a 3 m/s y una inte-

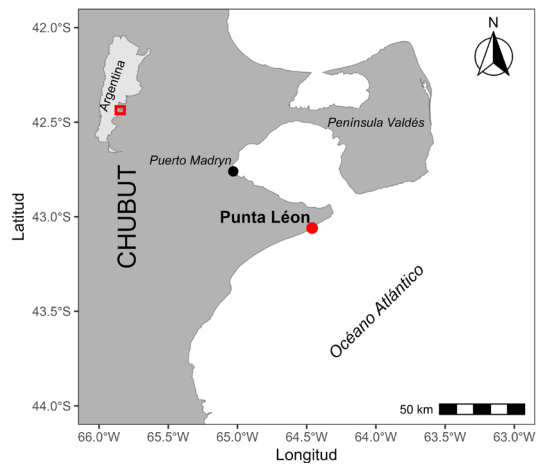


Figura 1. Localización de la colonia de Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*) de Punta León en la costa de la provincia de Chubut, Argentina.

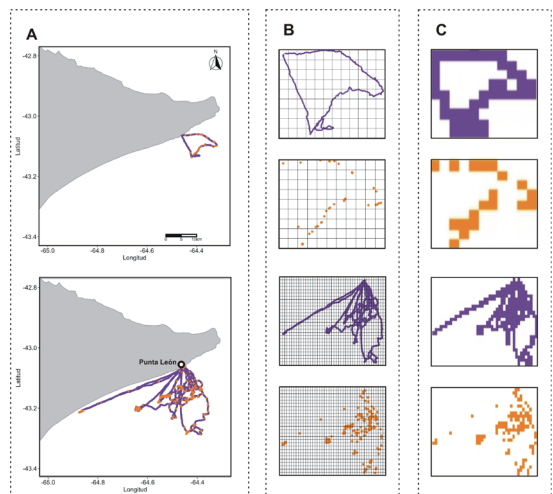


Figura 2. Determinación de las áreas marinas de uso y alimentación de cormoranes imperiales (*Leucocarbo atriceps*) instrumentados con GPS en la colonia de Punta León, Chubut, Argentina, durante el período de crianza de pichones. A) Trayectorias de alimentación de un solo individuo (panel superior) y de 20 individuos (panel inferior) durante una temporada reproductiva, B) superposición de las trayectorias sobre una grilla con celdas de 1 km² y C) celdas utilizadas durante los viajes de alimentación. Los puntos violetas representan todas las posiciones registradas, mientras que en naranja se muestran solo las clasificadas como buceo.

rrupción menor a 8 s (Quintana et al. 2011).

Determinación y cálculo de las áreas marinas de uso y alimentación

Para el cálculo de las áreas marinas de uso y las de alimentación, construimos, en primer lugar, una grilla con celdas de 1 km² en la zona marina circundante a la colonia (Page et al. 2006). Dicha construcción la hicimos utilizando la proyección POSGAR faja 3 (Alberdi & Erba 2022) y que resultó en un total de 6768 celdas. Así, para cada temporada reproductiva calculamos el tamaño del área marina de uso contabilizando el número total de celdas utilizadas por los animales considerando todas las posiciones registradas (independientemente del comportamiento asociado a cada una de ellas). Para la determinación del área de alimentación, en cambio, contabilizamos el número de celdas donde los animales realizaron buceos (es decir, solo se utilizaron aquellas posiciones clasificadas como buceo; Fig. 2).

Para cada temporada, calculamos el tamaño de las áreas de uso y alimentación para una muestra creciente de animales (de uno a 20 individuos que representaron la totalidad de aves equipadas por temporada). Seleccionamos a los individuos incluidos en cada muestra 20 veces de forma aleatoria y con reemplazo. Es decir, para un $n = 1$, seleccionamos al azar y con reemplazo un individuo en 20 oportunidades y calculamos las áreas de cada uno de los individuos (20 áreas de uso y 20 de alimentación en total), para un $n = 2$, seleccionamos al azar y con reemplazo dos individuos y se calcularon las áreas para los 20 pares de individuos, y así sucesivamente. Utilizamos el mismo proceso para determinar el número mínimo de hembras y machos a instrumentar para establecer tanto el tamaño del área marina de uso como del área de alimentación para cada sexo. En este caso, calculamos las áreas para una muestra creciente de individuos que varió de uno a 10 según el número de aves de cada sexo equipadas en cada temporada. Seleccionamos a los individuos incluidos en cada muestra 10 veces de forma aleatoria y con reemplazo. Es decir, para cada sexo procedimos de la siguiente manera: para $n = 1$, seleccionamos al azar y con reemplazo 1 individuo 10 veces y calculamos las áreas de cada uno de los individuos (10 áreas de uso y 10 áreas de alimentación en total), para $n = 2$, seleccionamos al azar y con reemplazo 2 individuos y calculamos las áreas para los 10 pares de individuos, y así sucesivamente. De este modo obtuvimos, tanto para hembras como para machos, 10 estimaciones del área de uso y 10 estimaciones del área de alimentación para cada tamaño muestral (de uno a 10).

Una vez calculadas las áreas en función del número creciente de individuos muestreados, construimos las curvas de acumulación del tamaño del área marina de uso y de alimentación en relación con el número de individuos incluidos en la muestra, para toda la población reproductora del sitio de estudio, compuesta por 13,200 individuos (6600 parejas reproductivas; Quintana et al. 2022). Ajustamos estas curvas mediante el modelo de Michaelis-Menten, utilizando la función *drm* de la librería *drm* (Knezevic et al. 2007) del software de acceso libre R versión 4.2.3 (R Core Team 2022). La elección de este modelo se fundamentó en que, en varias especies de aves marinas durante la temporada reproductiva, la relación entre el número de individuos considerados y el tamaño de las áreas de uso y/o alimentación tiende a estabilizarse conforme aumenta el tamaño muestral, alcanzando una asíntota que representa el área máxima utilizada (Soanes et al. 2013). Este patrón responde a las restricciones espaciales, energéticas y temporales que enfrentan los forrajeadores de sitio central (Orians & Pearson 1979). En el caso del Cormorán Imperial, dichas limitaciones se relacionan tanto con factores morfológicos y fisiológicos, principalmente asociados a los compromisos que implica ser un ave buceadora y voladora (Bishop & Butler 1995, Watanabe et al. 2011, Wilson et al. 2012, Gómez-Laich et al. 2013), como con aspectos de su biología reproductiva vinculados al cuidado biparental y a la necesidad de regresar periódicamente a la colonia para atender y alimentar los pichones (Schreiber & Burger 2001, Quintana et al. 2011, Harris et al. 2013).

El modelo de Michaelis-Menten posee dos parámetros: 1) $V_{m\acute{a}x}$ que corresponde al valor de la asíntota (es decir, en este caso, al tamaño del área que se mantiene constante a pesar de un incremento en tamaño de muestra) el cual será nombrado a partir de ahora como $A_{m\acute{a}x}$ y 2) K_m que corresponde en este trabajo al número de animales a instrumentar para los cuales el área de uso o de alimentación (dependiendo el caso), es la mitad del valor del área que representa la asíntota, el cual será nombrado a partir de ahora como T_m (Johnson & Goody 2011; Fig. 3). Debido a que T_m constituye un parámetro netamente aritmético que se desprende de la ecuación del modelo y no tiene un significado práctico para los objetivos de este trabajo, en los resultados se discuten principalmente cuestiones asociadas al parámetro $A_{m\acute{a}x}$.

Análisis estadísticos

Determinación del tamaño mínimo de muestra

Para el análisis de la variación interanual en el tamaño de muestra (i.e., número mínimo de individuos

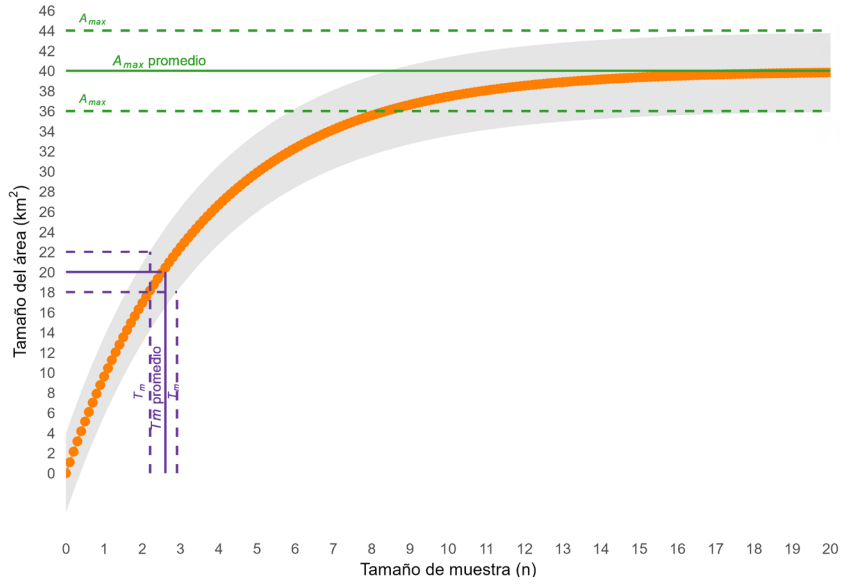


Figura 3. Ejemplo ilustrativo del modelo de Michaelis-Menten con sus dos parámetros, $A_{m\acute{a}x}$ y T_m . En naranja se muestra la relación entre el tamaño del área y el tamaño muestral, mientras que el sombreado gris indica el intervalo de confianza de la curva. A su vez se indican los parámetros obtenidos a partir del modelo ($T_m = 2.5$ y $A_{m\acute{a}x} = 40$) y los valores inferiores ($T_m = 3$ y $A_{m\acute{a}x} = 36$) y superiores ($T_m = 2$ y $A_{m\acute{a}x} = 44$) de cada parámetro obtenidos a partir de los intervalos de confianza.

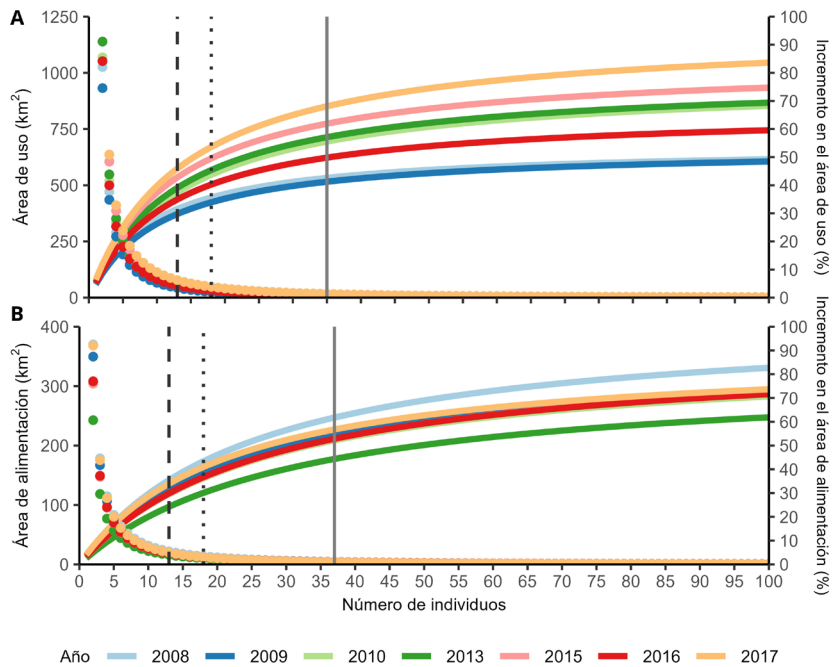


Figura 4. Tamaños de las áreas de uso (A) y alimentación (B) (líneas continuas) con sus respectivos porcentajes de incremento (líneas punteadas), en relación al tamaño de muestra para el Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*), para los siete años de estudio. En ambos gráficos, las líneas verticales con guiones, punteadas y completas indican el número mínimo promedio de animales a instrumentar tal que al agregar un individuo más a la muestra el incremento en el área es menor al 5, 3 y 1%, respectivamente.

a instrumentar) para estimar el tamaño de las áreas marinas de uso y de alimentación de toda la población y para cada sexo, determinamos la relevancia de incluir la variable explicativa año en los modelos de Mi-

chaelis-Menten y su efecto sobre los parámetros $A_{m\acute{a}x}$ y T_m . Para analizar la relación del tamaño de muestra con el tamaño de las áreas de uso y de alimentación, comparamos los siguientes cuatro modelos: 1) un mo-

delo sin incluir la variable año/sexo como explicativa, 2) un modelo que incluye el efecto de la variable año/sexo sobre los parámetros $A_{m\acute{a}x}$ y T_m , 3) un modelo que incluye el efecto de la variable año/sexo solo sobre el parámetro $A_{m\acute{a}x}$ y 4) un modelo que incluye el efecto de la variable año/sexo únicamente sobre el parámetro T_m . Los cuatro modelos fueron construidos utilizando la función *nls* de la librería *nlme* (Pinheiro et al. 2007). Ordenamos los modelos según la minimización del AIC corregido (AICc), posteriormente calculamos el Δ AICc entre ellos y seleccionamos el modelo con menor Δ AICc (Anderson & Burnham 2002). En aquellos casos en los cuales varios modelos presentaron un Δ AICc ≤ 4 , seleccionamos como mejor modelo al más parsimonioso (i.e., el que incluyó menos parámetros; Lehtikoinen et al. 2021). Para el cálculo tanto del AICc

y el peso del AICc (AICcw) de cada modelo cómo para el Δ AICc entre modelos utilizamos la función *aictab* de la librería *AICcmodavg* (Mazerolle 2020).

En todos los casos, comprobamos el cumplimiento de los supuestos de normalidad y homocedasticidad del mejor modelo. En caso de detectarse heterocedasticidad, modelamos la varianza a través de la estructura de varianza *varExp*. En aquellos casos en los que el modelo con mejor ajuste incluyó la variable año, llevamos a cabo una prueba de contrastes del parámetro $A_{m\acute{a}x}$, T_m o ambos (según correspondiera) entre todos los años mediante pruebas *post hoc* de comparaciones múltiples utilizando la función *paircomp* de la librería *aomisc* (Onofri 2020) con la corrección de Holm (Aickin & Gensler 1996). Estimamos el incremento en el tamaño

Tabla 1. Modelos de Michaelis-Menten para la relación entre los tamaños del área de uso y alimentación en función del tamaño de muestra para el Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*). En cada caso, el mejor modelo se presenta en negrita. En la tabla se muestra: el número de parámetros (k), la diferencia en el AICc entre cada modelo y el de mejor ajuste (Δ AICc), los pesos AIC (AICcw) y la suma acumulada de los pesos AICcw (Cum.wt).

Variable respuesta	Modelo	k	AICc	Δ AICc	AICcw	Cum.wt
Área de uso	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Año}, T_m \sim \text{Año}$	15	30855	0	1	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Año}, T_m \sim 1$	9	30871	16.2	0	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Año}$	9	31029	174.4	0	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	32761	1906.3	0	1
Área de alimentación	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Año}, T_m \sim \text{Año}$	15	23414	0	0.5	0.5
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Año}$	9	23415	0.6	0.4	0.9
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Año}, T_m \sim 1$	9	23418	4.5	0.1	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	24655	1241.3	0	1

Tabla 2. Parámetros estimados por año del modelo de Michaelis-Menten para predecir los tamaños del área marina de uso y de alimentación en función del tamaño de muestra para el Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*) en la colonia de Punta León, Chubut, Argentina. Se indica el intervalo de confianza [Mín-Máx]. Las pruebas de comparaciones múltiples significativas para el parámetro $A_{m\acute{a}x}$ se muestran con asterisco (*) mientras que con triángulo negro (▲) se indican las diferencias significativas entre años para el parámetro T_m . Área de uso: * (2008 vs 2010, 2013, 2015, 2016, 2017); ** (2009 vs 2010, 2013, 2015, 2016, 2017); *** (2016 vs 2010, 2013, 2015, 2017); **** (2017 vs 2010, 2013, 2015); ▲ (2008 vs 2010, 2013, 2015, 2017); ▲▲ (2009 vs 2010, 2017). Área de alimentación: ▲ (2008 vs 2009, 2010, 2013, 2015, 2016, 2017), ▲▲ (2009 vs 2010, 2013, 2015, 2016, 2017); ▲▲▲ (2013 vs 2010, 2015, 2016, 2017), ▲▲▲▲ (2017 vs 2010, 2015, 2016).

Año	$A_{m\acute{a}x}$		T_m	
	Área de uso (km ²)	Área de alimentación (km ²)	Área de uso (n de animales)	Área de alimentación (n de animales)
2008	674 [640-707] *	399 [361-437]	9 [8-10] ▲	24 [20-27] ▲
2009	672 [625-719] **	323 [293-352]	10 [9-12] ▲▲	19 [16-22] ▲▲
2010	1010 [925-1095]	364 [318-411]	15 [13-17]	27 [22-32]
2013	1000 [920-1079]	311 [267-355]	14 [12-16]	29 [23-35] ▲▲▲
2015	1066 [999-1133]	356 [311-401]	13 [11-14]	26 [21-31]
2016	819 [769-869] ***	359 [311-407]	11 [10-13]	26 [21-31]
2017	1169 [1072-1266] ****	347 [313-382]	13 [11-16]	20 [17-24] ▲▲▲▲
Media	916 [672-1169]	351 [311-399]	12 [9-15]	24 [19-29]

del área de uso y del área de alimentación en función del número de cormoranes incluidos en la muestra utilizando el modelo que mejor ajuste presentó para cada caso. Posteriormente, con el objetivo de evaluar con diferente grado de precisión el tamaño del área de uso y de alimentación por año/sexo, calculamos el tamaño mínimo de muestra y su rango a partir del cual al agregar un individuo más a la muestra el incremento en el área (de uso o de alimentación) fue menor al 5, 3 y 1%, siendo el criterio del 1% el de mayor precisión y el del 5% el de menor. Para obtener los valores mínimos y máximos, es decir, el rango del tamaño mínimo de muestra, en primera instancia calculamos el intervalo de confianza de los parámetros del mejor modelo para el área de uso. De manera análoga, obtuvimos el intervalo de confianza para el área de alimentación. En ambos casos, los intervalos fueron obtenidos utilizando la función *confint* (Ripley et al. 2013). Con los valores mínimos y máximos de cada parámetro construimos la curva inferior y superior de la relación tamaño del área vs. tamaño de muestra. Utilizamos la curva inferior para estimar el valor mínimo del rango del tamaño de muestra a partir del cual el incremento en el área fue menor al 5, 3 y 1%, mientras que utilizamos la curva superior para estimar el valor máximo (Fig. 3). Basamos la evaluación de diferencias en el tamaño de muestra necesario para estimar el tamaño del área marina de uso y el área de alimentación de los individuos entre años y entre sexos dentro de cada año en el solapamiento de los rangos de valores predichos para cada caso. Efectuamos todos los análisis con el software de acceso libre R versión 4.2.3 (R Core Team 2022) considerando un nivel de significancia de 0.05.

RESULTADOS

Determinación del tamaño mínimo de muestra para la población

Para todos los años de estudio, el tamaño del área de uso aumentó al incrementarse el número de aves incluidas en la muestra hasta llegar a una asíntota y la relación entre ambas variables difirió entre años (Fig. 4A, Tablas 1 & 2). El tamaño del área de uso de la población reproductora fue en promedio de 916 km² y varió entre 672 y 1169 km² (Tabla 2). Las principales diferencias en el tamaño del área de uso correspondieron a las temporadas 2008, 2009 y 2017. Durante las temporadas 2008 y 2009, la estimación del área utilizada por los adultos reproductores resultó menor que el resto (contrastes *post-hoc* para el parámetro A_{max} entre 2008 y 2009 con 2010, 2013, 2015, 2016, 2017, valores de $p < 0.001$, Tabla 2), mientras que durante 2017 fue más amplia que en las otras temporadas

(contrastes *post-hoc* para el parámetro A_{max} entre 2017 con 2008, 2009, 2010, 2013, 2015 y 2016; valores de $p < 0.05$, Tabla 2).

El modelo que mejor representó (i.e., mejor ajuste y parsimonia) la relación entre el tamaño del área de alimentación y el tamaño de muestra, incluyó a la variable explicativa año sobre el parámetro T_m pero no sobre A_{max} . Así, el tamaño del área total de alimentación de la población reproductora no difirió entre años y resultó, en promedio, de 351 km² (Fig. 4B, Tablas 1 & 2).

El número mínimo promedio de animales a instrumentar para estimar el tamaño del área de uso fue 13 (rango = 11 - 16), 18 (rango = 15 - 22) y 35 (rango = 27 - 42) para incrementos en el área menores al 5, 3 y 1%, respectivamente (Fig. 5A). Para los años 2008 y 2009, el número de animales a instrumentar fue, en todos los casos, inferior al resto de los años, mientras que para el año 2017 fue superior (Fig. 5A).

El tamaño del área de alimentación de la población reproductora (media: 351 km² rango: 311 - 399 km²) no mostró diferencias entre temporadas (Tabla 2). En líneas generales, el número mínimo promedio de cormoranes a instrumentar para estimar el área de alimentación de toda la población presentó una menor variación entre años respecto al tamaño de muestra necesario para el área de uso (Fig. 5B). El número mínimo promedio de animales a instrumentar para determinar el área de alimentación fue 13 (rango = 12 - 14), 19 (rango = 17 - 19) y 39 (rango = 37 - 40) con precisiones menores al 5, 3 y 1%, respectivamente (Fig. 5B). Las principales diferencias estuvieron dadas por la temporada 2013, en la que el tamaño de muestra a partir del cual el incremento en el área fue menor al 5% fue inferior que el resto (Fig. 5B). Por su parte, el número de animales a instrumentar a partir del cual el incremento en el área de alimentación fue menor al 3% fue inferior en el 2013 en comparación al 2008, 2009 y 2017, mientras que el tamaño de muestra para precisiones menores al 1% fue similar en los siete años de estudio, solo presentando diferencias entre el 2013 y el 2008 (Fig. 5B).

Determinación del tamaño mínimo de muestra para cada sexo

En todas las temporadas, el tamaño del área de uso y de alimentación tanto para las hembras como para los machos aumentó al incrementar el tamaño de muestra hasta un valor asíntotico (Fig. 6). El efecto del sexo sobre la relación entre el tamaño del área de uso y el tamaño de muestra varió entre temporadas

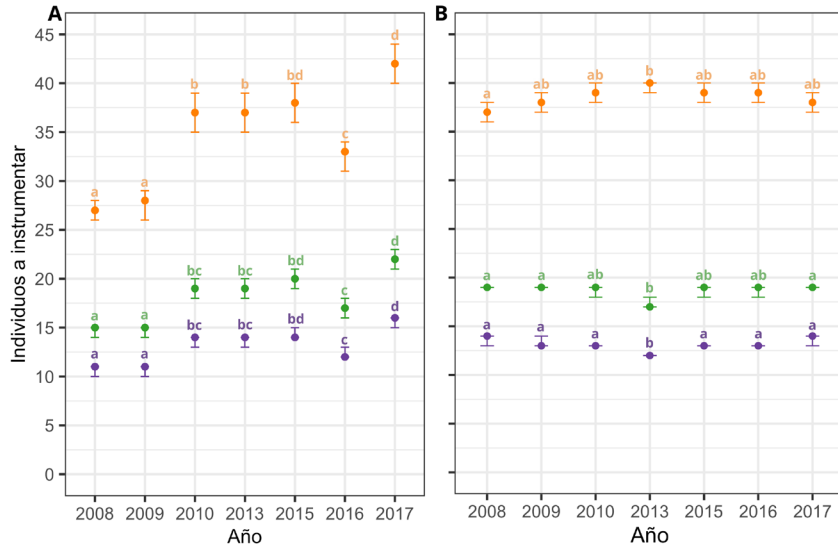


Figura 5. Número de cormoranes imperiales (*Leucocarbo atriceps*) de la colonia de Punta León, Chubut, Argentina a instrumentar para estimar el tamaño del área marina de uso (A) y de alimentación (B). Se presentan los valores promedio y sus rangos para el tamaño muestral necesario a fin de que la inclusión de un individuo adicional incremente el área estimada en menos de 1% (naranja), 3% (verde) y 5% (violeta). Letras iguales indican ausencia de diferencias entre años.

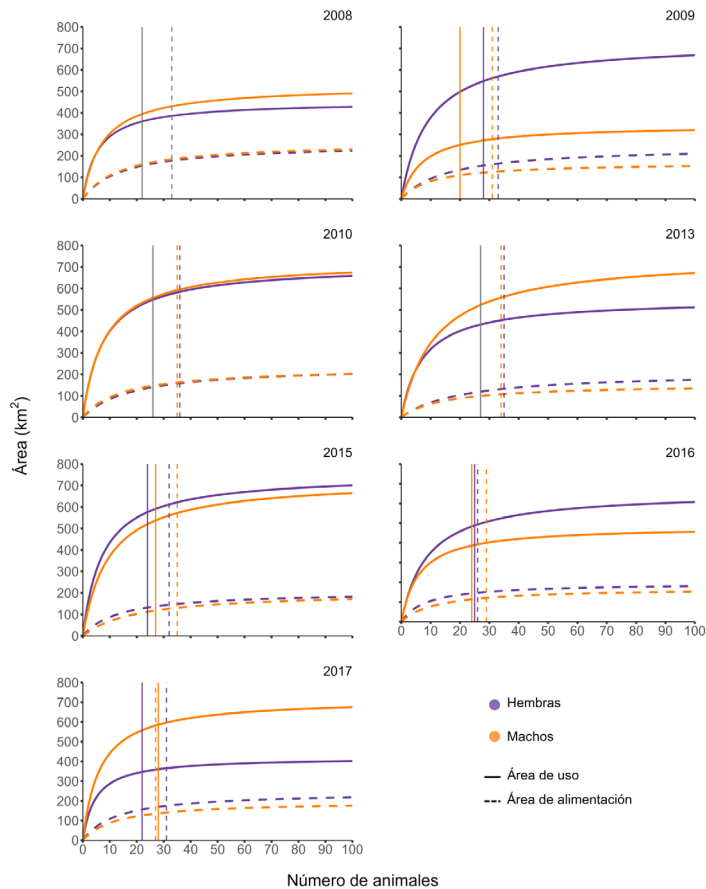


Figura 6. Tamaño de las áreas de uso (líneas continuas) y de alimentación (líneas punteadas) de hembras y machos de Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*) en función del tamaño de muestra, para los siete años de estudio. Las líneas verticales (violeta para las hembras, naranja para los machos, y gris si no hubo diferencias entre sexos) indican el número mínimo promedio de animales que deben ser instrumentados a partir del cual la incorporación de un nuevo animal genera un incremento inferior al 1% en el tamaño del área de uso (líneas continuas) o de alimentación (líneas punteadas).

Tabla 3. Modelos de Michaelis-Menten para la relación entre el tamaño del área de uso en función del tamaño de muestra para hembras y machos de Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*) para los siete años de estudio. En cada caso, el mejor modelo se presenta en negrita. En la tabla se muestra: el número de parámetros (k), la diferencia en el AICc entre cada modelo y el modelo de mejor ajuste (Δ AICc), los pesos AIC (AICcw) y la suma acumulada de los pesos AICcw (Cum.wt).

Año	Modelo	k	AICc	Δ AICc	AICcw	Cum.wt
2008	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	2090	0	0.5	0.5
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim 1$	4	2092	1.6	0.2	0.7
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Sexo}$	4	2092	1.8	0.2	0.9
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim \text{Sexo}$	5	2093	2.9	0.1	1
2009	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim 1$	4	2085	0	0.7	0.7
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim \text{Sexo}$	5	2087	1.6	0.3	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Sexo}$	4	2094	8.5	0	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	2308	223.2	0	1
2010	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	2214	0	0.6	0.6
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim 1$	4	2216	2.1	0.2	0.7
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Sexo}$	4	2216	2.1	0.2	0.9
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim \text{Sexo}$	5	2218	4.2	0.1	1
2013	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim \text{Sexo}$	5	2051	0	0.4	0.4
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim 1$	4	2052	1	0.3	0.7
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Sexo}$	4	2053	2	0.2	0.9
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	2053	2.2	0.1	1
2015	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Sexo}$	4	2121	0	0.5	0.5
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim 1$	4	2123	1.1	0.3	0.8
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim \text{Sexo}$	5	2124	2.1	0.2	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	2174	52.3	0	1
2016	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim \text{Sexo}$	5	2053	0	0.5	0.5
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim 1$	4	2053	0.2	0.4	0.9
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Sexo}$	4	2056	3.5	0.1	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	2074	20.8	0	1
2017	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim 1$	4	2173	0	0.6	0.6
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim \text{Sexo}$	5	2174	1	0.4	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Sexo}$	4	2184	11.8	0	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	2309	136.5	0	1

(Tabla 3). Mientras que en las temporadas 2008, 2010, 2013 y 2015 no presentó diferencias entre sexos (Fig. 6, Tabla 4), en 2009 y 2016 el tamaño de área de uso fue mayor para las hembras y en 2017 para los machos (Fig. 6, Tablas 3 & 4). Durante el período de estudio, hembras y machos presentaron los mismos tamaños promedio del área de uso (parámetros $A_{m\acute{a}x}$), en el orden de los 600 km² (Fig. 6, Tabla 3). En líneas generales, el número medio de animales a instrumentar a partir del cual el incremento en el área de uso fue menor al 5, 3 y 1% fue similar entre sexos (Fig.

7A). Así, el número mínimo promedio de hembras a instrumentar fue: 10 (rango = 9 - 11), 14 (rango = 12 - 15) y 25 (rango = 22 - 28), y el de machos 10 (rango = 8 - 12), 13 (rango = 11 - 15) y 25 (rango = 20 - 28), para incrementos del área de 5, 3 y 1%, respectivamente (Fig. 7A). La mayor diferencia entre sexos referida al número de aves instrumentadas para estimar el área de uso ocurrió en el 2009. En esta temporada, se requirieron más hembras que machos para la estimación del tamaño del área de uso (Fig. 7A).

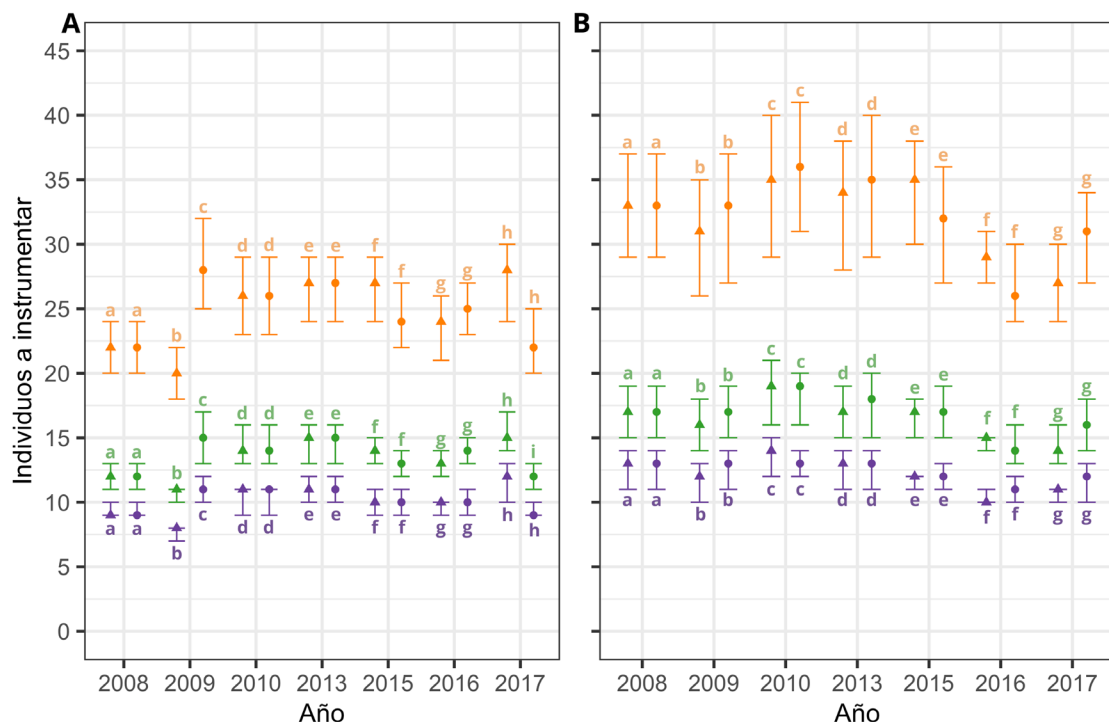


Figura 7. Número de hembras (círculos) y machos (triángulos) de Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*) de la colonia de Punta León, Chubut, Argentina a instrumentar para estimar el tamaño del área marina de uso (A) y de alimentación (B). Se presentan los valores promedio y sus rangos correspondientes al tamaño muestral requerido para que la inclusión de un individuo adicional incremente el área estimada en menos de 1% (naranja), 3% (verde) y 5% (violeta). Letras iguales dentro de cada año para cada porcentaje indican ausencia de diferencias entre sexos.

Tabla 4. Parámetros estimados del modelo de Michaelis-Menten que mejor ajuste presentó por año para predecir el área marina de uso en función del tamaño de muestra para hembras y machos de Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*) en la colonia de Punta León, Chubut, Argentina. Se indica el intervalo de confianza [Mín-Máx]. Las comparaciones significativas para el parámetro $A_{máx}$ y T_m entre sexos se muestran en negrita.

Año	$A_{máx}$		T_m	
	Área de uso hembras (km ²)	Área de uso machos (km ²)	Área de uso hembras (n de animales)	Área de uso machos (n de animales)
2008	452 [351-552]	526 [425-627]	6 [3-8]	7 [5-10]
2009	731 [547-914]	343 [270-417]	9 [5-13]	7 [4-10]
2010	709 [567-850]	728 [534-922]	8 [5-10]	8 [4-12]
2013	550 [454-645]	750 [545-956]	7 [5-10]	12 [7-17]
2015	752 [638-865]	729 [535-922]	7 [5-9]	10 [5-14]
2016	661 [526-797]	484 [405-564]	9 [6-12]	6 [4-8]
2017	420 [338-503]	717 [601-834]	5 [3-7]	6 [4-8]
Media	610 [420-752]	611 [343-750]	7 [5-9]	8 [6-12]

El efecto del sexo sobre la relación entre el tamaño del área de alimentación y el tamaño de muestra también varió entre temporadas (Tabla 5). Mientras que en las temporadas 2008, 2010, 2015 y 2016 hembras y machos presentaron área de alimentación de tamaños similares, durante 2009, 2013 y 2017 las hembras

se alimentaron cubriendo áreas de mayor tamaño (Fig. 6, Tablas 5 & 6). En líneas generales, durante el período de estudio, hembras y machos se alimentaron en áreas de tamaño promedio similar (parámetros $A_{máx}$), cubriendo entre 200 y 230 km², aproximadamente (Fig. 6, Tabla 6). A grandes rasgos, el número

Tabla 5. Modelos de Michaelis-Menten para la relación entre el tamaño del área de alimentación en función del tamaño de muestra para hembras y machos de Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*) para los siete años de estudio. En cada caso, el mejor modelo se presenta en negrita. En la tabla se muestra: el número de parámetros (k), la diferencia en el AICc entre cada modelo y em modelo de mejor ajuste ($\Delta AICc$), los pesos AIC (AICcw) y la suma acumulada de los pesos AICcw (Cum.wt).

Año	Modelo	k	AICc	$\Delta AICc$	AICcw	Cum.wt
2008	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim 1$	4	1623	0	0.4	0.4
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Sexo}$	4	1623	0	0.4	0.7
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	1624	1.5	0.2	0.9
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim \text{Sexo}$	5	1625	2.1	0.1	1
2009	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim 1$	4	1583	0	0.5	0.5
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim \text{Sexo}$	5	1584	0.8	0.3	0.8
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Sexo}$	4	1584	1.1	0.3	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	1593	10.3	0	1
2010	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Sexo}$	4	1559	0	0.5	0.5
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim 1$	4	1559	0.3	0.4	0.8
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim \text{Sexo}$	5	1561	2.1	0.2	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	1573	14	0	1
2013	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim 1$	4	1458	0	0.4	0.4
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Sexo}$	4	1458	0.4	0.3	0.8
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim \text{Sexo}$	5	1459	1.5	0.2	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	1462	4.7	0.0	1
2015	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Sexo}$	4	1508	0	0.5	0.5
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim 1$	4	1509	0.9	0.3	0.8
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim \text{Sexo}$	5	1510	2.1	0.2	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	1589	80.8	0	1
2016	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Sexo}$	4	1560	0	0.5	0.5
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim 1$	4	1561	0.8	0.3	0.8
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim \text{Sexo}$	5	1562	1.7	0.2	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	1680	121.1	0	1
2017	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim 1$	4	1587	0	0.5	0.5
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim \text{Sexo}$	4	1587	1	0.3	0.8
	$A_{m\acute{a}x} \sim \text{Sexo}, T_m \sim \text{Sexo}$	5	1589	2.1	0.2	1
	$A_{m\acute{a}x} \sim 1, T_m \sim 1$	3	1639	52.7	0	1

medio de animales a instrumentar a partir del cual el incremento en el área de alimentación fue menor al 5, 3 y 1% fue similar entre sexos (Fig. 7B). Así, el número mínimo promedio de hembras a instrumentar fue: 12 (rango = 11 - 13), 17 (rango = 14 - 19) y 32 (rango = 26 - 36) y el de machos 12 (rango = 10 - 14), 16 (rango = 14 - 19) y 32 (rango = 27 - 35), para incrementos del área de 5, 3 y 1%, respectivamente (Fig. 7B).

DISCUSIÓN

En este trabajo, el análisis a largo plazo (i.e., siete años) de la variabilidad interanual y entre sexos de las áreas de uso y alimentación del Cormorán Imperial permitió estimar el número mínimo de individuos a instrumentar para determinar los tamaños de dichas áreas con tres niveles diferentes de precisión. Para ello, utilizamos un procedimiento sencillo y potencialmente aplicable a otras especies con características ecológicas similares.

Tabla 6. Parámetros estimados del modelo de Michaelis-Menten que mejor ajuste presentó por año para predecir el área de alimentación en función del tamaño de muestra para hembras y machos de Cormorán Imperial (*Leucocarbo atriceps*) en la colonia de Punta León, Chubut, Argentina. Se indica el intervalo de confianza [Mín-Máx]. Las comparaciones significativas para el parámetro $A_{máx}$ y T_m entre sexos se muestran en negrita.

Año	$A_{máx}$		T_m	
	Área de alimentación hembras (km ²)	Área de alimentación machos (km ²)	Área de alimentación hembras (<i>n</i> de animales)	Área de alimentación machos (<i>n</i> de animales)
2008	256 [158-354]	263 [187-340]	15 [6-23]	14 [8-20]
2009	244 [151-337]	168 [120-217]	16 [7-25]	11 [6-16]
2010	238 [139-337]	230 [152-309]	18 [8-28]	15 [7-22]
2013	211 [98-324]	154 [103-206]	21 [6-36]	15 [7-22]
2015	206 [139-274]	205 [106-305]	14 [7-20]	20 [7-33]
2016	196 [154-239]	171 [123-220]	9 [5-12]	12 [7-17]
2017	245 [178-313]	197 [131-263]	13 [7-18]	12 [6-19]
Media	228 [196-256]	199 [103-187]	15 [9-21]	14 [11-20]

El tamaño de las áreas de alimentación fue más consistente entre temporadas que el de las áreas de uso, lo que determinó una menor variabilidad interanual en el tamaño de muestra necesario para estimarlas. Esta consistencia fue aún más evidente al comparar entre sexos. La estabilidad espacial a largo plazo en el uso de áreas de forrajeo del Cormorán de Punta León ha sido previamente reportada por Quintana et al. (2022) en un estudio de más de 10 años, y se ha documentado también en otras especies de aves marinas cuando los parches de alimento permanecen relativamente estables en el tiempo y espacio (Weimerskirch 2007, Rebstock et al. 2022, Regan et al. 2024). En nuestro caso, dicha estabilidad se relaciona principalmente con la alimentación bentónica y el tipo de presas consumidas por el Cormorán Imperial durante la etapa temprana de crianza de pichones (Harris et al. 2014, Quintana et al. 2022). Durante este periodo, los adultos obtienen su alimento y el que suministran a los pichones capturando mayoritariamente presas bentónicas tales como nototénidos (*Riberoclinus* sp.) y Raneya (*Raneya brasiliensis*; Malacalza et al. 1994, Ibarra et al. 2022). En general, las presas bentónicas presentan un rango de acción más acotado que las pelágicas, lo que las convierte en una fuente de alimento con mayor previsibilidad espacio-temporal (Elliott et al. 2009). En este contexto, es razonable pensar que el número mínimo de cormoranes imperiales a instrumentar para determinar las áreas marinas de alimentación sea más consistente entre temporadas que el necesario para determinar las áreas de uso. Estas últimas, están sujetas a condiciones intrínsecas de los individuos tales como la capacidad y/o estrategia de vuelo necesarias para alcanzar las áreas de alimentación bajo condiciones climáticas cambiantes

(i.e., velocidad y dirección del viento, visibilidad, etc.).

En términos generales, para cada año, el tamaño de muestra mínimo necesario para estimar el área de alimentación fue mayor que el requerido para el área de uso. Esto sugiere que la variabilidad entre individuos es mayor en las zonas de alimentación que en las de desplazamiento. Una posible explicación es que los cormoranes comparten rutas de tránsito desde la colonia hacia los parches de alimento, utilizando señales ambientales similares y/o adquiriendo información a través de la observación de conspecíficos (Ward & Zahavi 1973, Weimerskirch et al. 2010, Regan et al. 2024). Sin embargo, una vez en las áreas de alimentación, los individuos tienden a dispersarse lo que reduciría la competencia intraespecífica por el alimento (Davoren et al. 2003). Este patrón coincide con lo observado por Weimerskirch (2007), quien analizó trayectorias de 34 especies de aves marinas y encontró que, a nivel poblacional, las aves se desplazan por zonas similares hacia las áreas de alimentación, aunque cada individuo presenta cierta preferencia por sectores específicos dentro de ellas.

En todas las temporadas, el tamaño de las áreas de uso y alimentación de machos y hembras aumentó al incrementar el tamaño de muestra hasta alcanzar una asíntota. Este patrón indica que es posible obtener resultados precisos con un número limitado de individuos instrumentados. La variabilidad interanual de las áreas de uso y alimentación observada sugiere que, para determinar las áreas de acción, podría resultar más apropiado mantener un número adecuado de individuos instrumentados a largo plazo, más que un número muy elevado en unas pocas temporadas. En todo caso, el número de machos y hembras a ins-

trumentar dependerá de antecedentes que reporten un uso diferencial del espacio - y/o comportamientos que deriven en ello - para cada sexo.

En nuestro caso, bajo el criterio del 1%, encontramos que 25 y 32 individuos instrumentados por cada sexo (i.e., aproximadamente el 0.4 - 0.5% del total de adultos de cada sexo que reproducen en la colonia) serían necesarios para estimar el tamaño del área de uso y alimentación, respectivamente, con ese nivel de precisión. El número de animales a instrumentar se reduce a menos de la mitad (i.e., 10 y 12, para áreas de uso y alimentación, respectivamente) si se acepta trabajar con una precisión del 5% para la determinación del tamaño de las áreas. La elección de qué nivel de precisión adoptar dependerá de la precisión que requiera el enfoque conceptual y/o experimental de la investigación y, en última instancia, del tiempo y de los recursos económicos disponibles. Preguntas conceptualmente complejas podrían requerir el criterio del 1%, es decir el de mayor precisión y necesitar mayor número de aves a ser instrumentadas. Sin embargo, para estudios exploratorios o de determinación de áreas de importancia (e.g., IBAs), el criterio del 5% permitiría optimizar el tiempo y los recursos económicos destinados a la adquisición de dispositivos sin comprometer demasiado la representatividad del estudio.

Es importante tener en cuenta que los resultados obtenidos en este trabajo se focalizan en un período particular de la temporada reproductiva y en un sitio específico, por lo que su extrapolación a otros sitios y/o periodos de la misma especie u otras similares, debería tomarse con precaución. Asimismo, los resultados obtenidos a partir de las estimaciones para tamaños de muestra superiores al tamaño de muestra de referencia deben interpretarse con cautela. La confiabilidad del modelo que describe la relación entre el tamaño del área en función del número de individuos disminuye una vez superado el tamaño de muestra utilizado en el presente estudio (20 cormoranes imperiales para el análisis poblacional y 10 para el análisis por sexo). Las extrapolaciones que superan estos valores se basan en predicciones modeladas, lo que implica un mayor grado de incertidumbre (Colwell et al. 2012).

La implementación de dispositivos GPS y tecnologías afines en estudios de fauna silvestre no siempre incorporan una evaluación adecuada de los impactos sobre el bienestar animal (Quintana et al. 2024). En este sentido, la planificación cuidadosa de estrategias de instrumentación constituye no solo una medida de eficiencia científica -al optimizar recursos y reducir tiempos de muestreo y análisis-, sino también un compromiso con principios éticos fundamentales, al

evitar manipulaciones excesivas e innecesarias. Este estudio busca contribuir al desarrollo de prácticas científicas más responsables, promoviendo el uso consciente y justificado de bio-registradores.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Editora, Editor asociado de la revista y los/las revisores/as anónimos/as por los valiosos aportes para mejorar el manuscrito. Este trabajo fue financiado por subsidios otorgados por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 2013-1229) y del Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de la República Argentina (PIP 5387-2013) a F. Quintana. Agradecemos al Ministerio de Turismo y Áreas Protegidas y a la Dirección de Fauna y Flora Silvestre de la Provincia de Chubut por los permisos otorgados para trabajar en Punta León, así como al CCT CENPAT – CONICET por el apoyo institucional y logístico. Queremos expresar nuestro especial agradecimiento a Walter Svagelj, Giacomo Dell’Omo, Luciana Gallo, Sabrina Harris, Carolina Pantano, Nicolás Prandoni, Emily Shepard, Marcela Uhart, Rory P. Wilson, Carlos Zavalaga, y a muchos otros/as estudiantes y profesionales que colaboraron voluntariamente durante las campañas de campo a lo largo de los años. Finalmente, extendemos nuestro más sincero agradecimiento a todos los integrantes de la Estancia El Pedral, especialmente a Miguel y Chola, por su cálida hospitalidad.

REFERENCIAS

- Aickin M, Gensler H (1996) Adjusting for multiple testing when reporting research results: The Bonferroni vs Holm methods. *American Journal of Public Health* 86(5):726-728. <https://doi.org/10.2105/AJPH.86.5.726>
- Alberdi R, Erba DA (2022) Introducción a los Sistemas de Información Geográfica (SIG) aplicados al catastro. Editorial Universidad Católica de Santa Fe, Santa Fe
- Anderson DR, Burnham KP (2002) Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *The Journal of Wildlife Management* 66(3):912-918. <https://doi.org/10.2307/3803155>
- Arrondo E, Pérez-García JM (2025) Call for a critical review of widespread use of animal tracking devices. *European Journal of Wildlife Research* 71:27. <https://doi.org/10.1007/s10344-025-01906-7>
- Beal M, Oppel S, Handley J, Pearmain EJ, Morera-Pujol V, Carneiro APB, Davies TE, Phillips RA, Taylor PR, Miller MGR, Franco AMA, Catry I, Patricio AR, Regalla A, Staniland I, Boyd C, Catry P, Dias MP (2021) track2KBA: An R package for identifying important sites for biodiversity from tracking data. *Me-*

- thods in Ecology and Evolution 12(12):2372-2378. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13713>
- BirdLife International (2009) Designing networks of marine protected areas: Exploring the linkages between Important Bird Areas and ecologically or biologically significant marine areas. BirdLife International, Cambridge UK
- Bishop CM, Butler PJ (1995) Physiological modelling of oxygen consumption in birds during flight. *Journal of Experimental Biology* 198(10):2153-2163. <https://doi.org/10.1242/jeb.198.10.2153>
- Blanco GS, Tonini MH, Gallo L, Dell'Omo G, Quintana F (2022) Tracking the exposure of a pelagic seabird to marine plastic pollution. *Marine Pollution Bulletin* 180:113767. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2022.113767>
- Bodey TW, Cleasby IR, Bell F, Parr N, Schultz A, Votier SC, Bearhop S (2018) A phylogenetically controlled meta-analysis of biologging device effects on birds: Deleterious effects and a call for more standardized reporting of study data. *Methods in Ecology and Evolution* 9(4):946-955. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12934>
- Clark BL, Carneiro APB, Pearmain EJ, Rouyer MM, ..., Dias MP (2023) Global assessment of marine plastic exposure risk for oceanic birds. *Nature Communications* 14(1):3665. <https://doi.org/10.1038/s41467-023-38900-z>
- Colwell RK, Chao A, Gotelli NJ, Lin S-Y, Mao CX, Chazdon RL, Longino JT (2012) Models and estimators linking individual-based and sample-based rarefaction, extrapolation and comparison of assemblages. *Journal of plant ecology* 5(1):3-21. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtr044>
- Copello S, Blanco GS, Seco Pon JP, Quintana F, Favero M (2016) Exporting the problem: Issues with fishing closures in seabird conservation. *Marine Policy* 74:120-127. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2016.09.008>
- Copello S, Seco Pon JP, Favero M (2014) Spatial overlap of Black-browed albatrosses with longline and trawl fisheries in the Patagonian Shelf during the non-breeding season. *Journal of Sea Research* 89:44-51. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2014.02.006>
- Copello S, Quintana F (2009) Spatio-temporal overlap between the at-sea distribution of Southern Giant Petrels and fisheries at the Patagonian Shelf. *Polar Biology* 32(8):1211-1220. <https://doi.org/10.1007/s00300-009-0620-7>
- Davoren GK, Montevecchi WA, Anderson JT (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. <https://doi.org/10.3354/meps256229>
- Donald PF, Fishpool LDC, Ajagbe A, Bennun LA, Bunting G, Burfield IJ, Butchart SHM, Capellan S, Crosby MJ, Dias MP (2019) Important Bird and Biodiversity Areas (IBAs): The development and characteristics of a global inventory of key sites for biodiversity. *Bird Conservation International* 29(2):177-198. <https://doi.org/10.1017/S0959270918000102>
- Eken G, Bennun L, Brooks TM, Darwall W, Fishpool LDC, Foster M, Knox D, Langhammer P, Matiku P, Radford E, Salaman P, Sechrest W, Smith ML, Spector S, Tordoff A (2004) Key Biodiversity Areas as Site Conservation Targets. *BioScience* 54(12): 1110-1118. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[1110:KBAAS-C\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[1110:KBAAS-C]2.0.CO;2)
- Elliott KH, Bull RD, Gaston AJ, Davoren GK (2009) Underwater and above water search patterns of an Arctic seabird: Reduced searching at small spatiotemporal scales. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 63:1773-1785. <https://doi.org/10.1007/s00265-009-0801-y>
- Fishpool LD, Evans MI (2001) Important Bird Areas in Africa and associated islands: Priority sites for conservation. *Pisces Publications & BirdLife International*, Newbury & Cambridge UK
- Frere E, Quintana F, Gandini P (2005) Cormoranes de la costa patagónica: Estado poblacional, ecología y conservación. *El Hornero* 20(1):35-52. <https://doi.org/10.56178/eh.v20i1.818>
- Gómez-Laich A, Quintana F, Shepard ELC, Wilson RP (2012) Intersexual differences in the diving behaviour of Imperial Cormorants. *Journal of Ornithology* 153:139-147. <https://doi.org/10.1007/s10336-011-0714-1>
- Gómez-Laich A, Wilson RP, Shepard ELC, Quintana F (2013) Energy expenditure and food consumption of foraging Imperial cormorants in Patagonia, Argentina. *Marine Biology* 160(7):1697-1707. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2222-8>
- Harris S, Raya Rey A, Phillips RA, Quintana F (2013) Sexual segregation in timing of foraging by imperial shags (*Phalacrocorax atriceps*): Is it always ladies first? *Marine Biology* 160:1249-1258. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2177-9>
- Harris S, Raya Rey A, Zavalaga C, Quintana F (2014) Strong temporal consistency in the individual foraging behaviour of Imperial Shags *Phalacrocorax atriceps*. *Ibis* 156(3):523-533. <https://doi.org/10.1111/ibi.12159>
- He P, Klarevas-Irby JA, Papageorgiou D, Christensen C, Strauss ED, Farine DR (2023) A guide to sampling design for GPS-based studies of animal societies. *Methods in Ecology and Evolution* 14(8):1887-1905. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13999>
- Hebblewhite M, Haydon DT (2010) Distinguishing technology from biology: A critical review of the use of GPS telemetry data in ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences* 365(1550):2303-2312. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0087>
- Ibarra C, Marinao C, Suárez N, Kasinsky T, Yorío P (2022) Patterns of sexual segregation in the use of trophic resources in breeding Imperial Cor-

- morants. *Marine Biology* 169(12):154. <https://doi.org/10.1007/s00227-022-04143-7>
- Johnson KA, Goody RS (2011) The original Michaelis constant: Translation of the 1913 Michaelis–Menten paper. *Biochemistry* 50(39):8264-8269. <https://doi.org/10.1021/bi201284u>
- Kays R, Crofoot MC, Jetz W, Wikelski M (2015) Terrestrial animal tracking as an eye on life and planet. *Science* 348(6240):aaa2478. <https://doi.org/10.1126/science.aaa2478>
- Kenward RE (2001) A manual for wildlife radio tagging. Academic press, San Diego
- Knezevic SZ, Streibig JC, Ritz C (2007) Utilizing R software package for dose- response studies: The concept and data analysis. *Weed Technology* 21(3):840-848. <https://doi.org/10.1614/WT-06-161.1>
- Langley LP, Bearhop S, Burton NHK, Banks AN, Frayling T, Thaxter CB, Clewley GD, Scragg E, Votier SC (2021) GPS tracking reveals landfill closures induce higher foraging effort and habitat switching in gulls. *Movement Ecology* 9(1):1-13. <https://doi.org/10.1186/s40462-021-00278-2>
- Lascelles BG, Taylor P, Miller MGR, Dias MP, Opper L, Torres L, Hedd A, Le Corre M, Phillips RA, Shaffer SA, Weimerskirch H, Small C (2016) Applying global criteria to tracking data to define important areas for marine conservation. *Diversity and Distributions* 22(4):422-431. <https://doi.org/10.1111/ddi.12411>
- Lehikoinen P, Tiusanen M, Santangeli A, Rajasärkkä A, Jaatinen K, Valkama J, Virkkala R, Lehikoinen A (2021) Increasing protected area coverage mitigates climate-driven community changes. *Biological Conservation* 253:108892. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108892>
- Lenz J, Böhning-Gaese K, Fiedler W, Mueller T (2015) Nomadism and seasonal range expansion in a large frugivorous bird. *Ecography* 38(1):54-62. <https://doi.org/10.1111/ecog.00522>
- Lindberg MS, Walker J (2007) Satellite telemetry in avian research and management: Sample size considerations. *Journal of Wildlife Management* 71(3):1002-1009. <https://doi.org/10.2193/2005-696>
- Malacalza VE, Hall MA (1988) Sexing adult King Cormorants (*Phalacrocorax albiventer*) by discriminant analysis. *Colonial Waterbirds* 11:32-37. <https://doi.org/10.2307/1521167>
- Malacalza VE, Poretti TI, Bertellotti NM (1994) La dieta de *Phalacrocorax albiventer* en Punta León (Chubut, Argentina) durante la temporada reproductiva. *Ornitología Neotropical* 5(2):91-97
- Mazerolle MJ (2020) Model selection and multimodel inference using the AICcmodavg package. *R Vignette* 2020:22. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.AICcmodavg>
- Nathan R (2008) An emerging movement ecology paradigm. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 105(49):19050-19051. <https://doi.org/10.1073/pnas.0808918105>
- Nathan R, Monk CT, Arlinghaus R, Adam T, Alós J, ..., Ivan Jarić (2022) Big-data approaches lead to an increased understanding of the ecology of animal movement. *Science* 375(6582):eabg1780. <https://doi.org/10.1126/science.abg1780>
- Onofri A (2020) The broken bridge between biologists and statisticians: A blog and R package. *Statforbiology*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.statforbiology>
- Orians GH, Pearson NE (1979) On the theory of central place foraging. *Analysis of Ecological Systems* 155:154-177
- Page B, McKenzie J, Sumner MD, Coyne M, Goldsworthy SD (2006) Spatial separation of foraging habitats among New Zealand fur seals. *Marine Ecology Progress Series* 323: 263-279. <https://doi.org/10.3354/meps323263>
- Pinheiro J, Bates D, DebRoy S, Sarkar D, Team RC (2007) Linear and nonlinear mixed effects models. *R package version 3(57):1-89*. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.nlme>
- 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(3):350-358. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18387.x>
- Quintana F, Wilson R, Gómez-Laich A (2024) Síntesis y revisión crítica del uso de bio-registradores para aves marinas en Sudamérica. *El Hornero* 39(2):4-4. <https://dx.doi.org/10.56178/eh.v39i2.1488>
- Quintana F, Wilson R, Prandoni N, Svagelj WS, Gómez-Laich A (2022) Long-term ecology studies in Patagonian seabirds: A review with the Imperial cormorant as a case study. En: Helbling EW, Narvarte MA, González RA, Villafañe VE (eds) *En Global change in Atlantic coastal Patagonian ecosystems: A journey through time*. Springer International Publishing, Cham, 233-262. https://doi.org/10.1007/978-3-030-86676-1_10
- R Core Team (2022) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>
- Rebstock GA, Abrahms B, Boersma PD (2022) Site fidelity increases reproductive success by increasing foraging efficiency in a marine predator. *Behavioral Ecology* 33(4):868-875. <https://doi.org/10.1093/beheco/arc052>
- Regan CE, Bogdanova MI, Newell M, Gunn C, Wanless S, Harris MP, Langlois Lopez S, Benninghaus E, Bolton M, Daunt F, Searle KR (2024) Seabirds show foraging site and route fidelity but demonstrate flexibility in response to local information. *Movement Ecology* 12(46). <https://doi.org/10.1186/s40462-024-00467-9>

- Ripley B, Venables B, Bates DM, Hornik K, Gebhardt A, Firth D, Ripley MB (2013) Package 'mass'. Cran r, 538:113-120. <https://doi.org/10.32614/CRAN.package.MASS>
- Schreiber EA, Burger J (eds) (2001) *Biology of Marine Birds*. CRC Press, Boca Raton. <https://doi.org/10.1201/9781420036305>
- Shimada T, Thums M, Hamann M, Limpus CJ, Hays GC, FitzSimmons NN, Wildermann NE, Duarte CM, Meekan MG (2021) Optimising sample sizes for animal distribution analysis using tracking data. *Methods in Ecology and Evolution* 12(2):288-297. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.13506>
- Soanes LM, Arnould JPY, Dodd SG, Milligan G, Green JA (2014) Factors affecting the foraging behaviour of the European shag: Implications for seabird tracking studies. *Marine Biology* 161:1335-1348. <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2422-x>
- Soanes LM, Arnould JPY, Dodd SG, Sumner MD, Green JA (2013) How many seabirds do we need to track to define home-range area? *Journal of Applied Ecology* 50(3):671-679. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12069>
- Svigelj WS, Quintana F (2007) Sexual size dimorphism and sex determination by morphometric measurements in breeding Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*). *Waterbirds* 30(1):97-102. [https://doi.org/10.1675/1524-4695\(2007\)030\[0097:SSDASD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1675/1524-4695(2007)030[0097:SSDASD]2.0.CO;2)
- Swingland IR, Greenwood PJ (eds) (1983) *The ecology of animal movement*. Clarendon Press, Oxford
- Thiollay J-M (2002) Important Bird Areas in Africa and Associated Islands. *Priority Sites for Conservation 2001. Biodiversity and Conservation* 11:1697-1698. <https://doi.org/10.1023/A:1016864606424>
- Ward P, Zahavi A (1973) The importance of certain assemblages of birds as "information-centres" for food-finding. *Ibis* 115(4):517-534. <https://doi.org/10.1111/j.1474-919X.1973.tb01990.x>
- Watanabe YY, Takahashi A, Sato K, Viviant M, Bost C-A (2011) Poor flight performance in deep-diving cormorants. *Journal of Experimental Biology* 214(3):412-421. <https://doi.org/10.1242/jeb.050161>
- Weimerskirch H (2007) Are seabirds foraging for unpredictable resources? *Deep Sea Research Part II: Topical Studies in Oceanography* 54(3-4):211-223. <https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2006.11.013>
- Weimerskirch H, Bertrand S, Silva J, Marques JC, Goya E (2010) Use of social information in seabirds: compass rafts indicate the heading of food patches. *PLoS one* 5(3):e9928. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009928>
- Williams HJ, Taylor LA, Benhamou S, Bijleveld AI, Clay TA, de Grissac S, Demšar U, English HM, Franconi N, Gómez-Laich A, Griffiths RC, Kay WP, Morales JM, Potts JR, Rogerson KF, Rutz C, Spelt A, Trevail AM, Wilson RP, Börger L (2020) Optimizing the use of biologgers for movement ecology research. *Journal of Animal Ecology* 89(1):186-206. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13094>
- Wilson RP, Pütz K, Peters G, Culik B, Scolaro JA, Charassin JB, Ropert-Coudert Y (1997) Long-term attachment of transmitting and recording devices to penguins and other seabirds. *Wildlife Society Bulletin* 25(1): 101-106. <http://www.jstor.org/stable/3783290>
- Wilson RP, Quintana F, Hobson VJ (2012) Construction of energy landscapes can clarify the movement and distribution of foraging animals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279(1730):975-980. <https://doi.org/10.1098/rspb.2011.1544>
- Yorio P, Quintana F, Dell'Arciprete P, González-Zevallos D (2010) Spatial overlap between foraging seabirds and trawl fisheries: Implications for the effectiveness of a marine protected area at Golfo San Jorge, Argentina. *Bird Conservation International* 20(3):320-334. <https://doi.org/10.1017/S0959270910000286>