



Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche



MOVIMIENTO ANIMAL Y PATRONES EMERGENTES DE USO DEL ESPACIO

**HACIA UNA INTERPRETACION MECANÍSTICA DE LA ECOLOGÍA DEL
CONDOR ANDINO (*VULTUR GRYPHUS*)**

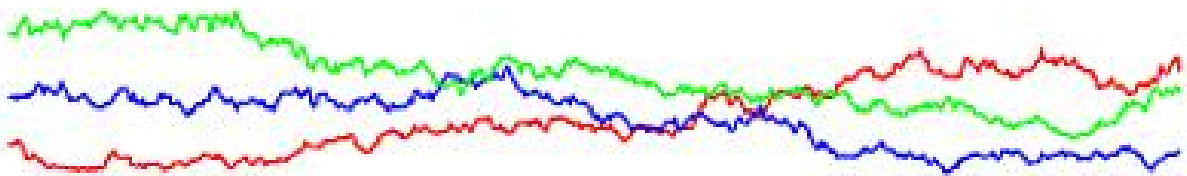
**Trabajo de tesis para optar al grado de
Doctor en Biología**

Lic. Pablo A. E. Alarcón

**Director: Dr. Sergio A. Lambertucci
Codirector: Dr. Juan Manuel Morales**

Octubre 2015

A Andréi Markov



4 Índice

5	RESUMEN	5-7
6	ABSTRACT	8-9
7	INTRODUCCIÓN GENERAL	10-13
8	OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS	10-13
9	MARCO DE ESTUDIO Y METODOLOGÍA GENERAL	15-24
10	Área de estudio.....	15
11	Especie de estudio.....	17
12	Captura de ejemplares y colocación de transmisores.....	20
13	CAPITULO I: CARACTERISTICAS INDIVIDUALES Y TEMPORALES DEL HOME RANGE DEL	
14	CONDOR ANDINO (<i>VULTUR GRYPHUS</i>)	25-44
15	Introducción.....	26
16	Métodos.....	29
17	Resultados.....	31
18	Discusión.....	39
19	Apéndice 1.1.....	44
20	CAPITULO II: PATRONES DE ACTIVIDAD DIARIOS Y ESTACIONALES DEL CONDOR	
21	ANDINO (<i>VULTUR GRYPHUS</i>)	45-67
22	Introducción	46
23	Métodos.....	51
24	Resultados.....	55
25	Discusión.....	60
26	Apéndice 2.1.....	63
27	Apéndice 2.2.....	64
28	Apéndice 2.3.....	65
29	Apéndice 2.4.....	66
30	Apéndice 2.5.....	67
31	CAPITULO III: EXPLORACION DE LOS EFECTOS DE LA MEMORIA EN LAS DECISIONES DE	
32	FORRAJEО DEL CONDOR ANDINO (<i>VULTUR GRYPHUS</i>)	68-85
33	Introducción	69
34	Métodos.....	70
35	Resultados.....	77
36	Discusión.....	79
37	Apéndice 3.1.....	81

38	Apéndice 3.2.....	83
39	Apéndice 3.3.....	85
40	CAPITULO IV:DECISIONES DE MOVIMIENTO DEL CONDOR ANDINO (<i>VULTUR GRYPHUS</i>)	
41	BAJO UN ESCENARIO DE CATASTROFE NATURAL.....	86-109
42	Introducción	87
43	Métodos	89
44	Resultados.....	96
45	Discusión	102
46	Apéndice 4.1	107
47	Apéndice 4.2	108
48	Apéndice 4.3	108
49	SINTESIS FINAL.....	110-112
50	BIBLIOGRAFÍA.....	113-124
51	TRABAJO DE RESPALDO	125-132
52	<hr/>	
53		

54 RESUMEN

55

56 El estudio del movimiento es un aspecto fundamental para la ecología teórica y aplicada.
57 La manera en que un animal se mueve en su ambiente natural influye sobre sus
58 probabilidades de supervivencia y reproducción y, al mismo tiempo, gobierna procesos
59 como la dinámica de poblaciones, la transmisión de enfermedades y las invasiones
60 biológicas. Por otra parte, el manejo y la conservación de las poblaciones silvestres
61 requieren como condición mínima conocer los patrones de uso que los individuos hacen del
62 ambiente y la manera en que estos patrones cambian con el tiempo. De este modo, el
63 estudio del movimiento ofrece mayor comprensión sobre una amplia variedad de procesos
64 que ocurren en los ecosistemas y, a la vez, permite hacer efectivo el manejo de las
65 poblaciones en la naturaleza.

66 Las aves voladoras de gran tamaño son especies sumamente atractivas para el estudio
67 del movimiento, ya que presentan rasgos ecológicos y evolutivos singulares (ej.
68 aprovechamiento de flujos de aire en el ambiente) que permiten poner a prueba teorías
69 ecológicas desde perspectivas diferentes. Por otra parte, el estudio del movimiento de estas
70 especies es crítico en el contexto del cambio global. La creciente explotación del espacio
71 aéreo por parte del hombre puede dar lugar a nuevos conflictos con la vida silvestre
72 deteriorando aún más los sistemas naturales y generando pérdidas económicas importantes.
73 A partir del seguimiento de individuos marcados con tecnología satelital, esta tesis explora
74 los patrones de movimiento de cóndores andinos (*Vultur gryphus*) residentes en el noroeste
75 de la Patagonia de Argentina y Chile con el objetivo general de identificar los mecanismos
76 que intervienen en su formación. El primer objetivo particular (Capítulo I) fue describir los

77 patrones generales de movimiento del cóndor a partir del análisis del *home range* y explorar
78 diferencias entre los individuos posiblemente generados por la diferencia en el tamaño
79 corporal y la estacionalidad. En líneas generales, los resultados muestran que estas aves
80 utilizan grandes áreas de acción aunque existe gran variabilidad entre los individuos que no
81 está asociada al tamaño corporal. Por otra parte, la estacionalidad indujo pocas variaciones
82 en las características del *home range*. El segundo objetivo particular (Capítulo II) fue
83 estudiar los patrones diarios y estacionales de actividad del cóndor, con especial énfasis en
84 las actividades asociadas con las áreas de reproducción, tránsito y forrajeo. Para este
85 capturar el patrón hipotéticamente periódico en el comportamiento de estas aves se
86 construyeron modelos sinusoidales de estructura jerárquica. Los resultados sugieren la
87 existencia de ritmos diarios en las actividades relacionadas con las tres áreas arriba
88 mencionada que reflejarían la sincronización con los patrones de disponibilidad de alimento
89 y de flujos de aire en el ambiente. El tercer objetivo particular (Capítulo III) fue buscar
90 evidencia que sugiera el uso de procesos basados en la memoria durante las actividades de
91 forrajeo. Para este fin, se evaluó la recurrencia en el uso de sitios de alimentación durante
92 viajes de forrajeo consecutivos mediante la aplicación de modelos de movimiento del tipo
93 *Biased Random Walk*. Los resultados sugieren que los animales no reutilizan los sitios de
94 alimentación tras viajes consecutivos y a lo sumo regresan a grandes parches de
95 alimentación. El cuarto objetivo (Capítulo IV) fue estudiar las decisiones de movimiento
96 del cóndor bajo una erupción volcánica que incrementó la concentración de partículas en el
97 aire y los índices de mortalidad en el ganado. Los resultados indican que los animales
98 mantuvieron sus patrones generales de movimiento luego de la erupción y se mantuvieron
99 expuestos a las condiciones impuestas por la erupción. Cada uno de los capítulos que

100 integran esta tesis ofrece una aproximación novedosa a los datos de movimiento y aborda
101 aspectos del comportamiento que son de amplio interés en la actualidad.

102

103 PALABRAS CLAVES: cóndor andino, home range, patrones de actividad, memoria
104 espacial, movimiento animal, modelado estadístico, telemetría satelital, *Vultur gryphus*.

105 ABSTRACT

106

107 The study of movement is a fundamental aspect of theoretical and applied ecology. The
108 way an animal moves in its natural environment affects their chances of survival and
109 reproduction, and, at the same time, govern processes such as population dynamics, disease
110 transmission and biological invasions. On the other hand, management and conservation of
111 wild populations require, as a minimum condition, the knowledge of the patterns of usage
112 and the way such patterns change over time. In this way, the study of movement offers
113 deeper comprehension about several processes occurring in the ecosystems, and makes
114 possible the management of wild populations.

115 Flying large birds are extremely attractive species for movement studies, given their
116 particular ecological and evolutive characteristics (i.e. their particular use of airflows in the
117 environment) which allow to test several ecological theories under different perspectives.
118 Moreover, studying the movement of such species is critical under global change scenarios.
119 The growing use of air space by humans can lead to new wildlife conflicts further
120 deteriorating natural systems and causing significant economic loss. From tracking
121 individuals with satellite technology, this thesis explores the patterns of movement of the
122 Andean condor (*Vultur gryphus*) inhabiting in the Northwest of Argentine and Chilean
123 Patagonia, with the main objective of identify the mechanisms involved. The first specific
124 objective (Chapter 1) was to describe general movement patterns of Andean condor from
125 the study of its home range and to explore differences between individuals, possibly given
126 by differences in size and seasonality. In general terms, results show these birds use large
127 home range, although there was high variability between individuals which was not

128 associated to body size. On the other hand, seasonality induced few variations to home
129 range characteristics. The second specific objective (Chapter 2) involved studying daily and
130 seasonal activity patterns of Andean condor, emphasizing in activities related to
131 reproduction, transit and foraging areas. In order to capture the hypothetically periodic
132 pattern of behavior in these birds, sinusoidal models were fitted. Results suggest the
133 existence of daily rhythms in the activities mentioned above, which would reflect some
134 synchronization with patterns of food availability and airflows in the environment. The
135 third specific objective (Chapter 3) was looking for evidence suggesting the use of
136 memory-based processes during foraging activities. For this purpose, the recurrence in
137 feeding sites use during consecutive foraging flights was evaluated using Biased Random
138 Walks movement models. Results suggest these animals do not reuse feeding sites after
139 consecutive flights and, at most, they return to large feeding patches. The fourth specific
140 objective (Chapter 4) was to study movement decisions of Andean condor under volcanic
141 eruption conditions, which increased particle concentration in the air, and mortality rate in
142 livestock. Our results indicate that the animals maintained their general movement patterns
143 after eruption and that they were exposed to the conditions imposed by such eruptive
144 episodes. Each chapter of this thesis offers a novel approach to movement data and
145 addresses aspects of behavior study that remain of current interest.

146

147 **KEYWORDS:** Andean condor, home range, activity patterns, spatial memory, animal
148 movement, statistical modeling, satellital telemetry, *Vultur gryphus*.

150

151 Los recursos que satisfacen las necesidades de los organismos vivos se encuentran
152 heterogéneamente distribuidos en el espacio y el tiempo. Como consecuencia, los
153 organismos deben desplazarse en el ambiente y la manera en que lo hacen afecta sus
154 probabilidades de supervivencia y reproducción (Tilman & Kareiva, 1997). El movimiento
155 de los individuos gobierna de esta manera una variedad de procesos que ocurren en niveles
156 superiores de organización, tales como la dinámica de poblaciones (Hawkes, 2009; Morales
157 *et al.*, 2010), la propagación de enfermedades (Fèvre *et al.*, 2006) y las invasiones
158 biológicas (Cote *et al.*, 2010). El desarrollo de nuevas herramientas para el seguimiento de
159 los animales en sus ambientes naturales y de técnicas analíticas poderosas ha convertido al
160 movimiento en uno de los tópicos más populares en la literatura ecológica contemporánea
161 (Holyoak *et al.*, 2008; Gimenez *et al.*, 2014)

162 El movimiento animal es un fenómeno complejo que resulta de la interacción entre
163 diversos factores intrínsecos y extrínsecos (Nathan *et al.*, 2008). El estado fisiológico, por
164 ejemplo, establece prioridades para un individuo y lo motiva a realizar una actividad
165 determinada (ej. alimentación, reproducción, refugio). Estas actividades son mediadas por
166 el movimiento y, por lo tanto, condicionadas por la morfología del animal y especialmente
167 por las características de su sistema locomotor (Dickinson *et al.*, 2000). Asimismo, las
168 habilidades cognitivas juegan un rol fundamental en determinar los patrones de movimiento
169 de los animales (Fagan *et al.*, 2013). Por ejemplo, el uso de mecanismos basados en la
170 memoria puede dar lugar a patrones de movimiento recurrentes e incluso ser el proceso que
171 subyace a la formación de un *home range* (Van Moorter *et al.*, 2009). Finalmente, las

172 decisiones de movimiento son modeladas por las características físicas y bióticas del
173 ambiente (Fortin *et al.*, 2005; Wittemyer *et al.*, 2008; Boyle *et al.*, 2010a; Bohrer *et al.*,
174 2012). Las variables que intervienen en el movimiento por lo tanto pueden ser permanentes
175 o dinámicas y actuar a distintas escalas de espacio y tiempo (Börger *et al.*, 2006a; Gurarie
176 & Ovaskainen, 2011).

177 El estudio del movimiento ha experimentado un fuerte impulso en las últimas décadas
178 y en parte se debe a la disponibilidad de nuevas fuentes de información (Holyoak *et al.*,
179 2008). En especial, la telemetría satelital ha revolucionado la ecología del movimiento
180 (Cagnacci *et al.*, 2010). Esta técnica actualmente permite la obtención de grandes
181 cantidades de geolocalizaciones de los animales en una amplia diversidad de ambientes y
182 con errores de medición cada vez menores (Urbano *et al.*, 2010). Asimismo, la
183 miniaturización de los dispositivos permite la instrumentación de un mayor rango de
184 especies y la elaboración de marcos de estudios comparativos más robustos (Bridge *et al.*,
185 2011). Algunas tecnologías ofrecen incluso la posibilidad de obtener información de
186 parámetros fisiológicos de los animales en sus ambientes (Cooke *et al.*, 2004; Mandel *et*
187 *al.*, 2008) y de inferir pautas de comportamiento (Shepard *et al.*, 2008; Spiegel *et al.*, 2013).
188 La información obtenida de los animales puede ser luego combinada con una extensa
189 variedad de datos ambientales medidos a distintas escalas de espacio y tiempo a través de
190 sensores remotos (Horning *et al.*, 2010). Finalmente, el desarrollo de programas que
191 permiten la visualización y el análisis de datos espaciales permiten reproducir los
192 movimientos de los animales en escenarios virtuales que se parecen cada vez más a los
193 reales. En este sentido, las nuevas tecnologías permiten obtener más y mejor información
194 de los sistemas de estudio a partir de los cuales elaborar marcos conceptuales ecológicos
195 más robustos (Nathan *et al.*, 2008; Schick *et al.*, 2008; Morales *et al.*, 2010).

196 La disponibilidad de bases de datos más sólidas ha motivado el desarrollo de nuevas
197 técnicas de análisis. Los métodos descriptivos tales como aquellos utilizados para estimar
198 un *home range* han evolucionado desde técnicas gráficas como el Mínimo Polígono
199 Convexo (Mohr, 1947) hacia técnicas estadísticas basadas en funciones de *kernel* (Worton,
200 1989) y modelos de puente browniano (*brownian bridge movement models*, Horne *et al.*,
201 2007). Asimismo, los métodos empleados para el estudio de la preferencia y la selección de
202 hábitat han evolucionado desde los análisis de chi-cuadrado y las regresiones logísticas
203 hacia modelos lineares generalizados mixtos (GLMMs) (Gillies *et al.*, 2006; Aarts *et al.*,
204 2008; Wakefield *et al.*, 2011) y técnicas del tipo “*step selection functions*” (funciones de
205 selección por pasos, Thurfjell *et al.*, 2014). En los últimos años, han comenzado a emerger
206 técnicas que reconocen al movimiento como un proceso continuo en el espacio y que, por
207 lo tanto, hacen énfasis en entender los factores que determinan las características de las
208 trayectorias (Turchin, 1998; Morales *et al.*, 2004; Schick *et al.*, 2008; McClintock *et al.*,
209 2012a). El desarrollo de nuevas técnicas analíticas destinadas al estudio del movimiento es
210 actualmente uno de los campos más activos de la ecología cuantitativa (Gimenez *et al.*,
211 2014).

212 El desarrollo tecnológico ofrece actualmente la oportunidad de realizar estudios sobre la
213 ecología y el comportamiento de especies que, hasta hace algunas décadas, representaron
214 grandes dificultades logísticas. Entre estas especies se encuentran las aves voladoras de
215 gran tamaño que realizan grandes desplazamientos y muchas veces ocupan hábitats
216 inaccesibles (Wakefield *et al.*, 2011; Lambertucci *et al.*, 2014; López-López *et al.*, 2014).
217 Muchas de estas especies presentan rasgos evolutivos singulares como por ejemplo la
218 explotación de flujos de aire en la atmósfera y el comportamiento social. Estos atributos
219 tienen el potencial de proveer nuevas perspectivas en teorías ecológicas generales (ej.

220 Shepard *et al.*, 2011). La importancia del estudio las aves voladoras de gran tamaño resulta
221 más claro aún en el contexto de cambio global. Estas especies actualmente enfrentan
222 nuevos desafíos asociados con la creciente demanda del espacio aéreo por parte del hombre
223 (Lambertucci *et al.*, 2015). De este modo, la disponibilidad de las nuevas tecnologías tiene
224 el potencial de actualizar el estado de conocimiento de las grandes aves voladoras y generar
225 herramientas que ayuden a mitigar posibles impactos de origen humano sobre sus
226 poblaciones.

227 Esta tesis explora los mecanismos que gobiernan los patrones de movimiento y el uso
228 del espacio de las grandes aves voladoras utilizando al cóndor Andino (*Vultur gryphus*)
229 como la especie modelo de estudio. El cóndor andino es una de las aves voladoras más
230 grandes del planeta y que, por lo tanto, ha suscitado diversas preguntas relacionadas con el
231 movimiento y los patrones de uso del espacio emergentes (Pennycuick, 1972; McGAHAN,
232 1973; Shepard *et al.*, 2011). Esta tesis ofrece una aproximación novedosa al estudio de
233 algunos de estos aspectos del comportamiento a partir de individuos marcados con
234 telemetría satelital GPS.

235

236 OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS

237

238 El objetivo principal de esta tesis es determinar los factores que gobiernan los patrones
239 de movimiento en las grandes aves voladoras utilizando como especie modelo al cóndor
240 andino (*Vultur gryphus*). A lo largo de la tesis, se analizan los factores que intervienen en
241 el movimiento a escalas de resolución espacial cada vez más profundas. El capítulo I
242 describe los patrones macroscópicos de movimiento a partir de la descripción de las

243 características de *home range*. El capítulo II explora los patrones diarios y anuales de
244 actividad y discute sobre los efectos del clima y el estado reproductivo. El capítulo III
245 estudia las decisiones de forrajeo en relación a los posibles efectos de la memoria. El
246 capítulo IV estudia los efectos de una erupción volcánica explosiva sobre el movimiento de
247 los individuos monitoreados. Finalmente, la sección Síntesis resume los principales
248 resultados obtenidos y discute las implicancias. A continuación se describe el marco de
249 estudio y aspectos metodológicos comunes a toda la tesis.

251

252 *Àrea de estudio*

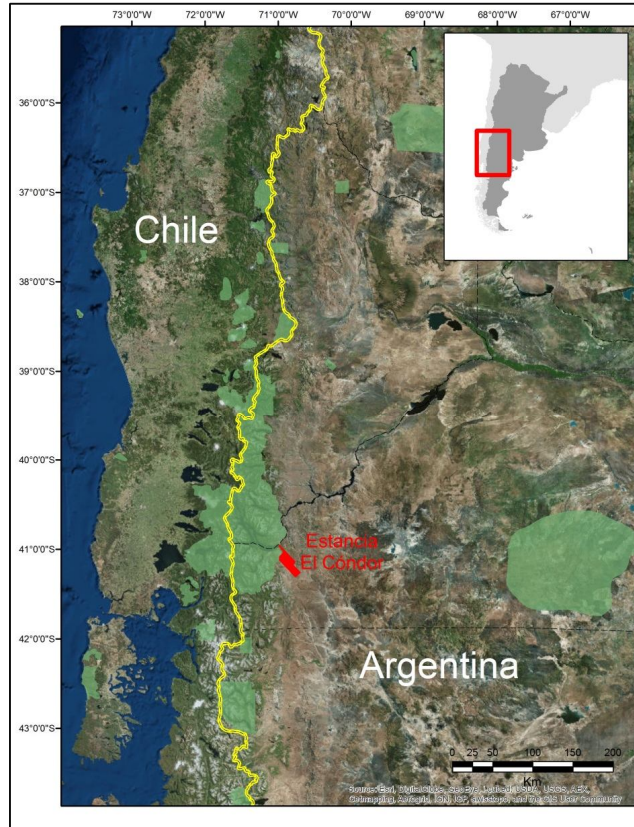
253 Esta tesis se llevó a cabo en la Patagonia Andina de Argentina y Chile (Fig. 1). Las
254 características principales de los ambientes en esta región están determinadas por la
255 presencia de la Cordillera de los Andes. Este cordón montañoso recorre el oeste de América
256 del Sur con alturas que promedian los 4000 m.s.n.m. Su formación tuvo lugar
257 principalmente durante el Neógeno (25 millones de años desde la actualidad) como
258 consecuencia de la subducción de las placas oceánicas por debajo de la placa Sudamericana
259 (Oliveros *et al.*, 2006). En la actualidad, esta zona mantiene alta actividad sísmica y
260 volcánica como resultado de movimientos tectónicos similares (Tilling, 2009; Dzierma &
261 Wehrmann, 2010). La presencia de la Cordillera de los Andes impone una importante
262 barrera para los flujos atmosféricos que se originan en el Océano Pacífico, dando lugar a
263 una variedad de fenómenos climáticos a escala regional y local (Paruelo *et al.*, 1998;
264 Garreaud, 2009). En particular, se destacan los flujos rápidos en niveles bajos de la
265 atmósfera (primeros 1500 metros sobre el nivel del terreno) que regulan los patrones de
266 viento, precipitación y temperatura, especialmente en el sector oriental (Insel *et al.*, 2010).
267 En el área más intensamente utilizada por los cóndores monitoreados en esta tesis,
268 predominan vientos del sector oeste con velocidades medias anuales que alcanzan los 22
269 km/h. El sector está marcado por un descenso exponencial en la cantidad de precipitaciones
270 hacia el este (Barros *et al.*, 1983; Paruelo *et al.*, 1998). Este patrón de precipitaciones es
271 responsable de la formación de bosques húmedos valdivianos al pie de la cordillera y

272 estepas arbustivas semiáridas en el sector este, conectándose ambos por un área transicional
273 denominada ecotono (Paruelo *et al.*, 1998).

274

Fig.1.

Localización del área de estudio. El área comprende. A) Mapa de la porción cordillera de la Patagonia noroeste de Argentina y Chile. Se muestra la ubicación de la Estancia El Cóndor y la delimitación de los Parques Nacionales. B) vista panorámica del área de estudio



275 Una parte importante de la fauna de gran tamaño de la Patagonia Andina comprende
276 mamíferos herbívoros. Este grupo está mayormente representado por especies exóticas que
277 han sido introducidas con fines ganaderos o deportivos. Predomina la cría de ganado ovino,
278 caprino y bovino que, en general, se practica en campos de grandes superficies de manera
279 extensiva. En las últimas décadas la cacería deportiva de ciervo colorado (*Cervus elaphus*)
280 y jabalí (*Sus scrofa*) ha cobrado importancia. Estos animales se mantienen en silvestría y
281 suelen agruparse durante la temporada de caza (otoño). La introducción de este conjunto de
282 especies ha generado un reemplazo de los grandes herbívoros nativos tales como guanacos
283 (*Lama guanicoe*) y choiques (*Rhea pennata*) en los ambientes naturales (Novaro *et al.*,
284 2000).

285 El área de estudio comprende zonas con distinto grado de protección. Las áreas
286 protegidas de mayor jerarquía están representadas por parques nacionales de Argentina y
287 Chile los cuales se concentran en el sector cordillerano del área de estudio (Fig.1). Hacia el
288 este predominan las áreas bajo normas de reservas nacionales, provinciales y municipales.

289

290 *Especie de estudio*

291 La especie objeto de estudio de esta tesis es el cóndor Andino (*Vultur gryphus*). Esta ave
292 integra la familia Cathartidae en conjunto con el cóndor Californiano (*Gymnogyps*
293 *californicus*), el jote real (*Sarcoramphus papa*), el jote de cabeza colorada (*Cathartes*
294 *aura*), el jote de cabeza amarilla chico (*Cathartes burrovianus*), el jote de cabeza amarilla
295 grande (*Cathartes melambratus*) y el jote de cabeza negra (*Coragyps atratus*) (Del Hoyo *et*
296 *al.*, 1992). El registro fósil indica que este grupo se habría originado en América del Norte
297 y que las especies sudamericanas habrían alcanzado esta parte del continente durante el
298 Plioceno medio (Emslie, 1988). La distribución histórica del género *Vultur* posiblemente

299 abarcó América del Sur en toda su extensión, ya que los registros paleontológicos alcanzan
300 incluso la costa atlántica (Cuello, 1988).

301 Las poblaciones de la especie en la actualidad se encuentran distribuidas mayormente a
302 lo largo de la Cordillera de los Andes, entre Venezuela y Tierra del Fuego e Isla de los
303 Estados, en el sur de Argentina y Chile (Del Hoyo *et al.*, 1992; Lambertucci, 2007). La
304 especie está listada en el Apéndice I de CITES y clasificada como Cercana a la Amenaza a
305 nivel global (Near Threatened; BirdLife International 2012). A lo largo de su distribución,
306 las poblaciones enfrentan diferentes estados de conservación, aunque aquellas del extremo
307 norte son claramente las que experimentan el deterioro más importante (Lambertucci,
308 2007). La mayoría de los factores de mortalidad que afectan a la especie son de origen
309 antrópico y se destacan el envenenamiento por plomo y cebos tóxicos, la caza directa y la
310 colisión con tendidos eléctricos (Del Hoyo *et al.*, 1992; Ferguson-Lees & Christie, 2001;
311 Lambertucci *et al.*, 2011).

312 El cóndor andino está entre las aves más grandes del mundo. Los machos adultos
313 alcanzan los 3 metros de envergadura y, en ocasiones, superan los 15 kilogramos, en tanto
314 que las hembras en general promedian los 11 kilogramos (Del Hoyo *et al.*, 1992). La
315 relación entre el peso y la envergadura es la mayor entre las aves voladoras, haciendo que
316 estas aves se encuentren en el límite de sus capacidades de vuelo (Pennycuick, 1972;
317 McGAHAN, 1973). Como otras aves voladoras de gran tamaño, los cóndores usan la
318 energía provista por el ambiente en forma de corrientes de aire convectivas (“térmicas”) y
319 vientos de ladera (“dinámicas”) para desplazarse (McGAHAN, 1973; Shepard *et al.*, 2011).
320 El uso de estas formas de energía permite a estos animales recorrer grandes extensiones en
321 busca de alimentos que comúnmente son efímeros y aparecen de manera impredecible en el
322 ambiente (Lambertucci *et al.*, 2009, 2014).

323

324 El cóndor andino es una especie carroñera que se alimenta principalmente de mamíferos
325 y algunas grandes aves herbívoras (Del Hoyo *et al.*, 1994). En la costa del océano Pacífico
326 consume animales marinos tales como ballenas y lobos (Wallace & Temple, 1987). Dada la
327 retracción poblacional que han experimentado la mayoría de las especies de herbívoros
328 nativos terrestres, en la actualidad, las poblaciones de cóndor andino dependen de animales
329 exóticos como fuente principal de alimento (Lambertucci *et al.*, 2009). Estas aves suelen
330 alimentarse en grupos conformados por individuos de distinto sexo y edad (Donázar *et al.*,
331 1999).

332 El cóndor andino muestra un comportamiento social complejo. Los individuos
333 comúnmente se reúnen en roquedales denominados dormideros que sirven como sitios de
334 pernocte y protección contra el clima y los depredadores (Lambertucci & Ruggiero, 2013).
335 En Patagonia, los dormideros comunales pueden albergar cientos de individuos, de todas
336 las clases de edad y su uso varía entre las estaciones(Lambertucci *et al.*, 2008). Tanto en los
337 sitios de alimentación como en los dormideros se establecen marcadas jerarquías por sexo y
338 edad, que son dominadas por los machos adultos(Wallace & Temple, 1987; Donázar *et al.*,
339 1999; Donázar & Feijóo, 2002). La jerarquía se ha propuesto como uno de los factores que
340 determinaría diferentes patrones de uso del espacio entre los sexos (Donázar *et al.*, 1999).

341 Si bien son gregarios al momento de alimentarse y pernoctar, los cóndores no poseen
342 cría comunal y las parejas establecen el nido en sitios aislados de los dormideros (del Hoyo
343 *et al.* 1994). Los nidos suelen ser cuevas o repisas en acantilados sin demasiados
344 acondicionamientos donde la hembra pone un único huevo que es incubado por ambos
345 miembros de la pareja (Del Hoyo *et al.*, 1994; Lambertucci & Mastrantuoni, 2008). Luego
346 del nacimiento, el pichón pasa entre 4 y 6 meses en el nido y luego comienza a hacer sus

347 primeros vuelos exploratorios en el área de reproducción. Durante estos primeros meses, el
348 alimento es provisto por los padres. La emancipación ocurre un año y medio después del
349 inicio del evento reproductivo. En Patagonia, el ciclo comienza en los meses de invierno y
350 finaliza hacia el verano del año siguiente (Lambertucci & Mastrantuoni, 2008). En
351 consecuencia, el cóndor presenta uno de los ciclos reproductivo más extensos entre las aves
352 (Del Hoyo *et al.*, 1994).

353 Los individuos que se estudian en esta tesis integran una de las poblaciones más grandes
354 de todo el rango de distribución de la especie. Se ha estimado un número mínimo de 300
355 individuos (Lambertucci, 2010) aunque probablemente la población real es mucho mayor.

356

357 *Captura de ejemplares y colocación de transmisores*

358 En el marco de este trabajo se realizó la captura de ejemplares silvestres para la
359 colocación de rastreadores satelitales GPS y la toma de muestras biológicas. Las capturas se
360 realizaron en la estancia El Cóndor ubicada a aproximadamente 20 kilómetros de la ciudad
361 de Bariloche (Fig.1). Para este propósito, se utilizaron redes de cañón, una técnica que
362 consiste en desplegar una red por encima de las aves al momento en que se encuentran en el
363 suelo con control a distancia (Fig. 2). En el caso particular de este estudio, se utilizó una red
364 de 13 por 18 metros y ovejas faenadas como cebo para las aves. Para capturar el total de
365 aves incluidas en esta tesis se realizaron 9 eventos de captura, los cuales se distribuyeron
366 durante la primavera y el verano de 2010 (4) y 2011 (5). Estos procedimientos fueron
367 debidamente autorizados por la Dirección de Fauna de la provincia de Río Negro (Res.
368 653).

369

Fig. 2.

Técnica de implementada para la capturas de los individuos monitoreados. A y B) armado de la red cañon, C) cóndores reunidos alrededor del cebo (oveja) momentos antes de la captura, D) equipo recuperando a las aves luego de la captura.



371 |Luego de la captura, las aves se trasladaron a una estación de trabajo ubicada próxima al
372 sitio de captura donde se realizaron los siguientes procedimientos: 1) monitoreo
373 electrocardiográfico y toma de muestras biológicas, 2) registro de medidas morfométricas y
374 3) colocación de transmisores (Fig. 3). Cabe aclarar que no se aplicó ningún tipo de sedante
375 a las aves para realizar estos procedimientos. La primera etapa fue liderada por un equipo
376 de veterinarios quienes tomaron un conjunto de muestras biológicas especialmente para
377 otros propósitos del proyecto en el que se encuentra enmarcada esta tesis. En la segunda
378 etapa, se registraron el sexo, el peso y la envergadura de las aves. En este punto, se
379 examinó además cada ave en busca de placas de incubación (parches en la zona ventral
380 desprovistos de plumas) a fin de determinar el estado reproductivo de las aves. La tercera
381 etapa consistió en la colocación de los rastreadores. Cumplida esta tercera etapa, las aves
382 fueron liberadas.

383 En 2010, se colocaron 10 rastreadores modelo PTT-100 50g Solar Argos/GPS
384 (Microwave Inc.) que se sujetaron al patagio del animal (Fig.4a). En 2011, se colocaron 10
385 rastreadores modelo GPS–GSM CTT-1070 (Cellular Tracking Technologies CLL) que, a
386 diferencia de los anteriores, se sujetaron a la espalda de las aves mediante un arnés de
387 teflón (Fig. 4b). Ambos tipos de rastreadores registraron datos de la posición geográfica, la
388 altura (m.s.n.m) y la velocidad de vuelo (m/s) del ave. Los transmisores colocados en 2010
389 registraron posiciones tanto por GPS como posiciones geográficas calculadas por efecto
390 Doppler (Manual de Argos, 2008). Los datos calculados por efecto Doppler son
391 clasificados en 7 categorías de acuerdo a su precisión (Tabla 1), de las cuales solo se
392 tuvieron en cuenta las cuatro mejores. Todos dispositivos Argos/GPS registraron un dato
393 cada hora entre el atardecer y el anochecer y transmitieron la información a través de la red
394 de satélites Argos (Manual de Argos, 2008). Los rastreadores colocados en 2011 fueron

395 configurados para registrar un dato GPS cada 15 minutos y durante el periodo del día en
396 que hubo luz solar. Cada uno de estos datos presentó un valor asociado de precisión basado
397 en el factor de precisión de dilución horizontal (*horizontal dilution of precisión, HDOP*).
398 Valores menores que 10 fueron sugeridos como óptimos por el fabricante. Estos datos se
399 recibieron con un indicador de calidad consistente de una variable En este caso, la
400 información fue transmitida a través del sistema GSM (*Global System for Mobile*
401 *communications*) del que dependen las redes de telefonía móvil. En ambos casos, la
402 información fue automáticamente cargada a servidores de los proveedores a los cuales se
403 accedió a través de una página Web.

404

Fig. 3.

Procedimientos realizados con cada uno de los individuos capturados. A) monitoreo electrocardiográfico y toma de muestras biológicas, B) registro de medidas morfométricas, C) colocación de rastreadores satelitales.



Tabla 1.
Categorización de los datos calculados por efecto Doppler (extraído de Manuel de Argos, 2008)

Categoría	Tipo	Precisión (m)
Z, B, A	Argos	sin estimación
0	Argos	al menos 1500
1	Argos	entre 500 y 1500
2	Argos	entre 250 y 500
3	Argos	menos de 250
G	GPS	menos de 100

Fig. 4.
Rastreadores colocados utilizados para monitorear el movimiento de las aves



Capítulo I

CARACTERISTICAS INDIVIDUALES Y TEMPORALES DEL HOME RANGE DEL CONDOR ANDINO (*VULTUR GRYPHUS*)



407 INTRODUCCIÓN

408 Una de las consecuencias más comunes del movimiento de los animales es la
409 emergencia de un *home range*. El *home range* es un área más o menos definida en el
410 espacio en la cual un animal realiza sus actividades y obtiene los recursos que le permiten
411 sobrevivir y reproducirse (Burt, 1943; Powell & Mitchell, 2012). Estos patrones de uso
412 tienen significancia adaptativa para los organismos y cumplen un rol importante en la
413 estructuración de procesos más generales tales como la dinámica de poblaciones (Morales
414 *et al.*, 2010) y las relaciones de competencia por el alimento (Wang & Grimm, 2007). La
415 caracterización del *home range*, por lo tanto, constituye la base para dilucidar los
416 fenómenos que le dan origen y valor práctico para la conservación de las especies y los
417 sistemas que ellas integran (Börger *et al.*, 2008).

418 El *home range* de un animal comúnmente es caracterizado en términos de su ubicación,
419 forma, tamaño e intensidad de uso. Estas características suelen ser distintas entre las
420 especies, entre los individuos de una especie e incluso suelen cambiar para un mismo
421 individuo con el tiempo (Börger *et al.*, 2006a; Fischer *et al.*, 2013; Rivers *et al.*, 2014).
422 Muchos estudios en ecología y comportamiento animal se han concentrado en determinar
423 los factores que generan estas diferencias. La variación inter-específica está dada
424 principalmente por los rasgos de historia de vida de las especies, entre los que se destacan
425 el tipo de locomoción, el tamaño corporal y el nivel trófico (Peery, 2000; Tucker *et al.*,
426 2014). En líneas generales, especies más grandes y posicionadas en niveles tróficos
427 superiores experimentan mayores requerimientos energéticos en términos absolutos y
428 menores densidades de biomasa para consumo en las áreas de alimentación, lo que los lleva
429 a ocupar áreas más extensas (McNab, 1963; Harestad & Bunnell, 1979; Tucker *et al.*, 2014).
430 Las diferencias intra-específicas pueden generarse por una amplia variedad de factores

431 como el estado fisiológico interno, el sexo, la edad y la personalidad de los individuos
432 (Nagy & Haroldson, 1990; Wilson *et al.*, 2006; Minderman *et al.*, 2010). Cada una de estos
433 atributos establece distintos intereses para los animales que se traducen en distintos
434 patrones de actividad y, a su vez, en distintas características de *home range*. Finalmente, la
435 variación intra-individual está sujeta a cambios en el estado fisiológico del animal y puede
436 estar modulada por patrones temporales del ambiente (ej. fotoperiodo) (Börger *et al.*,
437 2006a; Campioni *et al.*, 2013; Monsarrat *et al.*, 2013). El *home range* es así la expresión
438 espacial macroscópica del comportamiento de un animal y sus características responden a
439 variables múltiples.

440 Existe una amplia variedad de métodos para el análisis y la visualización del *home range*
441 de un animal (Kie *et al.*, 2010). La gran mayoría de estas técnicas generan representaciones
442 bidimensionales a partir de las coordenadas geográficas ocupadas por los individuos
443 (Kernohan *et al.*, 2001). El Polígono Convexo Mínimo (PCMs, Mohr, 1947) fue uno de los
444 primeros métodos utilizados para este fin. Este es un método gráfico que define los límites
445 de un *home range* a partir de las líneas que unen las coordenadas más externas en una
446 distribución de puntos. Aunque muchas veces son preferidos por su simplicidad, los PCMs
447 tienden a sobreestimar el tamaño del *home range* y son muy sensible al tamaño de la
448 muestra y los valores extremos (Burgman & Fox, 2003; Börger *et al.*, 2006b; Nilsen *et al.*,
449 2008). Los estimadores basados en funciones de kernel (*kernel density estimators*, KDEs)
450 comenzaron a hacerse populares hacia fines de la década del '80 (Kernohan *et al.*, 2001).
451 Las funciones de kernel son funciones de densidad de probabilidad que estiman la
452 frecuencia relativa con la que una animal utiliza una posición en el espacio bidimensional
453 (Van Winkle, 1975; Worton, 1989). A diferencia de los PCMs, los KDEs proveen
454 estimaciones más robustas (Börger *et al.*, 2006b; Nilsen *et al.*, 2008) y una superficie de

455 probabilidad (UD, *Utilization Distribution*) que permite conocer la intensidad de uso dentro
456 del *home range* y por lo tanto su estructura interna (Börger *et al.*, 2008). Estas propiedades
457 los convirtieron en los estimadores más utilizados durante las últimas décadas (Laver &
458 Kelly, 2008). La aptitud de los KDEs se ha cuestionado recientemente en el marco de las
459 nuevas tecnologías satelitales utilizadas para el seguimiento animal (Kie *et al.*, 2010). Esto
460 se debe a que los KDEs asumen que las coordenadas obtenidas para un individuo son
461 independientes en el espacio y el tiempo, un supuesto que deja de cumplirse cuando la
462 obtención de datos se hace a intervalos de tiempo cada vez menores (Fieberg, 2007). Esto
463 ha promovido el desarrollo de nuevos estimadores, entre los que se destacan aquellos
464 basados en modelos de “puente browniano” (BBMMs, Horne *et al.*, 2007). La esencia de
465 estos estimadores es incorporar la estructura temporal de los datos de telemetría mediante la
466 inclusión de un modelo de movimiento subyacente. Este conjunto de herramientas ofrecen
467 actualmente la posibilidad de caracterizar el *home range* de las especies a niveles cada vez
468 más detallados.

469 El conocimiento de las características del *home range* del cóndor Andino es superficial.
470 En primer lugar, todos los estudios que evaluaron algún aspecto del *home range* lo hicieron
471 combinando datos de telemetría satelital con PCMs como única técnica de análisis (De
472 Martino, 2009; De Martino *et al.*, 2011; Pavez, 2015). Esta combinación es poco deseable
473 ya que como se mencionó anteriormente, los PCMs son especialmente sensible al tamaño
474 de la muestra (número de posiciones) y la telemetría satelital es especialmente propensa a
475 proveer volúmenes de datos dispares entre individuos, ambientes y estaciones del año (Frair
476 *et al.*, 2010). En segundo lugar, gran parte de lo que se conoce del *home range* de la especie
477 surgió del seguimiento satelital de individuos juveniles criados en cautiverio (Zoológico de
478 Buenos Aires) (De Martino, 2009). La condición de cautividad significó la incursión a

479 ambientes totalmente desconocidos para los animales, lo cual en ocasiones está relacionado
480 con patrones de movimiento erráticos y muy diferentes a los de los individuos silvestres (ej.
481 Russell *et al.*, 2010). Es necesario, por lo tanto, actualizar y mejorar el conocimiento del
482 *home range* de esta especie, ya que tiene significancia ecológica y evolutiva y valor
483 práctico para la conservación.

484 El objetivo general de este capítulo es caracterizar el *home range* de cóndores adultos
485 silvestres combinando datos de telemetría satelital con distintas técnicas analíticas. Para
486 este propósito, se describe el *home range* en términos de su ubicación geográfica, tamaño,
487 forma y estructura interna (intensidad de uso) mediante tres métodos diferentes; PCMs,
488 KDEs y BBMMs. Debido a que los PCMs, KDEs y BBMMs basan el cálculo del *home*
489 *range* en criterios diferentes (ver MÉTODOS), se espera encontrar diferencias en sus
490 características (especialmente en el tamaño) asociadas al método de análisis. En segundo
491 lugar, se explora la relación entre el tamaño del *home range* y el tamaño de los individuos.
492 El tamaño corporal es ampliamente variable entre los cóndores y, por lo tanto, podría
493 ajustarse al patrón de variación inter-específica que comúnmente se asocia al tamaño del
494 *home range*. Por lo tanto, se espera que el tamaño del *home range* incremente con el
495 tamaño de los individuos. Finalmente, se evalúa la dinámica estacional del *home range* en
496 términos de su tamaño y fidelidad.

497

498 MÉTODOS

499 Para alcanzar el objetivo de este capítulo se utilizaron los datos de telemetría obtenidos
500 desde el inicio del monitoreo de cada ave y hasta enero de 2015 o, en su defecto, hasta la
501 fecha en que un transmisor dejó de funcionar (Apéndice 1.1). Para los animales marcados
502 con transmisores Argos/GPS se utilizaron sólo los datos de calidad 1, 2 y 3 y la totalidad de

503 los datos GPS. Para los animales marcados con transmisores GSM/GPS se incluyó sólo el
504 primer dato de cada hora y que presentó un valor de HDOP (*horizontal dilution of*
505 *precision*) menor que 10 (ver detalles en Marco de Estudio y Metodología General). Este
506 conjunto de datos resultó en un total de 63242 posiciones, con un número promedio de
507 3162 ± 1515 por individuo (Apéndice 1.1).

508 Para cada animal se estimó el PCM y las distribuciones de utilización (UDs) mediante
509 los KDEs y los BBMMs. Como se mencionó anteriormente, los KDEs se basan en
510 funciones de densidad para generar superficies de probabilidad (Worton, 1989). El cálculo
511 de la densidad de probabilidad en un punto particular requiere definir un radio de búsqueda
512 alrededor del mismo, el cual determinará qué puntos del total contribuirán a la densidad del
513 punto en evaluación. Este radio de búsqueda, comúnmente denominado parámetro *h*, es
514 crítico en la estimación final y existen varios métodos para su selección (Kernohan *et al.*,
515 2001). En esta tesis se utilizó el método LSCV (*Least Squared Cross Validation*, Seaman y
516 Powell 1996) que ha mostrado ser uno de los más confiables (Gitzen & Millsaugh, 2003;
517 Börger *et al.*, 2006b). Los BBMMs, por su parte, utilizan modelos de puente browniano en
518 lugar de funciones de densidad de kernel para el cálculo de las UDs (Horne *et al.*, 2007).
519 Un puente browniano es un modelo de movimiento que asume desplazamientos al azar
520 entre posiciones consecutivas y donde la probabilidad de estar en un punto determinado
521 depende únicamente de la posición de partida y llegada, del tiempo transcurrido entre
522 ambas posiciones y de la velocidad de movimiento del animal. En la práctica, es posible
523 además incorporar el error horizontal asociado a la medición de la posición (en este estudio
524 30 m de acuerdo a lo especificado por los fabricantes de los rastreadores). Todas las
525 estimaciones anteriores se realizaron en ArcGIS 10.1 © utilizando la extensión ABODE
526 (Laver, 2005) para el caso de los PCMs y los KDEs y la extensión ArcMET (Wall, 2014)

527 para los BBMMs. En el caso de los dos últimos métodos, el home range fue definido como
528 el área contenida por el contorno del 95% de probabilidad. Además se calcularon los
529 contornos correspondientes al 25, 50,75 y 90% para caracterizar la intensidad de uso dentro
530 del *home range*.

531 Para probar la relación entre el tamaño del *home range* y el tamaño del animal se utilizó
532 un modelo de regresión lineal simple. Para este fin, se calculó utilizó el tamaño del *home*
533 *range* calculado a partir de los KDEs, ya que éstos representan el método estándar. Como
534 indicador del tamaño del animal se utilizó el peso medido al momento de la captura. La
535 variable respuesta fue log-transformada y el modelo se ajustó en R (Team, 2014) utilizando
536 la función *lm*.

537 La dinámica temporal del *home range* fue evaluada como cambios estacionales en el
538 tamaño y la fidelidad. Para este fin, el conjunto de datos de cada animal fue dividido en las
539 cuatro estaciones de cada año (según fechas de calendario) y los *home ranges* fueron
540 estimados mediante los KDEs usando ABODE (Laver, 2005). Para cada animal, sólo se
541 consideraron las estaciones que tuvieron al menos 100 posiciones, ya que estos valores
542 representaron los valores asintóticos de las curvas de *home range* (ver detalles en capítulo
543 4). Para evaluar la fidelidad al *home range*, se calculó el área de intersección entre los
544 polígonos correspondientes a estaciones consecutivas. Luego, la fidelidad se expresó como
545 el porcentaje del *home range* que el área de intersección representó de la estación previa.

546

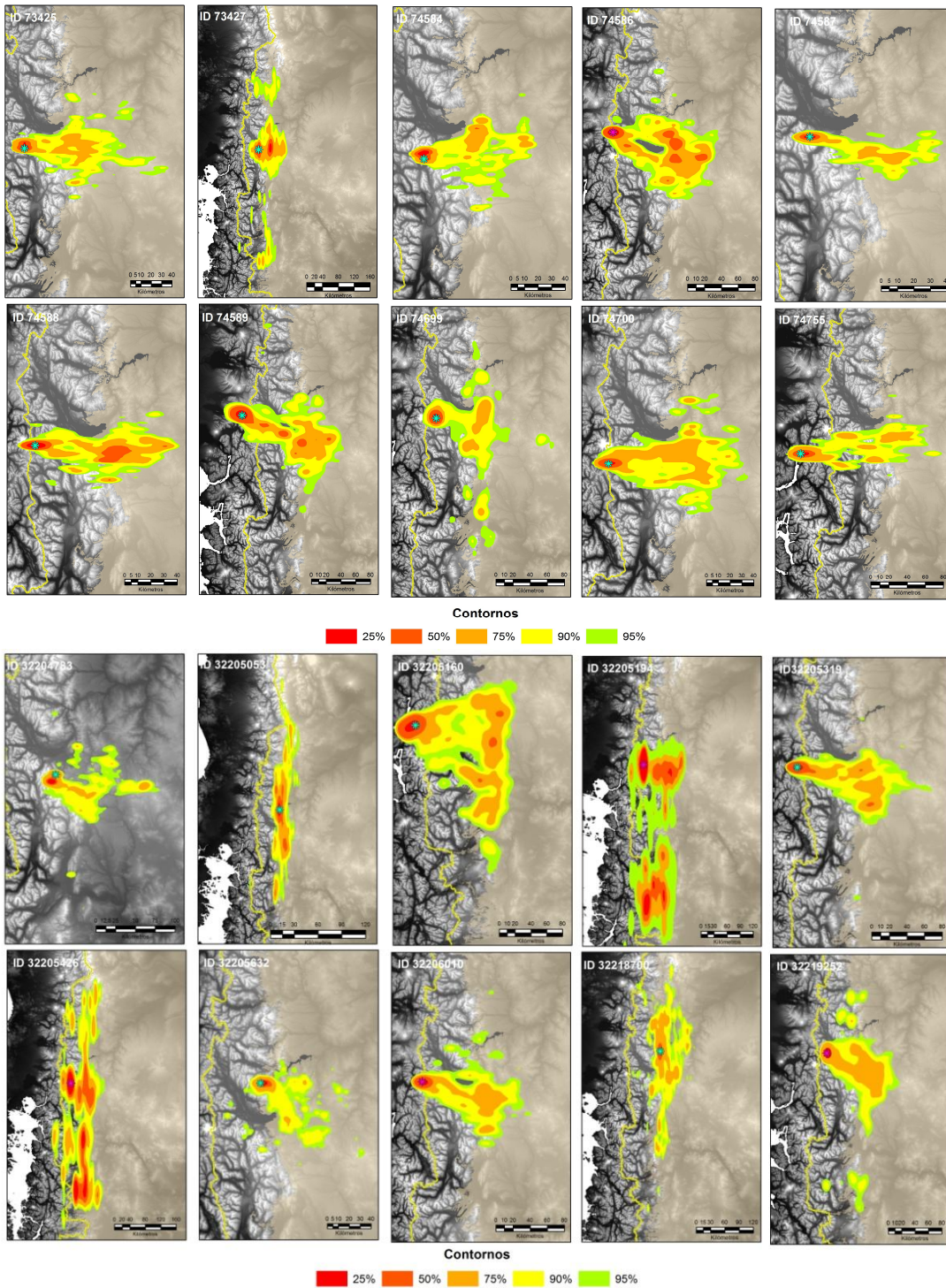
547 RESULTADOS

548 Todas las aves monitoreadas tienen sus *home ranges* en zona de cordillera y pre-
549 cordillera (Fig. 1.1). En la mayoría de los casos, estos polígonos se extienden a ambos lados
550 de la cordillera de los Andes, aunque la mayor superficie se encuentra hacia el este del

551 cordón montañoso, en Argentina. La intensidad de uso muestra una tendencia inversa (Fig.
552 1.1). Las áreas más intensamente usadas se encuentran en el extremo oeste de la
553 distribución y, en general, comprenden sitios que circundan los nidos. La mayoría de los
554 animales también presenta zonas de alta intensidad de uso en la estepa argentina.

Fig. 1.1.

555 Distribuciones de Utilización (UDs) para los 20 cóndores andinos monitoreados mediante telemetría satelital
556 Las distribuciones se calcularon a partir de estimadores de densidad de kernel (*Kernel Density Estimators*, KDEs). La intensidad de uso incrementa desde el color rojo al verde. Los asteriscos
557 corresponden a la localización de las áreas de reproducción de los individuos.

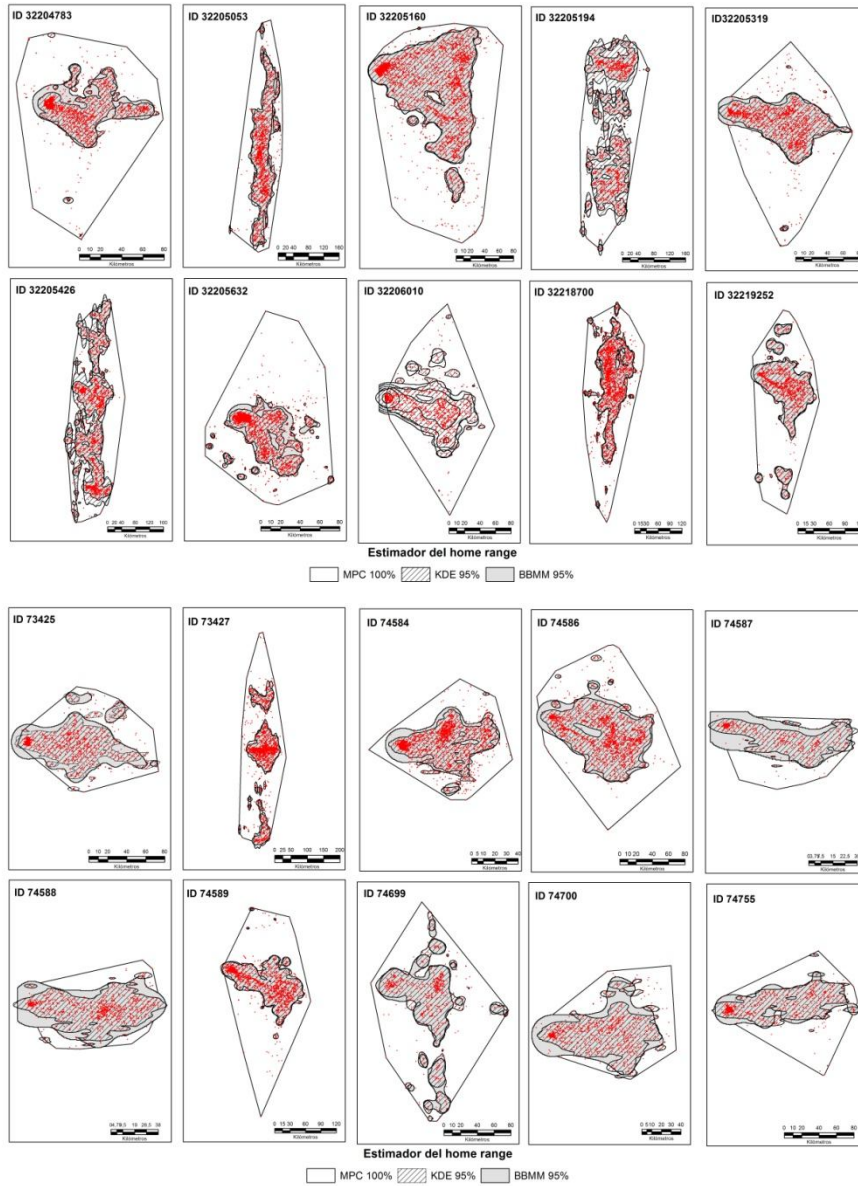


558 Las estimaciones del *home range* hechas en base a los tres métodos utilizados mostraron
559 diferencias en sus características. En líneas generales, la geometría de los polígonos
560 generados por los KDEs y los BBMMs es similar y naturalmente distinta a los generados
561 por los PCMs (Fig. 1.2). Al menos la mitad de los animales muestra *home ranges*
562 extendidos mayormente en el eje este-oeste, aunque la orientación norte-sur es también
563 común para algunos individuos. Como era esperable, el tamaño de los PCMs en promedio
564 fue mayor que el de los KDEs y los BBMMs (Fig. 1.3 - F: 9,88; p: <0,001; gl.: 57). El
565 tamaño de los polígonos calculados por los PCMs variaron entre los 2955.89 y los 77309.2
566 km², los KDEs entre los 1319.6 y los 41783.1 km² y los BBMMs entre los 1952.2 y los
567 29251.0 km².

Fig. 1.2.

568

Representaciones bidimensional del *home range* de los 20 individuos calculada a partir de los tres estimadores; Mínimo Polígono Convexo (MPC), estimador de densidad de kernel (*Kernel Density Estimator*, KDE) y estimador de densidad por modelo de movimiento de puente browniano (*Brownian Bridge Movement Model*, BBMM). Los puntos rojos corresponden a las posiciones satelitales.



569

Fig. 1.3.

570

Valores promedio para el tamaño del *home range* calculado mediante tres estimadores; Polígono Convexo Mínimo (MPC), estimador de densidad de kernel (*Kernel Density Estimator*, KDE) y estimador de densidad por modelo de movimiento de puente browniano (*Brownian Bridge Movement Model*, BBMM). Las barras corresponden a un desvío estándar. Distintas letras indica diferencias a un valor de significancia del 0,05

571

572

573

574

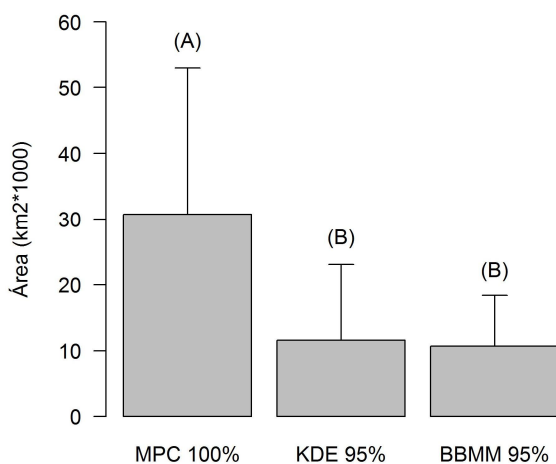
575

576

577

578

579



580

581

582

583

Independientemente del estimador, el tamaño del *home range* mostró gran variabilidad

584

entre los individuos (Fig. 1.4 y Fig. 1.5). Algunas aves presentaron KDEs 31 veces mayores

585

respecto de otros. Esta variabilidad, sin embargo, no estuvo asociada al peso de las aves (F:

586

0,17; p: 0,68; gl.:18).

587

Fig. 1.4.

588

Tamaño del *home range* para los 20 individuos calculado a partir de los tres estimadores: Mínimo Polígono Convexo (MPC), estimador de densidad de kernel (*Kernel Density Estimator*, KDE) y estimador de densidad por modelo de movimiento de puente browniano (*Brownian Bridge Movement Model*, BBMM).

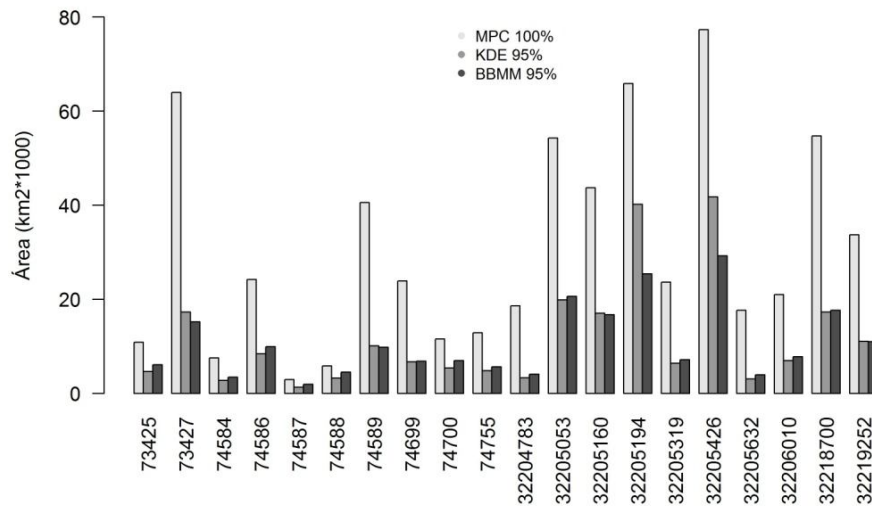
589

590

591

592

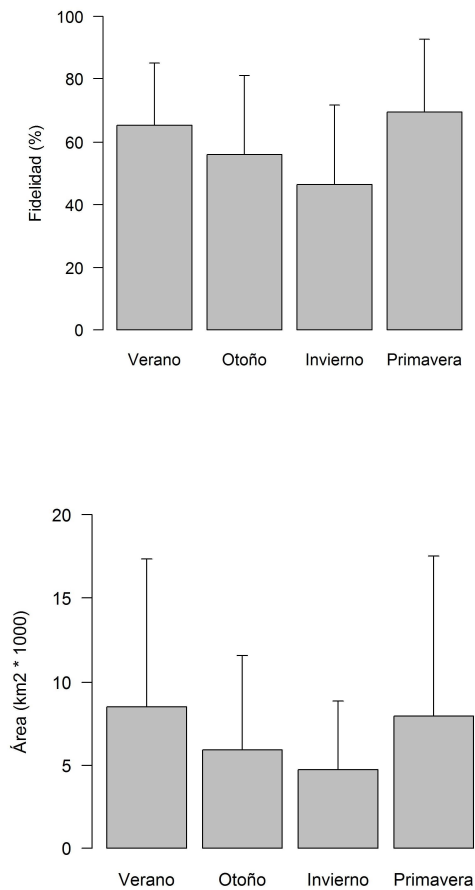
593



594 El tamaño del *home range* tendió a ser menor durante las estaciones frías (otoño e
595 invierno) en comparación a las estaciones más cálidas (primavera y verano). Sin embargo,
596 esta tendencia no mostró diferencias estadísticamente significativas (Fig. 1.5a - F: 2,62; p=
597 0,05; gl.: 164). Un patrón similar se observó para la fidelidad (Fig. 1.5b - F: 1,77; p= 0,16;
598 gl.: 121).

Fig. 1. 5.

Variación estacional en el tamaño del *home range* y la fidelidad para los 20 cóndores monitoreados. Los estimadores corresponden a los estimadores de densidad de kernel (*Kernel Density Estimator*, KDE) del 95%. Las barras corresponden a un desvío estándar. Las diferencias estacionales no fueron significativas al nivel de significancia del 0,05



599 DISCUSION

600 El presente capítulo ofrece una descripción de las características del *home range* del
601 cóndor andino en estado silvestre a partir de una combinación de técnicas analíticas que
602 permitió incorporar distintas propiedades de los datos de telemetría. En líneas generales, las
603 estimaciones basadas en KDE y BBMM presentaron características similares pero
604 ampliamente distintas a aquellas hechas por el PCM. A pesar de las diferencias, los tres
605 estimadores expusieron el gran tamaño del área utilizada por estos individuos aunque
606 también exhibieron la gran variabilidad individual en las características del *home range*.
607 Contrario a lo esperado, esta variación que no fue explicada por el tamaño del animal.
608 Finalmente, el *home range* presentó poca variabilidad estacional tanto en su tamaño como
609 en su ubicación espacial (medido como fidelidad).

610 Las aves monitoreadas en esta tesis tienen sus *home ranges* en ambientes de cordillera
611 y pre-cordillera. Este patrón general de utilización es similar al reportado para individuos
612 silvestres monitoreados en estudios anteriores (De Martino, 2009; De Martino *et al.*, 2011;
613 Pavez, 2015). A lo largo de su historia evolutiva, el cóndor Andino ha estado estrechamente
614 ligado a la Cordillera de los Andes (Emslie, 1988; Del Hoyo *et al.*, 1994). Este extenso
615 cordón montañoso recorre latitudinalmente toda América del Sur y aloja valles profundos
616 que se orientan en direcciones diversas. Estas características la convierten en un barrera
617 orográfica para los vientos que se originan en el Océano Pacífico y en la responsable de que
618 se formen flujos rápidos de aire en niveles bajos de la atmósfera (*low-level jets*) (Garreaud,
619 2009; Insel *et al.*, 2010). Estos flujos atmosféricos constituyen un recurso crítico para las
620 aves voladoras de gran tamaño, ya que les permiten desplazarse sin percibir grandes gastos
621 de energía (Shepard *et al.*, 2013). No es casualidad que el ave voladora más grande que
622 haya existido hasta la actualidad, *Argentavis magnificent*, habitó los mismos ambientes

623 que el cóndor Andino habita en la actualidad (Palmqvist & Vizcaíno, 2003; Chatterjee *et*
624 *al.*, 2007). La fracción sur de la cordillera, ofrece además fuentes de alimento relativamente
625 estables (Lambertucci *et al.*, 2009), sitios de pernocte y nidificación (Lambertucci *et al.*,
626 2008; Lambertucci & Mastrantuoni, 2008; Lambertucci & Ruggiero, 2013) y, en general,
627 bajos niveles de disturbio antrópico.

628 La estructura interna de la mayoría de los *home ranges*, analizada a partir de la
629 intensidad de uso, correspondió a la estructura típica de animales que se comportan como
630 forrajeros de punto central (*central place foragers*). Este patrón de uso surge cuando un
631 animal forrajea en distintas fracciones del paisaje pero regresa periódicamente a un sitio (el
632 punto central) para alimentar a sus crías, almacenar el alimento o descansar (Orians &
633 Pearson, 1979). Este comportamiento comúnmente se traduce en distribuciones de
634 utilización (UDs) unimodales (ej. Burke & Montevicchi, 2009) que para el caso de los
635 cóndores se concentró alrededor de los nidos. La alimentación desde un punto central tiene
636 profundas implicancias en la ecología de los animales, ya que puede determinar la
637 composición de la dieta (McNamara & Houston, 1985), la cantidad de alimento ingerido en
638 cada viaje de alimentación (Kaselnick & Houston 1984), el tiempo de búsqueda (Anderson
639 1978) y la secuencia en que el animal visita los distintos parches de alimentación (Ford
640 1983). Este comportamiento condiciona también la capacidad de respuesta de la especie
641 frente a cambios en el ambiente y, por lo tanto, tiene implicancias para su conservación
642 (Carrete & Donázar, 2005).

643 Los cóndores monitoreados ocuparon grandes *home ranges* y algunos individuos
644 cubrieron áreas extraordinariamente extensas que superan todos los registros que existen
645 hasta la actualidad para las aves carroñeras. Los *home ranges* más extensos calculados por
646 PCM y KDE superan en un 10 y un 37% a los máximos valores que se encuentran en la

647 literatura (Gilbert *et al.*, 2007; García-Ripollés *et al.*, 2011). El tamaño de los *home ranges*
648 obtenidos en esta tesis puede ser consecuencia de la combinación de tres factores
649 principales. El primero de ellos es el gran tamaño de la especie. El cóndor Andino es el ave
650 voladora más pesada del planeta, lo cual supone grandes requerimientos energéticos en
651 términos absolutos y, por lo tanto, la necesidad de obtener grandes cantidades de alimento
652 (Del Hoyo *et al.*, 1994). El segundo factor es el hábito trófico ya que el cóndor se alimenta
653 principalmente de carcasas de animales muertos, un recurso que es imprevisible en el
654 tiempo y el espacio y que, por lo tanto, les demanda recorrer grandes superficies para
655 obtener recursos suficientes. El tercer factor se asocia al tipo de manejo ganadero que se
656 hace en Patagonia. Aquí, la ganadería se practica de manera extensiva en campos de
657 grandes superficies lo cual favorece a que los viajes de alimentación se hagan sobre grandes
658 superficies del terreno.

659 La variabilidad entre individuos en el tamaño del *home range* fue importante y no
660 estuvo relacionada con el tamaño de los animales. Estos resultados indican que esta
661 característica no está vinculada tampoco al sexo de los individuos, ya que el sexo explica
662 gran parte de la variabilidad del tamaño corporal en la especie. Las variaciones en el
663 tamaño y el sexo son los factores que comúnmente explican las diferencias intra-específicas
664 en el tamaño del *home range* (Roth *et al.*, 2004; Wilson *et al.*, 2006; Wearmouth & Sims,
665 2008). En el caso de los cóndores, estas diferencias se acentuarían por el hecho de que los
666 individuos de distinto sexo presentan grandes diferencias en el tamaño, en la jerarquía
667 dentro de las estructuras sociales y en el comportamiento reproductivo (Wallace & Temple,
668 1987; Donázar *et al.*, 1999; Lambertucci & Mastrantuoni, 2008). Claramente, hay otras
669 variables que están modulando esta característica del *home range* a nivel de los individuos.
670 Probablemente, variables como el estado reproductivo, los niveles de estrés y la

671 personalidad jueguen papeles mucho más importantes. Frente a esto, sería conveniente
672 incorporar al estudio del *home range* de esta especie aspectos vinculados con la edad, el
673 estado sanitario y la genética de los individuos.

674 La dinámica estacional del *home range* mostró tendencias similares a las encontradas
675 en estudios anteriores (De Martino, 2009; De Martino *et al.*, 2011; Pavez, 2015). Las aves
676 tienden a ocupar áreas más estrechas durante las estaciones frías del año y ampliarlas
677 durante las estaciones más cálidas. Sin embargo, las diferencias estacionales en este estudio
678 fueron mucho menos pronunciadas que las reportadas por otros autores. Las causas
679 ecológicas de estas diferencias pueden estar asociadas, por ejemplo, con dinámicas
680 diferentes en los patrones de distribución del alimento. Sin embargo, no es posible descartar
681 que las grandes diferencias estacionales encontradas en estudios anteriores surjan como
682 producto de un sesgo metodológico. En el caso de los animales monitoreados por De
683 Martino (2009), por ejemplo, existe una fuerte correlación entre el tamaño de los *home*
684 *ranges* y el número de localizaciones con que las estimaciones fueron realizadas. Es
685 importante que los futuros estudios que evalúen cualquier aspecto del *home range* del
686 cóndor andino incorporen métodos analíticos que reduzcan los sesgos metodológicos y
687 permitan esquemas comparativos más robustos.

688 Existe un consenso general entre ecólogos y biólogos comportamentales de que no hay
689 un único mejor estimador para estudio del *home range* y que una combinación de técnicas
690 es la aproximación más confiable (Fieberg & Börger, 2012; Walter *et al.*, 2015). Los tres
691 métodos utilizados en este capítulo permitieron capturar progresivamente mayores detalles
692 del comportamiento de *home range* del cóndor andino. Los PCMs brindaron una
693 estimación general del rango de movimiento de las aves estudiadas. Los KDEs sumaron
694 estabilidad en las estimaciones y ofrecieron una visión de la organización interna de los

695 *home ranges* gracias a la estimación de la intensidad de uso. Finalmente, los BBMMs
696 incorporaron una propiedad importante de los datos de telemetría (la auto-correlación) y
697 redujeron posibles sesgos generados por la violación de supuestos estadísticos (ej.
698 independencia en los datos). En el marco de la presente tesis, este capítulo ofrece una
699 primera aproximación al estudio del movimiento y los patrones de uso del espacio del
700 cóndor andino.

701

Apéndice 1.1.

702

Conjunto de geolocalizaciones correspondiente a 20 cóndores andinos incluidos en los
los análisis del Capítulo 1.

703

704

	ID	Locs	Días	Meses	Años	Inicio monitoreo	Fin monitoreo
705	73425	2408	565	25	3	04/11/2010	14/11/2012
	73427	4251	882	42	6	24/10/2010	20/01/2015
	74584	4904	615	27	4	24/10/2010	19/02/2013
706	74586	3784	822	43	5	24/10/2010	12/06/2014
	74587	1060	178	9	2	30/10/2010	22/06/2011
707	74588	1644	368	22	3	24/10/2010	26/10/2012
	74589	3047	538	29	4	24/10/2010	09/08/2013
708	74699	2081	289	12	2	02/11/2010	23/10/2011
	74700	1982	387	26	6	30/10/2010	24/01/2015
709	74755	1465	219	9	2	02/11/2010	19/07/2011
	32204783	4666	428	28	5	04/12/2011	20/01/2015
710	32205053	2412	308	15	4	04/12/2011	09/03/2014
	32205160	6032	683	35	5	06/12/2011	08/01/2015
711	32205194	2244	241	20	4	06/12/2011	05/02/2014
	32205319	3288	426	29	5	06/12/2011	11/01/2015
712	32205426	3007	309	14	3	30/11/2011	15/02/2013
	32205632	5905	627	27	5	04/12/2011	25/01/2015
713	32206010	1900	245	14	4	04/12/2011	03/04/2014
	32218700	5145	562	36	5	06/12/2011	11/01/2015
714	32219252	2017	230	15	4	30/11/2011	25/03/2014
715	TOTAL	63242	1479	51	6	24/10/2010	25/01/2015

716

717

718

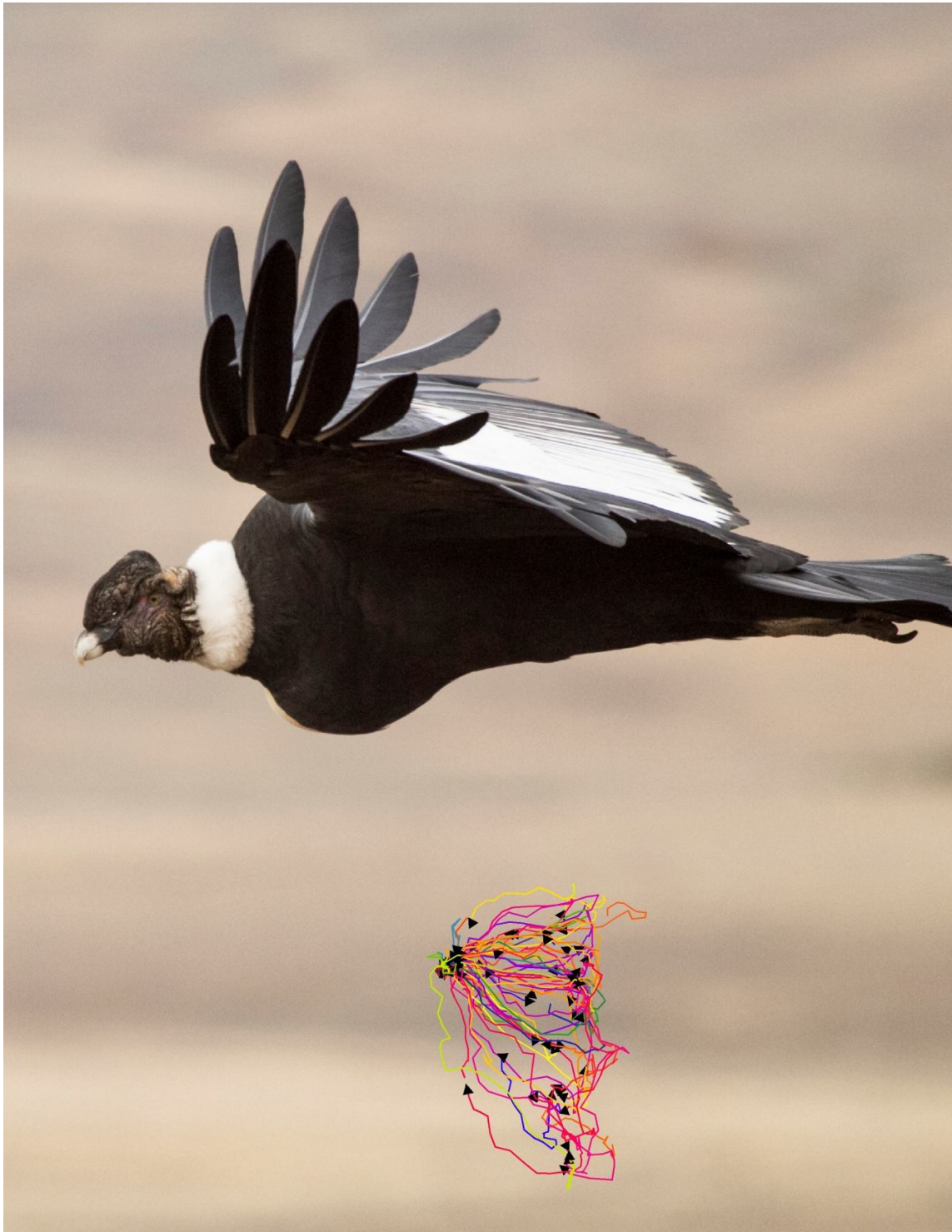
719

720

721

Capítulo II

PATRONES DE ACTIVIDAD DIARIOS Y ESTACIONALES DEL CONDOR ANDINO (*VULTUR GRYPHUS*)



723 INTRODUCCION

724 La sincronización de las actividades de un individuo con las variaciones del ambiente es
725 un aspecto clave en el éxito de un organismo. Las condiciones en el ambiente varían con el
726 tiempo y generan ventanas temporales que ofrecen condiciones más favorables que otras
727 para realizar una actividad particular (Owen-Smith, 1998; Stone *et al.*, 1999; Pravosudov &
728 Lucas, 2001). Muchas de estas variaciones son relativamente predecibles y, por lo tanto, las
729 responsables de la aparición de ritmos periódicos de actividad entre las especies (Morrow *et*
730 *al.*, 2005; Paul *et al.*, 2008). Por ejemplo, la rotación de la Tierra sobre su eje induce
731 cambios cíclicos en los patrones de radiación solar que dan lugar a oscilaciones diarias en
732 una amplia variedad de procesos físicos y bióticos en los ecosistemas. Como consecuencia,
733 muchas especies han adquirido ritmos diarios de actividad relativamente rígidos que
734 optimizan la obtención de un recurso y/o reducen la depredación y la competencia (Bonter
735 *et al.*, 2013; Kendall, 2014). En forma similar, la traslación de la Tierra alrededor del sol se
736 traduce en ciclos anuales que promueven variaciones periódicas en el fotoperiodo, las
737 condiciones climáticas y los patrones de disponibilidad de recursos. Estas variaciones han
738 motivado la aparición de ritmos anuales en la vida de muchas especies que determinan el
739 momento óptimo para llevar a cabo la reproducción, la migración, la muda y la hibernación
740 (McNamara & Houston, 2008; Wikelski *et al.*, 2008; Wingfield, 2008). Cuanto más precisa
741 es la sincronización del esquema de actividades con las variaciones del ambiente, se prevé
742 que mejor sea el balance entre los costos y los beneficios percibidos.

743 La energía obtenida del alimento es tradicionalmente vista como el componente más
744 importante en inclinar la balanza energética de un individuo en dirección positiva (Nolet,
745 2002; Houston & McNamara, 2014). Bajo esta idea, los patrones de actividad de las
746 especies están sincronizados con el ambiente para maximizar la obtención de alimento y

747 sortear los riesgos asociados con la actividad de forrajeo (ej. depredación) (McNamara &
748 Houston, 1997; Pravosudov & Lucas, 2001; Bonter *et al.*, 2013). Más recientemente, se ha
749 advertido que fuentes de energía no relacionadas con el alimento juegan un rol clave en la
750 optimización del balance energético de algunas especies (Shepard *et al.*, 2013). Por
751 ejemplo, las corrientes de aire en el ambiente constituyen un recurso crítico para las
752 grandes aves voladoras (Pennycuik, 1972; Shepard *et al.*, 2011; Sachs *et al.*, 2012). Estas
753 especies no solo explotan estas fuentes de energía mientras se encuentra en vuelo sino que
754 incluso pueden “almacenarla” como energía potencial, un proceso de almacenamiento
755 similar al que ocurre con la energía química obtenida del alimento (Shepard *et al.* en
756 revisión). Es esperable, por lo tanto, que las grandes aves voladoras organicen sus
757 actividades para favorecer la obtención de alimento pero también para obtener la mayor
758 recompensa posible de los flujos de aire en el ambiente.

759 Por otro lado, la reproducción constituye una de las etapas más demandantes en la vida
760 de las aves pudiendo desestructurar los patrones habituales de actividad y el balance
761 energético de los individuos (Drent & Daan, 1980; Thompson *et al.*, 1994). Durante este
762 período, las aves ponen en marcha procesos metabólicos energéticamente costosos tales
763 como aquellos vinculados con la formación del huevo (Williams, 2005). Al mismo tiempo,
764 la reproducción implica una desatención de las actividades de forrajeo ya que se agregan
765 nuevas actividades a la rutina de los individuos. En esta etapa, ellos deben invertir tiempo
766 en la búsqueda de una pareja reproductiva, el acondicionamiento de los nidos, la defensa de
767 un territorio y la incubación (Parker, 1974). Las especies que muestran cuidado parental
768 más allá de la incubación deben además destinar tiempo al cuidado de las crías (Biermann
769 & Robertson, 1981). De este modo, la reproducción produce una perturbación a las rutinas
770 habituales de los animales con costos para la supervivencia y la reproducción futura.

771 El objetivo general de este capítulo es estudiar los patrones de actividad diarios y
772 estacionales del cóndor andino. En términos generales, los individuos monitoreados en esta
773 tesis distribuyen su tiempo en áreas claramente delimitadas del paisaje, cada una de las
774 cuales se asocia con actividades específicas. Independientemente del estado reproductivo
775 del animal, los individuos regresan al área de reproducción luego de cada viaje de
776 alimentación y comúnmente lo utilizan como sitio de pernocte. El área de forrajeo de esta
777 especie está asociada a la estepa Patagónica debido que allí se encuentran las mayores
778 densidades de herbívoros domésticos y silvestres en la zona. Por ello, la presencia de los
779 animales en la estepa está comúnmente ligada a las actividades de forrajeo. Entre las áreas
780 de reproducción y alimentación, los animales realizan movimientos notoriamente dirigidos
781 y, por lo tanto, una zona de traslado es claramente identificada (ver Lambertucci et al.
782 2014).

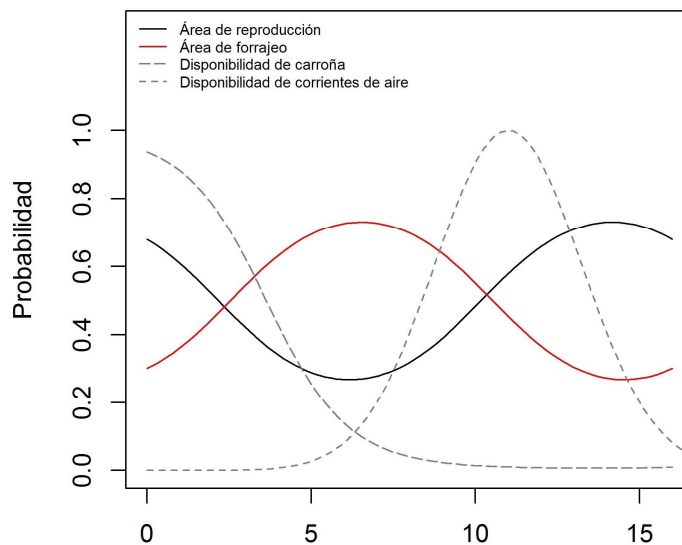
783 El cóndor andino presenta rasgos de historia de vida que promoverían esquemas diarios
784 de actividad divergentes. Por una parte, hay al menos dos razones para pensar que las
785 especies carroñeras concentran sus esfuerzos de forrajeo durante las primeras horas del día.
786 Primero, como en muchos ambientes, la mortalidad de animales suele alcanzar un máximo
787 durante la noche producto del estrés térmico y la depredación por carnívoros y, por ende, la
788 disponibilidad de carcasas es máxima durante las primeras horas del día para las especies
789 diurnas (Kendall, 2014). Segundo, bajo condiciones naturales, la ubicación del alimento es
790 impredecible en el espacio, por lo que para optimizar la posibilidad de alimentación estas
791 aves deberían priorizar la búsqueda de alimento en el ciclo diario. Sin embargo, la
792 explotación de las corrientes de aire en el ambiente los llevarían a demorar las actividades
793 de forrajeo ya que la generación de corrientes ascendentes convectivas (“térmicas”) está
794 sujeta al calentamiento del suelo y, como consecuencia, su disponibilidad incrementa con el

795 aumento diario de la temperatura (ver Apéndice 2.1). Asimismo, la intensidad del viento
796 tiende en promedio a incrementar durante la segunda mitad del día y, por lo tanto, la
797 disponibilidad de vientos de ladera (“dinámicas”) sigue un patrón similar (ver Apéndice
798 2.1). La primera hipótesis que se pone a prueba en este capítulo es que los patrones diarios
799 de actividades de los cóndores reflejan el compromiso entre maximizar la probabilidad de
800 encontrar alimento y aprovechar al máximo las corrientes de aire en el ambiente. Bajo esta
801 hipótesis, se espera que los animales concentren las actividades de alimentación en horas
802 cercanas al mediodía (Fig. 2.1).

803

Fig. 2.1.

Representación esquemática de la hipótesis que propone que los patrones diarios de actividades de los cóndores reflejan el compromiso entre maximizar la probabilidad de encontrar alimento y el uso las corrientes de aire en el ambiente.

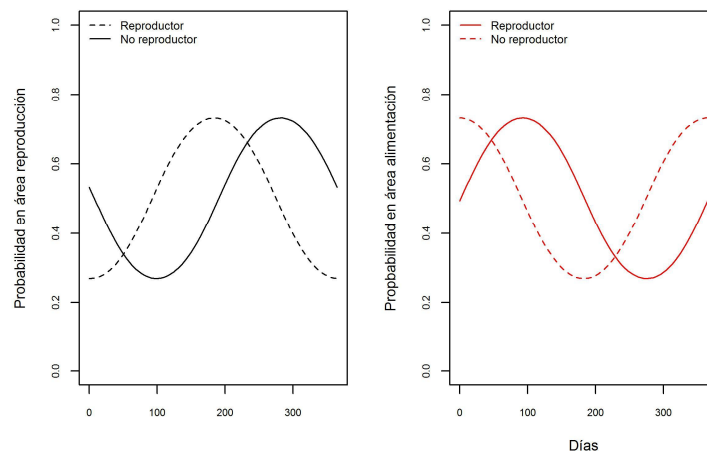


804 Siguiendo el razonamiento anterior, durante los meses fríos del ciclo anual los animales
 805 evitarían la exposición a las condiciones climáticas adversas para volar y pasarían mayor
 806 tiempo reposando en las áreas de reproducción. Esto se traduciría en una menor inversión
 807 de tiempo a las actividades de forrajeo. Por el contrario, durante los meses cálidos, los
 808 animales percibirían condiciones climáticas más favorables que permitirían abandonar las
 809 áreas de reproducción más fácilmente y ocupar mayor tiempo en las actividades de forrajeo.
 810 Estos patrones de actividad podrían modificarse durante la etapa reproductiva a causa de la
 811 gran demanda de tiempo a la que las aves están expuestas. La segunda hipótesis de este
 812 capítulo es que los patrones anuales de actividad de los cóndores responden a la variación
 813 estacional en el ambiente pero son reajustados durante la etapa reproductiva. Si este es el
 814 caso, se espera que las aves no reproductoras inviertan mayor tiempo en las áreas de
 815 reproducción durante los meses fríos del año (refugio) e inviertan mayor tiempo en la
 816 búsqueda del alimento durante los meses cálidos. Las aves reproductoras, en cambio,
 817 deberían renunciar a las buenas condiciones para forrajear que presentan la primavera y el
 818 verano en pos de invertir su tiempo en las actividades de reproducción (Fig. 2.2).

819

Fig. 2.2.

Representación esquemática de la hipótesis de patrones anuales de actividad de los cóndores responden a la variación estacional en el ambiente pero son reajustados durante la etapa reproductiva.



820 MÉTODOS

821 *1. Asignación de actividades a los datos de movimiento*

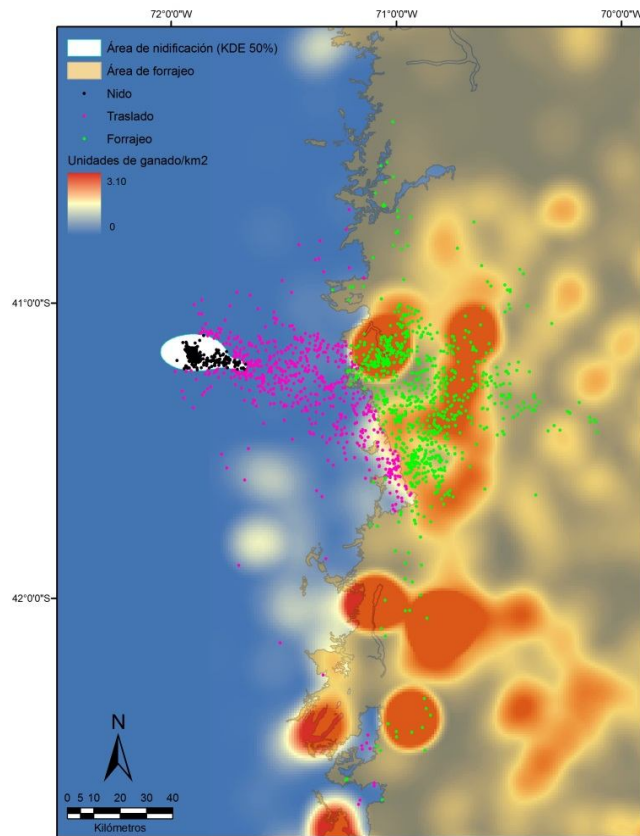
822 Para poner a prueba las hipótesis planteadas en este capítulo cada geolocalización fue
823 asignada a una de tres grandes áreas en el paisaje: área de reproducción, área de tránsito y
824 área de forrajeo. Como se mencionó anteriormente, la presencia de los cóndores en cada
825 una de estas áreas puede asociarse con actividades específicas de reposo, traslado y forrajeo
826 respectivamente. El área de reproducción de cada animal fue delimitada por el polígono
827 correspondiente al kernel del 50 % calculado a partir del total de puntos obtenidos para un
828 individuo (ver detalles en sección de Métodos del Capítulo 1). El área de forrajeo fue
829 demarcada por los límites de la estepa Patagónica obtenidos en base al mapa de las
830 ecorregiones argentinas (Brown *et al.*, 2005). La demarcación de esta área fue sustentada
831 por un mapa de densidad ganadera para el área de estudio (Fig. 2.3). El área de tránsito para
832 cada animal se representó por la superficie encontrada entre las áreas de reproducción y de
833 alimentación. La delimitación de las tres áreas y la asignación de las actividades se realizó
834 utilizando el programa ArcGIS 9.3 © (ESRI). En este capítulo se incluyeron los datos de 17
835 cóndores cuyas áreas de reproducción, traslado y alimentación pudieron ser claramente
836 identificadas.

837

Fig. 2.3.

838

Ejemplo del procedimiento aplicado para clasificar las geolocalizaciones en tres áreas funcionales. Las geolocalizaciones encontradas en el polígono definido por el kernel 50% (puntos negros) fueron asignadas al área de reproducción. Las geolocalizaciones incluidas en la estepa fueron asignadas al área de alimentación. Las geolocalizaciones encontradas entre las áreas anteriores fueron asignadas al área de traslado.



839 2. *Modelado de los datos*

840 Para explorar la periodicidad en el comportamiento de los cóndores a lo largo del ciclo
841 diario se ajustaron tres modelos sinusoidales de respuesta binomial. Cada uno de estos
842 modelos estimó la probabilidad de estar en una de las tres áreas como una función cíclica
843 de las horas transcurridas desde el amanecer (eq.1). Para este fin, cada modelo fue provisto
844 de una variable dicotómica que estuvo compuesta por valores 1 cuando el dato
845 correspondió al área en cuestión y valores 0 en el caso contrario.

846

$$847 \quad \text{logit}(p_{[i]}) = \alpha_0 + \alpha_1 * \cos \left(\alpha_2 + \left(\frac{\pi}{9} \right) * \text{hs. amanecer}_{[i]} \right) \quad \text{eq.1}$$

848

849 En la formulación anterior el parámetro α_0 representa la probabilidad basal estar un área
850 particular. El parámetro α_1 determina la amplitud del ciclo y, por lo tanto, la magnitud de
851 cambio en dicha probabilidad. El parámetro α_2 controla el desfase del ciclo en el eje
852 de las abscisas y, por lo tanto, el momento en que se encuentran las máximas (“crestas”) y
853 mínimas (“valles”) probabilidades. Dado que los transmisores se mantuvieron activos desde
854 el amanecer hasta el anochecer, el período del ciclo fue fijado en 18 horas mediante el
855 factor $\pi/9$ (Matthiopoulos, 2011). Para ajustar estos modelos se utilizó un total de 47142
856 datos con un promedio de 2773 (± 1413) por individuo.

857 Para explorar la periodicidad en el comportamiento de los cóndores a lo largo del ciclo
858 anual se ajustó un modelo sinusoidal con distribución de error multinomial. La distribución
859 multinomial es una generalización de la distribución binomial, en la cual un ensayo, de n
860 totales, puede arrojar k posibles resultados cada uno con probabilidad $p_{[k]}$ y donde $p_{[1]} + p_{[2]} + \dots + p_{[k]} = 1$ (Bolker, 2008). Para el caso de estudio, el modelo estimó la probabilidad de

862 estar en un área particular entre tres posibles (áreas de reproducción, traslado y forrajeo)
 863 como una función cíclica de los días del año. Para que la suma de las probabilidades $p_{[k]}$
 864 alcance la unidad, se elaboró un sistema de ecuaciones donde la probabilidad de forrajeo
 865 ($p_{f[i]}$) y traslado ($p_{t[i]}$) representaron una fracción de la probabilidad de estar en el área de
 866 reproducción ($p_{r[i]}$) (eq. 2). En este caso, el periodo del ciclo fue fijado en 365 días
 867 mediante el factor $\pi/182,5$.

868

$$869 \quad \text{logit}(p_{r[i]}) = \beta_0 + \beta_1 * \cos \left(\beta_{2[k]} + \left(\frac{\pi}{182,5} \right) * \text{días}_{[i]} \right) \quad \text{eq.2}$$

$$p_{f[i]} = (1 - p_{r[i]}) * q_{[i]}$$

$$\text{logit}(q_{[i]}) = \gamma_0 + \gamma_1 * \cos \left(\gamma_{2[k]} + \left(\frac{\pi}{182,5} \right) * \text{días}_{[i]} \right)$$

$$p_{t[i]} = (1 - p_{r[i]} + p_{f[i]})$$

870

871 Para evaluar el efecto de la reproducción sobre la probabilidad de estar en el área de
 872 reproducción y forrajeo a lo largo del año, los parámetros β_2 y γ_2 fueron modelados como
 873 una función lineal del estado reproductivo (eq. 3 y eq. 4). De esta manera, el modelo
 874 permite que el patrón cíclico que representa a ambas probabilidades pueda desfasarse en el
 875 eje de las abscisas según si la variable *rep* (estado reproductivo) toma valores 1 (animal
 876 reproductor) o valores 0 (animal no reproductor).

877

$$878 \quad \beta_{2[k]} = g_0 + g_1 * \text{rep}_{[k]} \quad \text{eq. 3}$$

$$879 \quad \gamma_{2[k]} = e_0 + e_1 * \text{rep}_{[k]} \quad \text{eq. 4}$$

880

881 Para ajustar este modelo, a partir del conjunto de datos de cada animal, se calculó el
882 número total de datos obtenidos para cada día y el número de datos correspondiente a cada
883 actividad. En este caso, se incluyeron los datos de 14 animales correspondiente al año en
884 que fue posible determinar el estado reproductivo (ver *Marco de estudio y metodología*
885 *general*). Este conjunto de datos alcanzó un total de 18541 geolocalizaciones con un
886 promedio de 1324 (± 599) por individuo.

887 Todos los modelos anteriores fueron formulados como modelos jerárquicos donde los
888 parámetros correspondientes al comportamiento de cada individuo surgieron de una
889 distribución normal que representó el comportamiento medio de la población (Gelman &
890 Hill, 2006). El ajuste de los modelos a los datos se hizo bajo un marco de estadística
891 bayesiana utilizando el programa WinBUGS (Spiegelhalter *et al.*, 2003) vinculado a R
892 (Team, 2014) vía el paquete R2WinBUGS. Se usaron previas no informativa para cada
893 parámetro y se corrieron 3 cadenas con 5000 iteraciones cada una. La convergencia de las
894 cadenas se evaluó a partir del estadístico R-hat (Gelman & Hill, 2006).

895

896 RESULTADOS

897 Los modelos a nivel poblacional indican que la probabilidad de estar en cada una de las
898 áreas varía en forma cíclica a lo largo del día (i.e. $\mu_{\alpha 1} > 0$) (Tablas 2.1, 2.2 y 2.3). La
899 magnitud de la oscilación, sin embargo, fue mayor para la probabilidad de estar en las áreas
900 de reproducción y forrajeo y menos importante para el traslado (Fig. 2.4).
901 Independientemente del momento del día, los animales mostraron mayor probabilidad de
902 estar en el área de reproducción ($\mu_{\alpha 0} = 0,18$), seguida por el área de forrajeo ($\mu_{\alpha 0} = -0,98$) y
903 finalmente por el área de traslado ($\mu_{\alpha 0} = -1,68$) (ver detalles en Apéndices 2.2, 2.3 y 2.4).

Tabla 2.1.

904

Estimadores a nivel poblacional del modelo para la probabilidad de estar en el área de reproducción a lo largo del ciclo diario. $\mu_{\alpha 0}$ es la probabilidad basal a nivel poblacional de estar en el área de reproducción. $\mu_{\alpha 1}$ es el parámetro que controla la amplitud del ciclo a escala poblacional. $\mu_{\alpha 2}$ es el parámetro a nivel de población que controla los momentos en que se producen las crestas y los valles en el ciclo. Los parámetros $\sigma_{\alpha 0}$, $\sigma_{\alpha 1}$, $\sigma_{\alpha 2}$ representan la variabilidad en los parámetros anteriores

905

906

Parámetro	Promedio	Intervalo de credibilidad (95%)
$\mu_{\alpha 0}$	0,18	(-0,04 ; 0,39)
$\rho_{\alpha 0}$	0,43	(0,3 ; 0,64)
$\mu_{\alpha 1}$	0,43	(0,34 ; 0,52)
$\rho_{\alpha 1}$	0,18	(0,11 ; 0,28)
$\mu_{\alpha 2}$	1,86	(1,3 ; 2,42)
$\rho_{\alpha 2}$	1,1	(0,76 ; 1,61)

Tabla 2.2.

Estimadores a nivel poblacional del modelo para la probabilidad de estar en el área de forrajeo a lo largo del ciclo diario. La interpretación de los parámetros es equivalente al modelo de reproducción (Tabla 2.2)

Parámetro	Promedio	Intervalo de credibilidad (95%)
$\mu_{\alpha 0}$	-0,96	(-1,16 ; -0,76)
$\rho_{\alpha 0}$	0,39	(0,27 ; 0,59)
$\mu_{\alpha 1}$	0,51	(0,40 ; 0,62)
$\rho_{\alpha 1}$	0,21	(0,13 ; 0,32)
$\mu_{\alpha 2}$	4,99	(4,49 ; 5,48)
$\rho_{\alpha 2}$	0,97	(0,67 ; 1,44)

Tabla 2.3.

Estimadores a nivel poblacional del modelo para la probabilidad de estar en el área de forrajeo a lo largo del ciclo diario. La interpretación de los parámetros es equivalente al modelo de reproducción (Tabla 2.2)

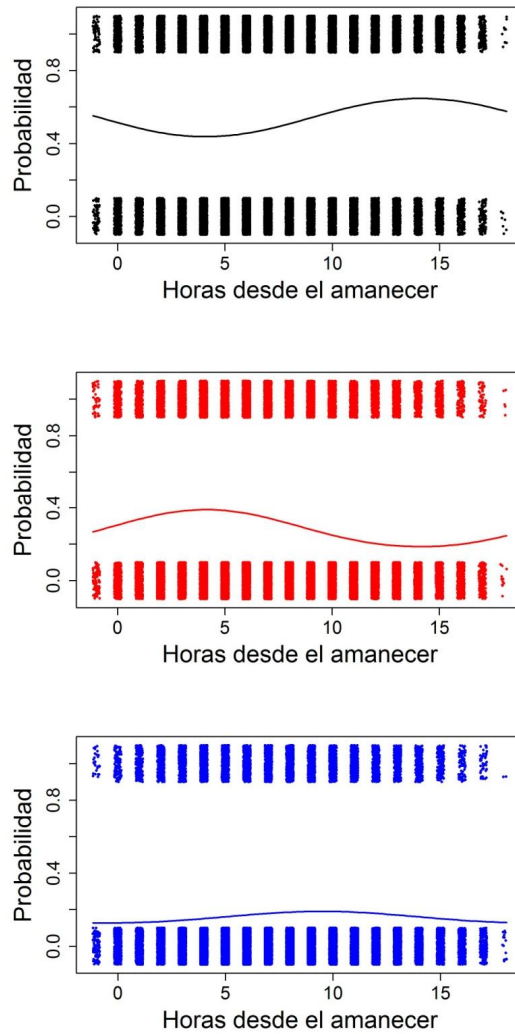
Parámetro	Promedio	Intervalo de credibilidad (95%)
$\mu_{\alpha 0}$	-1,68	(-1,96 ; -1,41)
$\rho_{\alpha 0}$	0,55	(0,38 ; 0,82)
$\mu_{\alpha 1}$	0,24	(0,17 ; 0,31)
$\rho_{\alpha 1}$	0,09	(0,01 ; 0,18)
$\mu_{\alpha 2}$	3,31	(2,25 ; 4,26)
$\rho_{\alpha 2}$	1,64	(1,19 ; 1,98)

Fig. 2.4.

907

908

Variación diaria en la probabilidad de estar en el área de reproducción (A), forrajeo (B) y traslado (C). En cada caso, la línea representa la tendencia media. Los puntos en cada grafico corresponden a geolocalizaciones en el área en cuestión (1) y fuera de ellas (0). Los puntos fueron graficados con ruido aleatorio a fin de hacerlos visibles.



909 Los valores estimados para $\mu_{\alpha 2}$ indican que el forrajeo se concentró durante las primeras
 910 horas de la mañana y alcanzó el máximo alrededor de las 4 horas después del amanecer
 911 (Fig. 2.4A). Luego de este intervalo, la probabilidad de estar en el área de forrajeo
 912 disminuyó. La probabilidad de estar en el área de reproducción mostró un patrón inverso
 913 con el pico máximo localizado hacia el final del día (Fig. 2.4B). Finalmente, la probabilidad
 914 de estar en el área de traslado mostró una tendencia a concentrarse durante la mitad del día
 915 (Fig. 2.4C).

916 Los modelos a nivel poblacional indican también que la probabilidad de estar en cada
 917 área sigue un patrón cíclico a lo largo del año que difiere según el estado reproductivo del
 918 animal (Fig. 2.5, Tabla 2.4). Para los animales no reproductores, la probabilidad de estar en
 919 el área de forrajeo fue máxima durante los meses de otoño e invierno, en tanto que la
 920 probabilidad de forrajear fue mínima en este período. A la inversa, los animales
 921 reproductores mostraron mayor probabilidad de estar en el área de reproducción durante los
 922 meses de primavera y verano y menor probabilidad de estar en el área de forrajeo (ver
 923 detalles en Apéndice 2.5).

924 Tabla 2.4.

925 Estimadores a nivel poblacional del modelo multinomial que estimó la probabilidad de estar en el área de
 926 reproducción, traslado y forrajeo a lo largo del ciclo anual. $\mu_{\beta 0}$ y $\mu_{\gamma 0}$ representan la probabilidad basal a nivel
 poblacional de estar en el área de reproducción y forrajeo respectivamente. $\mu_{\beta 1}$ y $\mu_{\gamma 1}$ son el parámetro que
 controla la amplitud del ciclo a escala poblacional. Los parámetros $\sigma_{\beta 0}$, $\sigma_{\beta 1}$, $\sigma_{\gamma 0}$, $\sigma_{\gamma 1}$ representan la variabilidad en
 los parámetros anteriores a nivel poblacional. Los parámetros g_0 y e_0 son los interceptos de las funciones
 lineales que modelan a β_2 según el estado reproductivo, en tanto que g_1 y e_1 son las pendientes.

Parámetro	Promedio	Intervalo de credibilidad (95%)
$\mu_{\beta 0}$	0,23	(-0,07 ; 0,54)
$\rho_{\beta 0}$	0,52	(0,33 ; 0,88)
$\mu_{\beta 1}$	0,59	(0,26 ; 0,95)
$\rho_{\beta 1}$	0,61	(0,38 ; 1,01)
$\mu_{\gamma 0}$	0,58	(0,16 ; 1,00)
$\rho_{\gamma 0}$	0,74	(0,48 ; 1,17)
$\mu_{\gamma 1}$	-0,22	(-0,61 ; 0,20)
$\rho_{\gamma 1}$	0,6	(0,37 ; 0,98)
g_0	3.1	(0.31 ; 6.64)
g_1	2.53	(0.14 ; 5.89)
e_0	142.62	(137.7 ; 145.9)
e_1	4.17	(0.1 ; 10.23)

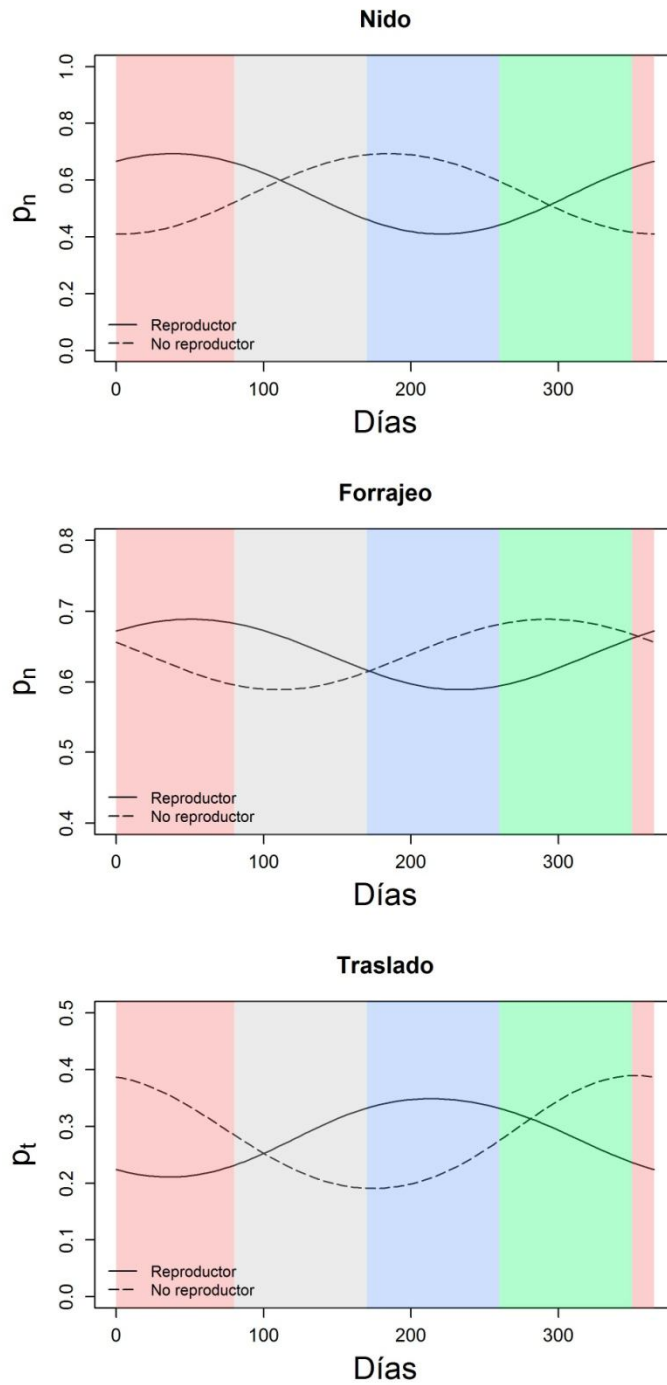
927

928

929

Fig. 2.6.

Variación anual de la probabilidad de estar en las áreas de reproducción, forrajeo y traslado para individuos reproductores y no reproductores. Las líneas representan la tendencia media. Los colores en el fondo de cada grafico representan cada estación; rojo: verano, gris: otoño, celeste: invierno, verde: primavera



930 DISCUSIÓN

931 El estudio de los patrones de actividad de las especies en el espacio y el tiempo ocupa un
932 lugar central en biología evolutiva y la ecología del comportamiento, ya que permite
933 entender la manera en que los organismos resuelven los compromisos entre lo que
934 necesitan hacer y lo que el ambiente les permite. En particular, el interés en estos patrones
935 ha incrementado en los últimos años como consecuencia de que, en la actualidad, muchas
936 de las condiciones del ambiente se encuentran sujetas al cambio climático global
937 (McNamara & Houston, 2008; Helm *et al.*, 2013; Ensing *et al.*, 2014). En este sentido, la
938 evaluación de los patrones de actividad en ambientes relativamente poco disturbados son
939 fundamentales para comprender las presiones ecológicas que modelan los rasgos del
940 comportamiento de las especies, a la vez que ofrece un marco de referencia para evaluar
941 cambios en los escenarios de cambio futuros.

942 Los animales concentraron las actividades en el área de forrajeo durante las primeras
943 horas después del amanecer, incluso más temprano que lo esperado bajo la primera
944 hipótesis de este capítulo. De este resultado se desprende que, en este tramo del día, las
945 aves priorizan la obtención del alimento por sobre la explotación de corrientes de aire en el
946 ambiente. Un patrón similar fue encontrado para grandes buitres africanos del género *Gyps*
947 los cuales, si bien utilizan las corrientes de aire para trasladarse, arriban a las áreas de
948 alimentación en las primeras horas de la mañana (Kendall, 2014). Estos resultados apoyan a
949 estudios teóricos que proponen que los patrones de actividad de las especies que dependen
950 de recursos espacialmente impredecibles deberían priorizar la búsqueda de alimento
951 durante las primeras horas del día y así evitar los riesgos asociados con la inanición
952 (McNamara *et al.*, 1994). En el caso particular de los cóndores, retrasar la búsqueda del
953 alimento podría además significar la imposibilidad de regresar a las áreas de reproducción

954 a causa de las grandes distancias que los animales deben recorrer para alcanzar las zonas de
955 alimentación (Lambertucci *et al.*, 2014). De acuerdo a los resultados obtenidos, este patrón
956 de forrajeo es acompañado de una probabilidad máxima de estar en el área de reproducción
957 al final del día.

958 El patrón diario de actividad observado no invalida la importancia de las corrientes de
959 aire para el cóndor y, muy por el contrario, puede estar reflejando un patrón de
960 aprovechamiento mejor que el predicho. La mayoría de las aves comienza el día en las
961 áreas de reproducción situadas en zonas altas de la cordillera, mientras que la búsqueda del
962 alimento se concentra en áreas más bajas de la estepa. A causa de la diferencia de potencial,
963 el arribo a las áreas de alimentación puede prescindir de la energía provista por las
964 corrientes de aire. En otras palabras, los animales se podrían estar “dejando caer” hacia las
965 áreas de alimentación en el momento del día en que la disponibilidad de carroñas es óptima.
966 El regreso a las áreas de reproducción supone la restitución de esa energía potencial.
967 Incluso, es probable que la restitución implique la necesidad de energía adicional dado que
968 los animales suelen regresar con cantidades considerables de alimento en el buche
969 (McGahan, 1973). En el caso de los cóndores, el regreso a las áreas de nidificación parece
970 darse en el tramo del día cuyas condiciones favorecen la formación de corrientes de aire
971 más fuertes, tanto térmicas como dinámicas (ver Apéndice 2.1). De este modo, la
972 sincronización del patrón diario de actividades con las variaciones del ambiente parece
973 sumamente conveniente en términos energéticos.

974 Los resultados sugieren además la existencia de variaciones del patrón de actividad a lo
975 largo del año con diferencias asociadas al estado reproductivo de los animales. Estos
976 cambios ocurren de manera similar a lo esperado bajo la segunda hipótesis de este capítulo.
977 Los animales no reproductores invirtieron más tiempo en el área de reproducción durante el

978 otoño y el invierno. Posiblemente, esto responde a que los individuos experimentan menos
979 las condiciones climáticas adversas que predominan en este periodo evitando así malgastar
980 energía en desplazamiento, además de riesgos asociados al estrés térmico y el daño al
981 plumaje (Wolf & Walsberg, 2000; Wilson *et al.*, 2004). La máxima probabilidad de estar en
982 el área de reproducción se condice con un mínimo en la probabilidad de estar en el área de
983 traslado, lo que suma evidencia en favor de esta idea. Este esquema de actividades supone
984 además una mayor inversión en las actividades de forrajeo durante los meses de verano,
985 cuando las condiciones en el ambiente son más benévolas. Los individuos reproductores
986 muestran mayor probabilidad de estar en el nido durante la primavera, coincidente con el
987 periodo en el que estas aves incuban el huevo y crían a los pichones (Lambertucci &
988 Mastrantuoni, 2008). Posiblemente, la gran demanda de la actividad reproductiva hace que
989 las aves no ajusten su patrón de inversión a las actividades de forrajeo, como sí lo hacen los
990 individuos no reproductores. Estos resultados sugieren que los animales experimentan
991 importantes compromisos durante el evento reproductivo comprometiendo actividades
992 incluso esenciales para la propia supervivencia.

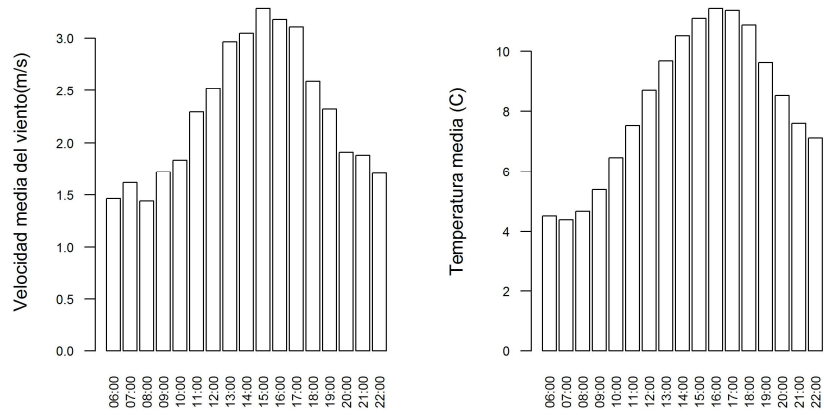
993

Apéndice 2.1.

994

Patrones diarios de temperatura (°C) y velocidad del viento (m/s) en el área de estudio.

995



996

Apéndice 2.2

997

Estadísticos asociados con el modelo binomial que estimó la probabilidad diaria de estar en el área de reproducción

998

Parámetro	Promedio	Desv. estándar	Intervalo de credibilidad (95%)		Rhat
μ_{p0}	0.18	0.11	-0.04	0.39	1
σ_{p0}	0.43	0.09	0.3	0.64	1
μ_{p1}	0.43	0.05	0.34	0.52	1
σ_{p1}	0.18	0.04	0.11	0.28	1
μ_{p2}	1.86	0.28	1.3	2.42	1
σ_{p2}	1.1	0.22	0.76	1.61	1
$\beta_0[1]$	0.66	0.06	0.53	0.78	1
$\beta_0[2]$	0.19	0.04	0.11	0.27	1
$\beta_0[3]$	-0.4	0.05	-0.49	-0.31	1.01
$\beta_0[4]$	0.74	0.09	0.56	0.93	1
$\beta_0[5]$	-0.62	0.07	-0.76	-0.48	1
$\beta_0[6]$	-0.19	0.06	-0.3	-0.08	1
$\beta_0[7]$	0.31	0.06	0.19	0.43	1
$\beta_0[8]$	0.33	0.07	0.19	0.46	1
$\beta_0[9]$	0.32	0.07	0.17	0.46	1
$\beta_0[10]$	0.85	0.05	0.75	0.94	1
$\beta_0[11]$	0.16	0.07	0.04	0.29	1
$\beta_0[12]$	0.08	0.04	0	0.16	1
$\beta_0[13]$	0.01	0.06	-0.1	0.12	1
$\beta_0[14]$	0.48	0.04	0.4	0.56	1
$\beta_0[15]$	0.1	0.08	-0.05	0.26	1
$\beta_0[16]$	0.22	0.04	0.14	0.31	1
$\beta_0[17]$	-0.21	0.09	-0.38	-0.04	1
$\beta_1[1]$	0.39	0.08	0.22	0.55	1
$\beta_1[2]$	0.5	0.04	0.41	0.58	1
$\beta_1[3]$	0.26	0.05	0.16	0.36	1
$\beta_1[4]$	0.73	0.12	0.51	0.98	1
$\beta_1[5]$	0.33	0.07	0.19	0.48	1
$\beta_1[6]$	0.17	0.07	0.04	0.31	1
$\beta_1[7]$	0.62	0.08	0.47	0.77	1
$\beta_1[8]$	0.58	0.07	0.43	0.72	1
$\beta_1[9]$	0.3	0.1	0.1	0.49	1
$\beta_1[10]$	0.41	0.06	0.3	0.53	1
$\beta_1[11]$	0.59	0.07	0.45	0.73	1
$\beta_1[12]$	0.51	0.04	0.44	0.59	1
$\beta_1[13]$	0.46	0.06	0.35	0.57	1
$\beta_1[14]$	0.27	0.06	0.16	0.38	1
$\beta_1[15]$	0.4	0.09	0.23	0.57	1
$\beta_1[16]$	0.33	0.06	0.21	0.44	1
$\beta_1[17]$	0.45	0.08	0.3	0.62	1
$\beta_2[1]$	0.69	0.19	0.35	1.08	1
$\beta_2[2]$	2.44	0.11	2.22	2.65	1
$\beta_2[3]$	1.51	0.26	1.04	2.08	1
$\beta_2[4]$	0.88	0.13	0.64	1.16	1
$\beta_2[5]$	2.24	0.31	1.6	2.81	1
$\beta_2[6]$	2.63	0.51	1.43	3.42	1
$\beta_2[7]$	1.05	0.12	0.83	1.31	1
$\beta_2[8]$	1.34	0.15	1.07	1.66	1
$\beta_2[9]$	0.51	0.32	0.06	1.27	1
$\beta_2[10]$	1.61	0.14	1.35	1.92	1
$\beta_2[11]$	1.67	0.13	1.43	1.94	1
$\beta_2[12]$	2.68	0.11	2.47	2.89	1
$\beta_2[13]$	3.24	0.16	2.92	3.54	1
$\beta_2[14]$	1.14	0.16	0.82	1.47	1
$\beta_2[15]$	3.69	0.25	3.12	4.11	1.01
$\beta_2[16]$	1.04	0.13	0.78	1.31	1
$\beta_2[17]$	3.27	0.25	2.73	3.71	1

999

1000

1001

Apéndice 2.3

1002 Estadísticos asociados con el modelo binomial que estimó la probabilidad diaria de estar en el área de forrajeo

Parámetro	Promedio	Desv. estandar	Intervalo de credibilidad (95%)		Rhat
$\sigma_{\beta 0}$	0.39	0.08	0.27	0.59	1
$\mu_{\beta 1}$	0.51	0.06	0.4	0.62	1
$\sigma_{\beta 1}$	0.21	0.05	0.13	0.32	1
$\mu_{\beta 2}$	4.99	0.25	4.49	5.48	1
$\sigma_{\beta 2}$	0.97	0.2	0.67	1.44	1
$\beta 0[1]$	-1.08	0.07	-1.23	-0.94	1
$\beta 0[2]$	-0.49	0.04	-0.58	-0.41	1
$\beta 0[3]$	-0.4	0.05	-0.49	-0.3	1.01
$\beta 0[4]$	-1.24	0.1	-1.45	-1.04	1
$\beta 0[5]$	-0.22	0.07	-0.36	-0.08	1
$\beta 0[6]$	-0.86	0.06	-0.98	-0.75	1
$\beta 0[7]$	-1.03	0.07	-1.17	-0.9	1
$\beta 0[8]$	-1.24	0.08	-1.4	-1.08	1
$\beta 0[9]$	-1.68	0.1	-1.88	-1.48	1
$\beta 0[10]$	-1.27	0.05	-1.38	-1.16	1
$\beta 0[11]$	-0.85	0.07	-1	-0.72	1
$\beta 0[12]$	-1.17	0.05	-1.26	-1.08	1
$\beta 0[13]$	-0.97	0.06	-1.09	-0.85	1
$\beta 0[14]$	-1.22	0.05	-1.32	-1.13	1
$\beta 0[15]$	-0.93	0.09	-1.1	-0.76	1
$\beta 0[16]$	-0.8	0.05	-0.89	-0.71	1
$\beta 0[17]$	-0.87	0.09	-1.06	-0.69	1
$\beta 1[1]$	0.53	0.09	0.36	0.71	1
$\beta 1[2]$	0.57	0.05	0.47	0.67	1
$\beta 1[3]$	0.3	0.05	0.21	0.39	1
$\beta 1[4]$	0.85	0.14	0.6	1.13	1
$\beta 1[5]$	0.36	0.08	0.21	0.51	1
$\beta 1[6]$	0.33	0.06	0.21	0.45	1
$\beta 1[7]$	0.62	0.08	0.46	0.78	1
$\beta 1[8]$	0.65	0.09	0.49	0.83	1
$\beta 1[9]$	0.33	0.13	0.08	0.57	1
$\beta 1[10]$	0.61	0.07	0.48	0.74	1
$\beta 1[11]$	0.6	0.09	0.44	0.78	1
$\beta 1[12]$	0.55	0.05	0.46	0.64	1
$\beta 1[13]$	0.39	0.06	0.27	0.51	1
$\beta 1[14]$	0.22	0.07	0.08	0.35	1.01
$\beta 1[15]$	0.42	0.09	0.24	0.6	1
$\beta 1[16]$	0.6	0.06	0.48	0.73	1
$\beta 1[17]$	0.75	0.08	0.59	0.91	1
$\beta 2[1]$	3.96	0.15	3.69	4.26	1
$\beta 2[2]$	5.79	0.1	5.58	5.98	1
$\beta 2[3]$	5.22	0.23	4.78	5.67	1.01
$\beta 2[4]$	3.92	0.12	3.69	4.17	1
$\beta 2[5]$	5.49	0.27	4.93	5.99	1
$\beta 2[6]$	5.36	0.26	4.83	5.86	1
$\beta 2[7]$	4.35	0.14	4.09	4.64	1.01
$\beta 2[8]$	4.59	0.16	4.3	4.9	1
$\beta 2[9]$	3.98	0.46	3.26	5.15	1
$\beta 2[10]$	4.7	0.1	4.51	4.92	1
$\beta 2[11]$	4.73	0.13	4.48	5.01	1
$\beta 2[12]$	5.76	0.12	5.52	5.99	1
$\beta 2[13]$	6.2	0.22	5.77	6.61	1.01
$\beta 2[14]$	3.99	0.25	3.48	4.5	1
$\beta 2[15]$	6.59	0.28	5.99	7.09	1.01
$\beta 2[16]$	4.19	0.07	4.05	4.33	1
$\beta 2[17]$	5.94	0.16	5.64	6.26	1

1003

1004

1005

Apéndice 2.4

1006 Estadísticos asociados con el modelo binomial que estimó la probabilidad diaria de estar en el área de traslado

Parámetro	Promedio	Desv. estandar	Intervalo de credibilidad (95%)		Rhat
$\mu_{\beta 0}$	-1.68	0.14	-1.96	-1.41	1
$\sigma_{\beta 0}$	0.55	0.11	0.38	0.82	1
$\mu_{\beta 1}$	0.24	0.03	0.17	0.31	1
$\sigma_{\beta 1}$	0.09	0.04	0.01	0.18	1.17
$\mu_{\beta 2}$	3.31	0.51	2.25	4.26	1.22
$\sigma_{\beta 2}$	1.64	0.22	1.19	1.98	1.02
$\beta 0[1]$	-2.43	0.1	-2.63	-2.25	1
$\beta 0[2]$	-2.53	0.07	-2.66	-2.4	1
$\beta 0[3]$	-1.41	0.05	-1.52	-1.31	1
$\beta 0[4]$	-2.29	0.13	-2.54	-2.05	1
$\beta 0[5]$	-1.41	0.08	-1.56	-1.24	1
$\beta 0[6]$	-1.13	0.06	-1.25	-1.01	1.01
$\beta 0[7]$	-1.7	0.07	-1.84	-1.56	1
$\beta 0[8]$	-1.49	0.08	-1.64	-1.34	1.01
$\beta 0[9]$	-1.03	0.07	-1.17	-0.89	1
$\beta 0[10]$	-2.56	0.08	-2.71	-2.41	1
$\beta 0[11]$	-1.74	0.08	-1.9	-1.57	1
$\beta 0[12]$	-1.21	0.05	-1.3	-1.11	1.01
$\beta 0[13]$	-1.3	0.07	-1.43	-1.18	1.06
$\beta 0[14]$	-1.7	0.05	-1.8	-1.6	1
$\beta 0[15]$	-1.5	0.09	-1.69	-1.32	1.02
$\beta 0[16]$	-1.97	0.06	-2.1	-1.85	1
$\beta 0[17]$	-1.24	0.08	-1.4	-1.07	1
$\beta 1[1]$	0.25	0.08	0.09	0.42	1
$\beta 1[2]$	0.3	0.08	0.16	0.47	1
$\beta 1[3]$	0.24	0.06	0.12	0.36	1.01
$\beta 1[4]$	0.24	0.09	0.06	0.41	1
$\beta 1[5]$	0.18	0.08	0.03	0.33	1
$\beta 1[6]$	0.22	0.05	0.11	0.32	1.01
$\beta 1[7]$	0.26	0.08	0.11	0.42	1
$\beta 1[8]$	0.21	0.08	0.05	0.36	1.01
$\beta 1[9]$	0.19	0.08	0.03	0.33	1
$\beta 1[10]$	0.26	0.07	0.12	0.41	1
$\beta 1[11]$	0.2	0.07	0.05	0.34	1
$\beta 1[12]$	0.17	0.05	0.07	0.26	1
$\beta 1[13]$	0.23	0.06	0.11	0.35	1.01
$\beta 1[14]$	0.23	0.06	0.12	0.35	1
$\beta 1[15]$	0.18	0.08	0.02	0.34	1.01
$\beta 1[16]$	0.39	0.1	0.23	0.58	1.01
$\beta 1[17]$	0.32	0.08	0.19	0.49	1
$\beta 2[1]$	2.03	1.51	0.68	7.47	1.18
$\beta 2[2]$	3.86	0.26	3.35	4.39	1
$\beta 2[3]$	3.08	0.28	2.51	3.61	1.01
$\beta 2[4]$	4.23	1.67	-0.76	6.18	1.16
$\beta 2[5]$	3.09	1.14	0.81	5.49	1.1
$\beta 2[6]$	2.02	0.93	1.13	3	1.08
$\beta 2[7]$	3.63	0.35	2.93	4.29	1
$\beta 2[8]$	3.7	1.11	-0.74	5.07	1.27
$\beta 2[9]$	3.22	0.8	1.8	4.83	1.07
$\beta 2[10]$	1.63	0.42	0.91	2.56	1
$\beta 2[11]$	4.62	1.35	-0.45	6.19	1.13
$\beta 2[12]$	5.61	0.43	4.78	6.46	1.02
$\beta 2[13]$	4.38	2.84	-0.09	7.05	1.3
$\beta 2[14]$	4.66	0.27	4.18	5.23	1
$\beta 2[15]$	2.84	2.11	0.53	7.76	1.03
$\beta 2[16]$	1.1	0.16	0.8	1.43	1
$\beta 2[17]$	2.46	0.33	1.87	3.11	1

1007

1008

1009

Apéndice 2.5

1010

Estadísticos asociados con el modelo multinomial que estimó la probabilidad anual de estar en el área de
reproducción, forrajeo y traslado

1011

1012

Parametro	Promedio	Desv. Estándar	Intervalo de credibilidad		Rhat
mu.a0	0.23	0.15	-0.07	0.54	1.00
sigma.a0	0.52	0.14	0.33	0.88	1.00
mu.a1	0.59	0.17	0.26	0.95	1.00
sigma.a1	0.61	0.17	0.38	1.01	1.01
sigma.a2	3.48	1.16	1.38	4.95	3.48
mu.b0	0.58	0.21	0.16	1.00	1.00
sigma.b0	0.74	0.18	0.48	1.17	1.00
mu.b1	-0.22	0.21	-0.61	0.20	1.17
sigma.b1	0.60	0.16	0.37	0.98	1.07
sigma.b2	2.58	1.00	0.97	4.70	1.62
a0[1]	0.73	0.07	0.60	0.86	1.00
a0[2]	0.08	0.04	0.00	0.16	1.00
a0[3]	-0.48	0.06	-0.59	-0.37	1.00
a0[4]	-0.15	0.05	-0.24	-0.06	1.00
a0[5]	-0.30	0.07	-0.44	-0.16	1.00
a0[6]	0.15	0.05	0.05	0.25	1.00
a0[7]	-0.12	0.09	-0.28	0.05	1.00
a0[8]	0.87	0.18	0.56	1.29	1.01
a0[9]	0.76	0.46	0.04	1.71	1.05
a0[10]	-0.30	0.06	-0.42	-0.17	1.00
a0[11]	0.46	0.08	0.30	0.63	1.00
a0[12]	0.56	0.06	0.44	0.68	1.00
a0[13]	0.51	0.34	-0.17	1.23	1.01
a0[14]	0.39	0.09	0.22	0.56	1.00
a1[1]	0.36	0.09	0.17	0.54	1.00
a1[2]	0.17	0.06	0.05	0.28	1.05
a1[3]	0.57	0.07	0.42	0.71	1.00
a1[4]	0.61	0.07	0.48	0.74	1.00
a1[5]	1.87	0.08	1.71	2.04	1.00
a1[6]	0.19	0.07	0.04	0.34	1.01
a1[7]	0.58	0.12	0.35	0.82	1.00
a1[8]	0.24	0.20	0.01	0.76	1.01
a1[9]	1.51	0.50	0.74	2.56	1.01
a1[10]	0.19	0.09	0.02	0.37	1.00
a1[11]	0.56	0.12	0.33	0.79	1.00
a1[12]	0.07	0.05	0.00	0.20	1.00
a1[13]	0.40	0.26	0.02	0.99	1.01
a1[14]	0.93	0.12	0.70	1.16	1.00
b0[1]	1.44	0.14	1.19	1.72	1.00
b0[2]	1.56	0.08	1.40	1.72	1.00
b0[3]	0.73	0.07	0.59	0.87	1.00
b0[4]	0.28	0.07	0.16	0.41	1.00
b0[5]	1.03	0.10	0.84	1.24	1.00
b0[6]	0.33	0.07	0.19	0.48	1.00
b0[7]	-0.40	0.11	-0.62	-0.17	1.01
b0[8]	1.03	0.28	0.43	1.54	1.00
b0[9]	0.54	0.33	-0.13	1.25	1.00
b0[10]	-0.26	0.09	-0.43	-0.09	1.00
b0[11]	0.25	0.13	-0.02	0.50	1.00
b0[12]	0.03	0.11	-0.17	0.24	1.00
b0[13]	0.12	0.41	-0.68	1.03	1.00
b0[14]	1.41	0.18	1.09	1.78	1.01
b1[1]	-0.07	0.32	-0.61	0.54	1.07
b1[2]	-0.11	0.27	-0.48	0.41	1.11
b1[3]	0.25	0.73	-0.93	0.95	12.32
b1[4]	-0.22	0.62	-0.82	0.79	11.94
b1[5]	-0.32	0.90	-1.20	1.13	12.14
b1[6]	-0.07	0.22	-0.39	0.36	1.01
b1[7]	-0.57	0.14	-0.86	-0.30	1.00
b1[8]	-0.09	0.46	-1.03	0.83	1.01
b1[9]	-0.21	0.47	-1.02	0.75	1.07
b1[10]	-0.04	0.27	-0.44	0.41	1.01
b1[11]	-0.35	0.46	-0.86	0.72	1.88
b1[12]	-0.88	0.14	-1.17	-0.60	1.00
b1[13]	-0.21	0.56	-1.32	0.88	1.04
b1[14]	-0.14	0.41	-0.82	0.66	1.02
g0	3.10	1.71	0.31	6.64	1.32
g1	2.53	1.54	0.14	5.89	1.06
e0	142.62	1.98	137.70	145.90	1.21
e1	4.17	2.90	0.10	10.23	1.23

1013

1014

1015

1016

Capítulo III

EXPLORACION DE LOS EFECTOS DE LA MEMORIA EN LAS DECISIONES DE FORRAJEO DEL CONDOR ANDINO (*VULTUR GRYPHUS*)



1017 INTRODUCCION

1018 La teoría del forrajeo óptimo propone que el comportamiento de los animales ha
1019 evolucionado para obtener la máxima recompensa durante las actividades de forrajeo a
1020 costa de la menor inversión posible en términos de tiempo y energía (MacArthur & Pianka,
1021 1966). En muchas especies, la eficiencia de forrajeo está sujeta a las habilidades cognitivas
1022 de los individuos (Benhamou, 1994; Janson, 1998; Barraquand *et al.*, 2009; Menzel, 2012).
1023 En particular, los procesos asociados con la memoria permiten a muchos animales reducir
1024 la incertidumbre respecto de la ubicación geográfica del alimento (Fagan *et al.*, 2013).
1025 Estos mecanismos posiblemente tienen gran valor para los animales que se alimentan en
1026 grandes extensiones, ya que las decisiones de forrajeo (ej. dirección) deben tomarse a gran
1027 distancia y fuera del rango de percepción sensorial. La relevancia de los procesos
1028 cognitivos en las decisiones de forrajeo parece incuestionable en el caso de los animales
1029 vertebrados, sin embargo, existen pocos estudios que provean una evaluación cuantitativa
1030 en individuos de vida silvestre (Gautestad *et al.*, 2013).

1031 Los modelos de movimiento basados en *Random Walks* (RWs) ofrecen un marco
1032 analítico versátil para estudiar el movimiento animal y evaluar los efectos de procesos
1033 cognitivos tales como la memoria (Turchin, 1998; McClintock *et al.*, 2012a). En su forma
1034 más elemental, un RW asume que la trayectoria de un individuo resulta de una serie de
1035 pasos discretos y consecutivos en el tiempo con direcciones aleatorias (Codling *et al.*,
1036 2008). La correlación en la orientación de pasos consecutivos da por resultado un
1037 *Correlated Random Walk* (CRW), en el cual existe un sesgo direccional que opera a escala
1038 local y da lugar a la persistencia direccional (Patlak, 1953). Estas características han
1039 convertido a los CRWs en modelos ampliamente populares para el estudio del movimiento
1040 animal (Kareiva & Shigesada, 1983; Morales *et al.*, 2004; Jonsen *et al.*, 2007; Beyer *et al.*,

1041 2013). Un tercer tipo de RW, el *Biased Random Walk* (BRW), asume que existe una
1042 dirección preferida de movimiento que opera a escala global. Dado que la memoria puede
1043 ser detectada como un sesgo direccional hacia sitios previamente visitados por un animal
1044 (Fagan *et al.*, 2013), los BRWs ofrecen una excelente herramienta para estudiar los efectos
1045 de la memoria en las trayectorias de movimiento de los animales (Van Moorter *et al.*, 2009;
1046 McClintock *et al.*, 2012a; Avgar *et al.*, 2013).

1047 El objetivo de este capítulo es explorar las trayectorias de los cóndores en busca de
1048 evidencia que indique el uso de la memoria durante los viajes de alimentación a partir de la
1049 utilización de un modelo del tipo BRW. En el área de estudio, la ubicación del alimento
1050 para esta especie es relativamente predecible a escala de paisaje, ya que se concentra casi
1051 exclusivamente en campos ganaderos ubicados en la estepa. Sin embargo, el área utilizada
1052 en este ambiente comprende más de 700 km de extensión en el eje norte-sur y, por lo tanto,
1053 los animales tienen un amplio espectro de posibles direcciones hacia donde salir en busca
1054 del alimento. La hipótesis de este capítulo es que los cóndores utilizan procesos basados en
1055 la memoria para determinar la dirección de los viajes de forrajeo. Un mecanismo de este
1056 tipo favorecería el hallazgo de carcasas que aparecen en parches del paisaje como
1057 consecuencia de majadas debilitadas por sequías y/o la depredación por mamíferos
1058 carnívoros (Bellati, 1984). Si este es el caso, se espera que el área de forrajeo utilizada en
1059 un viaje funcione como un centro de atracción para el viaje inmediatamente posterior.

1060

1061 MÉTODOS

1062 El primer objetivo metodológico consistió en identificar los viajes de alimentación de
1063 los individuos y asociar a cada uno un centro de atracción definido por el área visitada
1064 durante el viaje inmediatamente anterior. Los procedimientos utilizados para identificar

1065 estas duplas de viajes con sus respectivos centros de atracción se describen en el apartado a
1066 continuación (*Identificación de viajes y centros de atracción*). El ajuste de los BRWs se
1067 describe en el apartado posterior (*Formulación y ajuste del Biased Random Walk*).

1068

1069 1. *Identificación de viajes y centros de atracción*

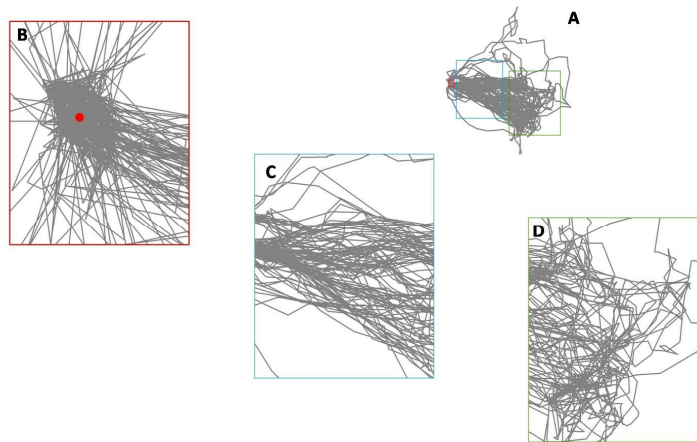
1070 La identificación de los viajes y los centros de atracción se hizo bajo el marco analítico
1071 propuesto por Morales *et al.* (2004). En esencia, este consiste en modelar el movimiento
1072 como una combinación de RWs cada uno de los cuales representa un estado de
1073 comportamiento a partir de una distribución estadística de *pasos* (i.e. distancia entre dos
1074 geolocalizaciones consecutivas) y *giros* (i.e. variación angular entre un *pasos* y el
1075 consecutivo). El modelo es formulado como un modelo de variables latentes en donde cada
1076 observación es asignada a uno de n posibles comportamientos (el tipo de comportamiento
1077 compone la variable latente). Una inspección preliminar de las trayectorias de movimiento
1078 de los cóndores mostró tres tipos de comportamiento que podían ser identificados por este
1079 método (Fig. 3.1) y, que por lo tanto, facilitarían el reconocimiento de los viajes y los
1080 centros de atracción: 1) un comportamiento caracterizado por movimientos de escala chica
1081 (i.e. *pasos* cortos) y *giros* cercanos a 180° , 2) un comportamiento caracterizado por
1082 movimientos de escala intermedia (i.e. *pasos* de largo intermedio) y *giros* cercanos a 180° y
1083 3) un comportamiento caracterizados por movimientos de escala grande (i.e. *pasos* largos)
1084 y *giros* cercanos a 0° .

1085

1086

1087

Fig. 3.1. Trayectorias de movimiento de un cóndor fraccionada manualmente para mostrar los tres tipos de comportamiento que pueden ser inferidos a partir de sus propiedades estadísticas. A: vista general del conjunto de trayectorias, B: comportamiento representado por *pasos* cortos y *pasos* cercanos a 180° , C: comportamiento caracterizado por *pasos* largos y *giros* cercanos a 0° y D) comportamiento caracterizado por *pasos* de largo intermedio y *giros* cercanos a 180° . El punto rojo en el panel B indica la posición del nido del animal.



1088 Para describir la distribución de *pasos* se utilizó la distribución de probabilidad Weibull
1089 con los parámetros a (escala) y b (forma) (Bolker, 2008). Estos parámetros se vincularon
1090 con la media m de la distribución (ver detalles en Apéndice 3.1). Para describir la
1091 distribución de *giros* se utilizó una distribución de probabilidad wrappedCauchy con
1092 parámetros μ (media direccional) y ρ (dispersión alrededor de μ). Así formulado, cada
1093 comportamiento fue caracterizado por un conjunto de parámetros a , b , μ y ρ particulares.

1094 Para facilitar la discriminación de los tres tipos de comportamiento, el modelo anterior
1095 se ajustó solamente utilizando los datos provenientes de los individuos que registraron una
1096 localización cada 15 minutos. Además, para cada animal, solamente se incluyeron los datos
1097 correspondientes a días consecutivos. Esto se debió a que la falta de datos durante un día
1098 particular (por fallas del transmisor) impidió identificar con certeza los sitios que
1099 funcionarían como centros de atracción para un viaje realizado con posterioridad. Al aplicar
1100 estos criterios de selección se obtuvo un total de 12726 geolocalizaciones registradas en
1101 diferentes momentos del año para 8 individuos (1590 \pm 518 geolocalizaciones por
1102 individuo). A partir de estos datos se calcularon los *pasos* y los *giros* utilizando el paquete
1103 adehabitat del programa R (Team, 2014).

1104 El modelo se formuló como un modelo jerárquico en donde cada parámetro de
1105 movimiento (a , b , μ y ρ) a nivel de individuo resultó de una distribución que representó el
1106 nivel poblacional. En particular, se utilizaron distribuciones Gaussianas para describir el
1107 comportamiento poblacional de los parámetros a , b , y μ y una distribución Beta para
1108 describir el comportamiento poblacional de ρ (ver detalles en Apéndice 3.1). Ajuste del
1109 modelo a los datos se hizo bajo una aproximación bayesiana. Así, las distribuciones previas
1110 para los parámetros de las distribuciones a nivel poblacional se configuraron como

1111 distribuciones Gaussianas con media igual a 0 y desvío estándar igual a 1000, excepto para
1112 las medias poblacionales de μ que se utilizaron distribuciones uniformes (ver detalles en
1113 Apéndice 3.1). El modelo se ajustó en WinBUGS (Spiegelhalter *et al.*, 2003) utilizando el
1114 paquete R2WinBUGS del programa R (Team, 2014). Se corrieron 3 cadenas markovianas
1115 con 5000 iteraciones cada una y se descartaron las primeras 2500 para la estimación de las
1116 distribuciones posteriores. La convergencia de las cadenas se evaluó a partir del estadístico
1117 R-hat (Gelman & Hill, 2006).

1118 El ajuste del modelo anterior permitió distinguir estadísticamente los tres tipos de
1119 comportamientos predichos: 1) un comportamiento de escala chica, 2) un comportamiento
1120 de escala intermedia y 3) un comportamiento de escala grande (Fig. 3.2). El
1121 comportamiento de movimiento de escala chica incluyó *pasos* del orden de metros
1122 (promedio ~ 20 m) y una tendencia de *giros* concentrados alrededor de 180° (Fig. 3.2A-B).
1123 El comportamiento de escala intermedia favoreció *pasos* relativamente mayores (promedio
1124 ~ 2 km) a los anteriores y una distribución *giros* muy similar (Fig. 3.2 C-D). Finalmente, el
1125 comportamiento de escala grande estuvo representado por *pasos* todavía mayores
1126 (promedio ~ 9 km) y una tendencia de *giros* concentrados alrededor de 0° . Una descripción
1127 completa de los parámetros de movimiento estimados por este modelo se provee en el
1128 Apéndice 3.2.

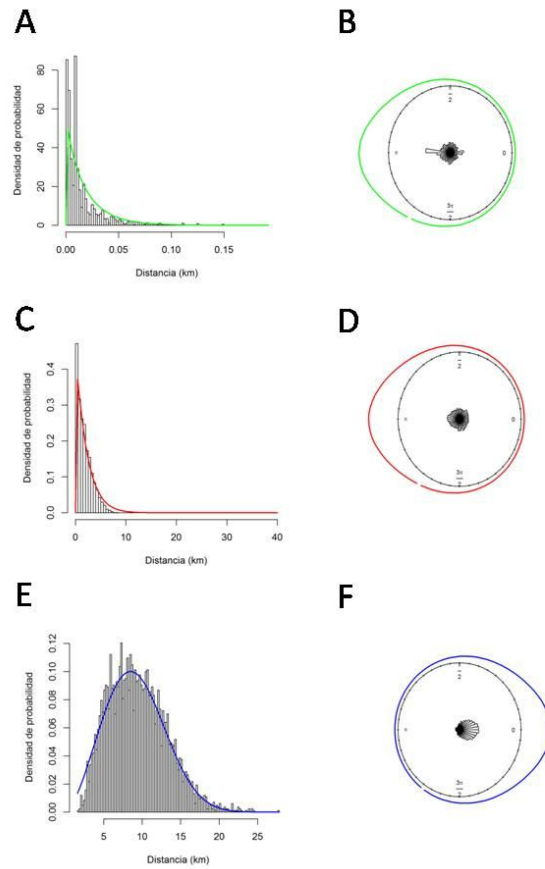
1129

Fig. 3.2.

1130

Curvas de ajuste del modelo utilizado para identificar los tres tipos de comportamiento en las trayectorias de los cóndores. Se muestran las distribuciones de probabilidad para los *pasos* y los *giros* correspondientes al comportamiento de escala chica (A y B), de escala intermedia (C y D) y de escala grande (E y F).

1131



1132 Para explorar la manera en que estos comportamientos se distribuyeron en el espacio,
1133 el conjunto de geolocalizaciones se proyectó en ArcGIS 9.3 ©. Los datos correspondientes
1134 al comportamiento de escala grande se concentraron en el área de traslado que conecta las
1135 áreas de reproducción y las áreas de alimentación. Por su parte, los datos correspondientes
1136 al comportamiento de escala chica se concentraron mayormente en el área de nidificación,
1137 mientras que aquellos correspondientes al comportamiento de escala intermedia se
1138 concentraron en la estepa. De esta manera, las geolocalizaciones que fueron asignadas al
1139 comportamiento de escala grande representaron los viajes de alimentación. Por su parte, los
1140 centros de atracción fueron definidos como el centroide del conjunto de datos diario de
1141 datos asignados al comportamiento de escala intermedia. En total, fue posible asociar 141
1142 viajes con un respectivo centro de atracción hipotético.

1143

1144 2. *Formulación y ajuste del Biased Random Walk (BRW)*

1145 Para evaluar la importancia de los centros de atracción en la dirección de los viajes de
1146 alimentación se ajustó un BRW de tiempo discreto. Este modelo asume que un animal
1147 realiza movimientos a intervalos regulares de tiempo que se orientan en una dirección que
1148 global preferida coincidente con la localización de un objetivo (McClintock *et al.*, 2012a).
1149 De esta manera, la dirección esperada de movimiento a cada momento t ($\mu_{[t]}$) es una
1150 función de la dirección entre la posición del individuo $(x_{[t]}, y_{[t]})$ y la localización del
1151 objetivo (X, Y) . Para el caso de estudio, se asumió que las geolocalizaciones que
1152 conformaron el viaje de forrajeo j estuvieron atraídas por un centro de atracción j particular.
1153 De este modo, la dirección esperada de movimiento a cada momento t durante el viaje j
1154 puede ser expresada como:

1155
$$\mu_{tj} = \text{atan} ((Y_j - y_{tj})/r_{tj}, (X_j - x_{tj})/r_{tj})$$

1156 donde $r_{[tj]}$ es el vector resultante de cada movimiento y *atan* es la función arco-tangente con
1157 dos argumentos que da un ángulo entre $-\pi$ y π . La posición de los centros de atracción se
1158 asumió desconocida y, por lo tanto, debió ser estimada por el modelo. Luego, la
1159 importancia de un centro de atracción en determinar la dirección de movimiento de un viaje
1160 de forrajeo fue estimada a partir de la distancia euclidiana entre el centro de atracción
1161 observado (hipotético) y el estimado. Se asumió que las direcciones de movimiento
1162 tuvieron una distribución wrapped Cauchy (con parámetros μ y ρ).

1163 Al igual que el modelo anterior, el BRW se formuló como un modelo jerárquico y se
1164 estimó implementando estadística bayesiana (ver detalles en Apéndice 3.3). En este caso, se
1165 utilizaron previas levemente informativas (distribuciones uniformes) para la posición de los
1166 centros atracción, consistente en el rango de coordenadas que delimitan la estepa. Para el
1167 caso de ρ se utilizó una distribución Beta. Se utilizó el programa JAGS (Plummer, 2003),
1168 vía el paquete jagsUI del programa R (Team, 2014), en lugar de WinBUGS debido a la
1169 disponibilidad de la función *atan*. Se corrieron tres cadenas markovianas con 10000
1170 iteraciones cada una. Las distribuciones posteriores se calcularon descartando las primeras
1171 5000 iteraciones y la convergencia de las cadenas se evaluó a partir del R-hat (Gelman &
1172 Hill, 2006).

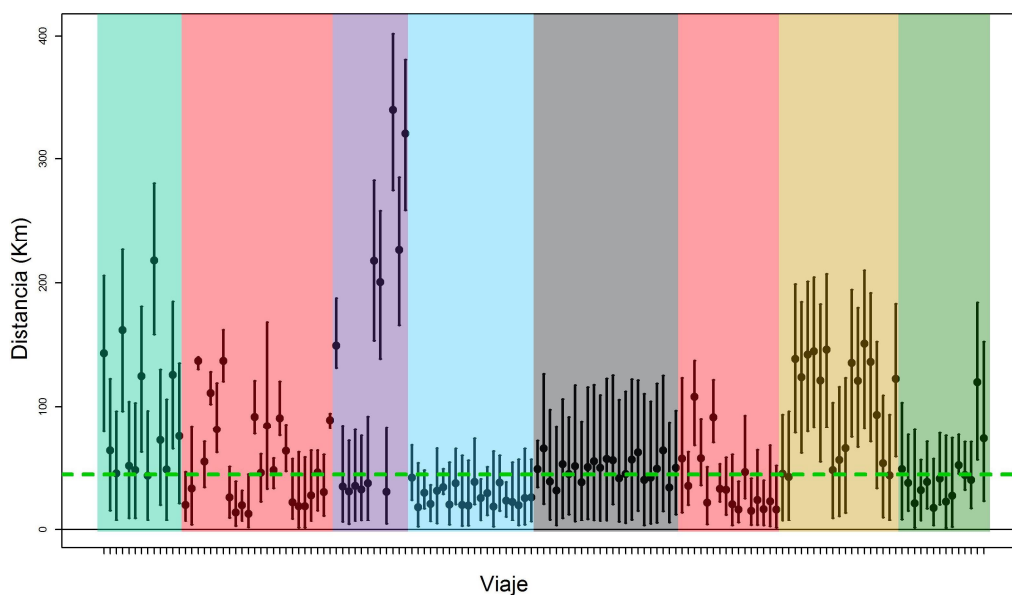
1173

1174 RESULTADOS

1175 Los centros de atracción estimados por el modelo, en la mitad de los casos, estuvieron a
1176 distancias de 45 km de los centros de atracción hipotéticos (Fig. 3.4). Esta tendencia se
1177 mantuvo para cinco de los ocho individuos estudiados. Las estimaciones para el parámetro

1178 de dispersión ρ tomaron generalmente valores superiores a 0,5, indicando que los
1179 movimientos durante cada viaje mostraron poca variación angular alrededor de la dirección
1180 de movimiento esperada (μ_t).

Fig. 3.4. Distancias entre los centros de atracción estimados y observados (hipotéticos) en cada viaje de alimentación. Cada punto representa el valor medio estimado y las barras el intervalo de credibilidad del 95%. Los puntos contenidos dentro de cada color corresponden a las estimaciones para cada individuo. La línea punteada de color verde representa la mediana de las distancias.



1181 DISCUSION

1182 Existe un amplio consenso en ecología y comportamiento de que la comprensión del
1183 movimiento de los animales en sus ambientes naturales está limitada por nuestra capacidad
1184 para entender los procesos cognitivos subyacentes (Mueller & Fagan, 2008; Nathan *et al.*,
1185 2008; Fagan *et al.*, 2013). A pesar de esto, los esfuerzos por evaluar la importancia de tales
1186 procesos en las decisiones de movimiento han estado limitados a condiciones
1187 experimentales de laboratorio o simulación computacional (Benhamou, 1994; Van Moorter
1188 *et al.*, 2009; Kotrschal & Taborsky, 2010; Avgar *et al.*, 2013). Este capítulo ofrece una
1189 primera aproximación al estudio del movimiento de cóndores de vida silvestre en busca de
1190 evidencias que sugieran el uso de la memoria.

1191 Los sitios de alimentación utilizados por los cóndores entre viajes consecutivos
1192 estuvieron a distancias mayores que los 45 km en la mitad de los casos. Esto sugiere que, a
1193 lo sumo, los animales revisitan grandes áreas de alimentación pero no supondría evidencia
1194 a favor del uso de la memoria en la actividades de forrajeo. Obviamente, esta interpretación
1195 es válida bajo el supuesto de que la memoria puede inferirse a partir de la recurrencia de los
1196 patrones de utilización (Janson, 1998; Fagan *et al.*, 2013). Cabe destacar que estos
1197 resultados aplican a las actividades de forrajeo y no necesariamente implican patrones
1198 similar en otras actividades. De hecho, estas aves regresan a las áreas de reproducción
1199 periódicamente luego de forrajear en áreas remotas (Lambertucci *et al.*, 2014).

1200 Manteniendo el supuesto de que la recurrencia (o la falta de ella) refleja aspectos
1201 vinculados a la memoria, uno de los factores que puede explicar el patrón observado es la
1202 naturaleza efímera de la carroña. Comúnmente, cuando los cóndores se alimentan de una
1203 carcasa no dejan restos disponibles para un segundo evento de alimentación (obs. personal).
1204 De este modo, la disponibilidad de carcasas en un sitio debería ser muy grande para que

1205 perdure en el tiempo y signifique un beneficio para las aves regresar. En el área de estudio
1206 eventos de mortalidad de este tipo ocurren (Bellati, 1984), sin embargo, se desconoce con
1207 qué frecuencia. Si la frecuencia con ocurren estos episodios es baja, es razonable que los
1208 animales muestren baja recurrencia y de que la memoria no juegue un rol importante al
1209 momento de buscar el alimento.

1210 Otro aspecto importante que puede explicar el patrón observado se asocia con posibles
1211 debilidades metodológicas. Los puntos de alimentación (centros de atracción) se infirieron
1212 a partir de los datos utilizando modelos de movimiento (Morales *et al.*, 2004). Si bien esta
1213 metodología ha mostrado ser efectiva en la identificación de estados de comportamiento
1214 (Beyer *et al.*, 2013), es posible que la resolución temporal de los datos (15 minutos) no
1215 haya sido suficiente para identificar los sitios de alimentación y, por lo tanto, los patrones
1216 de recurrencia.

1217 Apéndice 3.1. Código de BUGS del modelo utilizado para identificar los tres tipos de
 1218 comportamiento en las trayectorias de los cóndores.

1219

1220

```

model{
1221
1222   for (i in 1:n) {
1223     # Likelihood para turns
1224     steps[i] ~ dweib(b[id[i],idx[i]], a[id[i],idx[i]])
1225
1226     # Likelihood para turns
1227     ones[i] <- 1
1228     ones[i] ~ dbern(wc[i])
1229     wc[i] <- (1/(2*Pi)*(1-pow(rho[id[i],idx[i]],2))/(1+pow(rho[id[i],idx[i]],2)-2*rho[id[i],idx[i]]*cos(turn[i]-mu[id[i],idx[i]])))/ 300
1230     turn[i] ~ dunif(-3.141593 , 3.141593)
1231
1232     # Distribución categórica para la variable latente (idx)
1233     idx[i] ~ dcat(p[])
1234   }
1235
1236   # Sistema de ecuaciones para que la suma de los p[1], p[1], p[1] alcance 1
1237   p[1] ~ dunif(0, 0.5)
1238   q ~ dunif(0, 1)
1239   p[2] <- (1 - p[1]) * q
1240   p[3] <- 1 - (p[1] + p[2])
1241
1242   # Distribuciones previas para los parámetros de movimiento a nivel de individuo
1243   for (k in 1:nid) {
1244     m[k,1] ~ dnorm(mu.m, tau.m) l(0,)
1245     m[k,2] <- m[k,1] + eps2[k]
1246     m[k,3] <- m[k,1] + eps2[k] + eps3[k]
1247     a[k,1] <- pow(m[k,1]/(exp(loggam(1+1/b[k,1]))), -b[k,1])
1248     a[k,2] <- pow(m[k,2]/(exp(loggam(1+1/b[k,2]))), -b[k,2])
1249     a[k,3] <- pow(m[k,3]/(exp(loggam(1+1/b[k,3]))), -b[k,3])
1250     eps2[k] ~ dnorm(mu.eps2, tau.eps2) l(0,)
1251     eps3[k] ~ dnorm(mu.eps3, tau.eps3) l(0,)
1252     b[k,1] ~ dnorm(mu.b[1], tau.b[1]) l(0.7,) #T(0.1,)
1253     b[k,2] ~ dnorm(mu.b[2], tau.b[2]) l(1,)
1254     b[k,3] ~ dnorm(mu.b[3], tau.b[3]) l(1,)
1255     mu[k,1] ~ dnorm(mu.mu[1], tau.mu[1])
1256     mu[k,2] ~ dnorm(mu.mu[2], tau.mu[2])
1257     mu[k,3] ~ dnorm(mu.mu[3], tau.mu[3])
1258     rho[k,1] ~ dbeta(bb[1], aa[1])
1259     rho[k,2] ~ dbeta(bb[2], aa[2])
1260     rho[k,3] ~ dbeta(bb[3], aa[3])
1261   }

```

(continúa)

1261

1262

1263

```

1264 # Distribuciones previas para los parámetros de movimiento a nivel de población
1265 mu.m ~ dnorm(0, 0.001) I(0,)
1266 sigma.m ~ dunif(0,5)
1267 tau.m<- pow(sigma.m,-2)
1268 mu.eps2 ~ dnorm(0,0.001) I(0,)
1269 sigma.eps2 ~ dunif(0,10)
1270 tau.eps2 <- pow(sigma.eps2,-2)
1271 mu.eps3 ~ dnorm(0,0.001) I(0,)
1272 sigma.eps3 ~ dunif(0,5)
1273 tau.eps3 <- pow(sigma.eps3,-2)
1274 mu.b[1] ~ dnorm(0, 0.001) I(0,)
1275 mu.b[2] ~ dnorm(0, 0.001) I(0,)
1276 mu.b[3] ~ dnorm(0, 0.001) I(0,)
1277 sigma.b[1] ~ dgamma(2,1)
1278 tau.b[1] <- pow(sigma.b[1],-2)
1279 sigma.b[2] ~ dgamma(2,1)
1280 tau.b[2] <- pow(sigma.b[2],-2)
1281 sigma.b[3] ~ dgamma(2,1)
1282 tau.b[3] <- pow(sigma.b[3],-2)
1283 mu.mu[1] ~ dunif(2,4)
1284 mu.mu[2] ~ dunif(2,4)
1285 mu.mu[3] ~ dunif(-1, 1)
1286 sigma.mu[1] ~ dunif(0,2)
1287 tau.mu[1] <- pow(sigma.mu[1],-2)
1288 sigma.mu[2] ~ dunif(0,2)
1289 tau.mu[2] <- pow(sigma.mu[2],-2)
1290 sigma.mu[3] ~ dunif(0,2)
1291 tau.mu[3] <- pow(sigma.mu[3],-2)
1292 aa[1] ~ dnorm(0,0.001) I(1,50)
1293 aa[2] ~ dnorm(0,0.001) I(1,50)
1294 aa[3] ~ dnorm(0,0.001) I(1,50)
1295 bb[1] ~ dnorm(0,0.001) I(1,50)
1296 bb[2] ~ dnorm(0,0.001) I(1,50)
1297 bb[3] ~ dnorm(0,0.001) I(1,50)
1298
1299 Pi <- 3.141593
1300 }
1301

```

1302

1303 Apéndice 3. 2. Valores promedio, desvíos estándares e intervalos de credibilidad del 95%
 1304 para los parámetros de movimiento que identifican a los tres tipos de comportamiento en
 1305 las trayectorias de los cóndores.

Parámetro	Promedio	Desv. estándar	Intervalo de credibilidad (95%)		Rhat
mu.m	0,02	0,01	0,01	0,03	1,01
mu.eps2	2,16	0,40	1,37	3,01	1,00
sigma.eps2	1,04	0,39	0,54	1,95	1,00
mu.eps3	6,95	0,35	6,26	7,59	1,00
sigma.eps3	0,88	0,36	0,45	1,80	1,00
mu.b[1]	0,96	0,09	0,80	1,13	1,00
mu.b[2]	1,04	0,03	1,00	1,11	1,01
mu.b[3]	2,56	0,17	2,23	2,91	1,00
sigma.b[1]	0,21	0,10	0,09	0,45	1,01
sigma.b[2]	0,05	0,04	0,00	0,16	1,05
sigma.b[3]	0,42	0,16	0,21	0,83	1,00
mu.mu[1]	3,16	0,11	2,95	3,37	1,00
mu.mu[2]	3,15	0,53	2,09	3,95	1,09
mu.mu[3]	0,00	0,02	-0,03	0,04	1,02
sigma.mu[1]	0,17	0,12	0,02	0,47	1,03
sigma.mu[2]	1,02	0,54	0,12	1,94	1,04
sigma.mu[3]	0,03	0,02	0,00	0,08	1,08
aa[1]	14,60	3,77	6,40	19,77	1,00
aa[2]	16,08	2,97	9,12	19,86	1,00
aa[3]	9,84	2,35	5,02	14,22	1,01
bb[1]	5,10	1,63	2,05	8,44	1,00
bb[2]	1,44	0,39	1,01	2,46	1,01
bb[3]	15,62	3,25	8,12	19,84	1,00
a[1,1]	25,07	11,51	11,59	53,90	1,00
a[1,2]	0,29	0,04	0,22	0,37	1,02
a[1,3]	0,00	0,00	0,00	0,00	1,01
a[2,1]	48,61	17,68	22,83	90,09	1,00
a[2,2]	0,35	0,03	0,29	0,42	1,01
a[2,3]	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
a[3,1]	113,27	45,19	53,35	224,92	1,01
a[3,2]	0,75	0,09	0,59	0,95	1,00
a[3,3]	0,01	0,00	0,00	0,02	1,00
a[4,1]	196,42	77,81	89,03	389,83	1,01
a[4,2]	0,62	0,05	0,54	0,72	1,01
a[4,3]	0,00	0,00	0,00	0,00	1,01
a[5,1]	158,55	41,91	94,44	256,73	1,00
a[5,2]	0,64	0,06	0,53	0,76	1,00
a[5,3]	0,01	0,00	0,01	0,02	1,00
a[6,1]	14,93	5,69	8,06	27,66	1,01
a[6,2]	0,26	0,03	0,20	0,32	1,00
a[6,3]	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
a[7,1]	30,87	7,68	19,29	49,10	1,01
a[7,2]	0,61	0,06	0,50	0,75	1,02
a[7,3]	0,00	0,00	0,00	0,00	1,03
a[8,1]	53,88	22,48	25,79	108,11	1,00
a[8,2]	0,47	0,05	0,37	0,58	1,00
a[8,3]	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
b[1,1]	0,87	0,08	0,72	1,05	1,00
b[1,2]	1,04	0,03	1,00	1,12	1,00
b[1,3]	3,05	0,16	2,73	3,38	1,01
b[2,1]	0,92	0,07	0,78	1,06	1,00
b[2,2]	1,10	0,07	1,01	1,24	1,02
b[2,3]	2,60	0,10	2,41	2,81	1,00
b[3,1]	1,08	0,08	0,93	1,24	1,01
b[3,2]	1,03	0,02	1,00	1,09	1,00
b[3,3]	2,18	0,14	1,93	2,46	1,00
b[4,1]	1,08	0,07	0,95	1,23	1,01
b[4,2]	1,01	0,01	1,00	1,05	1,00
b[4,3]	2,64	0,10	2,46	2,84	1,00
b[5,1]	1,17	0,06	1,06	1,28	1,00
b[5,2]	1,01	0,01	1,00	1,04	1,00
b[5,3]	2,10	0,10	1,91	2,29	1,00
b[6,1]	0,78	0,06	0,70	0,92	1,01
b[6,2]	1,07	0,05	1,01	1,18	1,01
b[6,3]	2,59	0,10	2,39	2,81	1,00

b[7,1]	0,88	0,05	0,78	0,98	1,00
b[7,2]	1,01	0,01	1,00	1,04	1,00
b[7,3]	2,67	0,11	2,46	2,90	1,03
b[8,1]	0,88	0,07	0,75	1,02	1,00
b[8,2]	1,04	0,04	1,00	1,14	1,01
b[8,3]	2,70	0,14	2,43	2,99	1,00
rho[1,1]	0,40	0,08	0,24	0,55	1,00
rho[1,2]	0,08	0,07	0,00	0,24	1,03
rho[1,3]	0,66	0,02	0,61	0,71	1,00
rho[2,1]	0,26	0,06	0,15	0,37	1,00
rho[2,2]	0,04	0,03	0,00	0,10	1,00
rho[2,3]	0,67	0,02	0,64	0,70	1,00
rho[3,1]	0,19	0,06	0,09	0,30	1,00
rho[3,2]	0,09	0,05	0,01	0,21	1,00
rho[3,3]	0,55	0,03	0,49	0,61	1,00
rho[4,1]	0,22	0,05	0,13	0,31	1,00
rho[4,2]	0,08	0,04	0,01	0,16	1,02
rho[4,3]	0,67	0,02	0,64	0,69	1,00
rho[5,1]	0,21	0,04	0,13	0,29	1,00
rho[5,2]	0,07	0,04	0,01	0,16	1,01
rho[5,3]	0,48	0,03	0,43	0,53	1,00
rho[6,1]	0,24	0,07	0,11	0,37	1,00
rho[6,2]	0,04	0,03	0,00	0,11	1,00
rho[6,3]	0,63	0,02	0,59	0,66	1,01
rho[7,1]	0,30	0,05	0,21	0,40	1,00
rho[7,2]	0,05	0,03	0,00	0,11	1,03
rho[7,3]	0,65	0,02	0,61	0,68	1,01
rho[8,1]	0,17	0,06	0,07	0,29	1,00
rho[8,2]	0,05	0,03	0,00	0,12	1,00
rho[8,3]	0,68	0,02	0,63	0,72	1,00
mu[1,1]	3,03	0,16	2,66	3,29	1,05
mu[1,2]	3,18	2,10	-0,44	6,32	1,18
mu[1,3]	0,02	0,03	-0,03	0,09	1,02
mu[2,1]	3,24	0,15	2,98	3,56	1,00
mu[2,2]	3,39	1,01	0,91	5,24	1,08
mu[2,3]	0,01	0,02	-0,02	0,06	1,02
mu[3,1]	3,16	0,17	2,81	3,52	1,00
mu[3,2]	2,94	0,82	0,99	4,00	1,08
mu[3,3]	0,00	0,03	-0,07	0,06	1,01
mu[4,1]	3,24	0,14	2,99	3,56	1,02
mu[4,2]	3,46	0,50	2,46	4,38	1,04
mu[4,3]	0,00	0,02	-0,05	0,03	1,01
mu[5,1]	3,09	0,13	2,82	3,33	1,01
mu[5,2]	2,85	0,85	1,44	4,20	1,04
mu[5,3]	0,00	0,03	-0,06	0,05	1,01
mu[6,1]	3,15	0,16	2,82	3,49	1,01
mu[6,2]	3,31	1,16	0,43	5,45	1,06
mu[6,3]	-0,02	0,03	-0,08	0,03	1,01
mu[7,1]	3,15	0,10	2,95	3,36	1,00
mu[7,2]	3,35	1,28	-0,37	5,31	1,22
mu[7,3]	0,01	0,02	-0,02	0,06	1,01
mu[8,1]	3,18	0,19	2,82	3,60	1,01
mu[8,2]	2,86	1,36	0,27	6,09	1,11
mu[8,3]	0,00	0,02	-0,05	0,04	1,01
m[1,1]	0,03	0,01	0,02	0,05	1,00
m[1,2]	3,33	0,42	2,57	4,17	1,03
m[1,3]	10,54	0,25	10,06	11,02	1,00
m[2,1]	0,02	0,00	0,01	0,02	1,01
m[2,2]	2,51	0,15	2,23	2,83	1,01
m[2,3]	9,94	0,19	9,58	10,32	1,00
m[3,1]	0,01	0,00	0,01	0,02	1,00
m[3,2]	1,33	0,16	1,04	1,66	1,00
m[3,3]	7,46	0,27	6,92	7,99	1,00
m[4,1]	0,01	0,00	0,01	0,01	1,01
m[4,2]	1,60	0,12	1,38	1,84	1,01
m[4,3]	9,32	0,17	8,99	9,65	1,01
m[5,1]	0,01	0,00	0,01	0,01	1,00
m[5,2]	1,56	0,14	1,30	1,85	1,00
m[5,3]	7,41	0,21	7,01	7,83	1,00
m[6,1]	0,04	0,01	0,03	0,07	1,01
m[6,2]	3,41	0,25	2,95	3,91	1,01
m[6,3]	10,33	0,21	9,91	10,75	1,00
m[7,1]	0,02	0,00	0,02	0,03	1,01
m[7,2]	1,64	0,16	1,33	1,97	1,02
m[7,3]	9,15	0,19	8,77	9,52	1,02
m[8,1]	0,01	0,00	0,01	0,02	1,00
m[8,2]	2,05	0,21	1,67	2,50	1,00
m[8,3]	8,97	0,23	8,53	9,44	1,01

1308 Apéndice 3.3. Valores promedio, desvíos estándares e intervalos de credibilidad del 95%
1309 de los parámetros estimados para el Biased Random Walk (BRW) ajustado a las
1310 trayectorias de los cóndores.
1311

Capítulo IV

DECISIONES DE MOVIMIENTO DEL CONDOR ANDINO (*VULTUR GRYPHUS*) BAJO UN ESCENARIO DE CATASTROFE NATURAL



1313 INTRODUCCIÓN

1314 Las catástrofes naturales son fenómenos infrecuentes e imprevisibles que comúnmente
1315 se asocian con grandes disturbios en las poblaciones animales. En particular, las catástrofes
1316 generadas por eventos climáticos y geológicos tales como tormentas y erupciones
1317 volcánicas son vistas como generadores de importantes cambios en el comportamiento y la
1318 fisiología de los organismos, ya que promueven cambio repentinos en el ambiente físico, la
1319 composición química del suelo y del aire y la disponibilidad de recursos (Hughes, 1994;
1320 Boyle *et al.*, 2010b; Ropert-Coudert *et al.*, 2014). Sin embargo, muchos estudios muestran
1321 que los efectos de las catástrofes no son tan dramáticos permitiendo a las poblaciones
1322 rápidamente recuperar sus propiedades funcionales (Jones *et al.*, 2001; Dalsgaard *et al.*,
1323 2007; Tryjanowski *et al.*, 2009). Considerando que se prevé un incremento en la frecuencia y
1324 magnitud de las catástrofes naturales debido al cambio climático (Easterling *et al.*, 2000),
1325 es importante entender la manera en que los animales toman decisiones bajo tales
1326 circunstancias y cómo tales decisiones pueden determinar el futuro de los individuos.

1327 Los animales que deben enfrentan eventos de disturbios pueden decidir permanecer en
1328 las áreas afectadas o emigrar. Es esperable, que la decisión dependa del balance entre los
1329 costos y los beneficios que los individuos perciben. La decisión de permanecer puede darse
1330 cuando los costos asociados con el disturbio no superan los costos percibidos por la pérdida
1331 de áreas familiares en donde los animales obtienen recursos valiosos. Por ejemplo, algunas
1332 especies pueden tener adaptaciones pre-existentes que les permiten amortiguar las
1333 consecuencias de la catástrofe y prescindir de la pérdida de sitios de alimentación y/o
1334 reproducción conocidos (ej. Hayward *et al.* 1982). Asimismo, la decisión de permanecer en
1335 las áreas afectadas puede asociarse con condiciones benéficas generadas por la catástrofe.
1336 Se ha mostrado, por ejemplo, que ciertos eventos que alteran la dinámica normal de los

1337 procesos ecológicos, a menudo facilitan la obtención de recursos y mejoran de manera
1338 importante las tasas de supervivencia y reproducción de los animales capaces de explotarlos
1339 (Ostfeld & Keesing, 2000). La decisión de abandonar al menos temporalmente las áreas
1340 afectadas por la catástrofe se espera que ocurra cuando los disturbios en el ambiente
1341 superen ciertos umbrales que ponen en riesgo la salud y la supervivencia de los individuos
1342 (ej. Streby et al. 2015). En cualquier caso, los animales que se enfrentan a catástrofes
1343 naturales parecen estar sujetos a importantes compromisos y la manera en que respondan
1344 probablemente está ligada a los rasgos especie-específicos (ej. estrategia de historias de
1345 vida, nivel trópico, entre otros).

1346 Curiosamente, el balance entre costos y beneficios puede cambiar para las especies
1347 carroñeras conforme la catástrofe progresa. En la fase inicial, estas especies, como muchas
1348 otras, están expuestas a condiciones ambientales desconocidas que pueden causar efectos
1349 devastadores sobre los individuos y las poblaciones (Finkelstein *et al.*, 2010). A medida
1350 que transcurre el tiempo, una característica común a casi todas las catástrofes naturales es el
1351 incremento en las tasas de mortalidad y su consecuente incremento en la disponibilidad de
1352 carcasas animales. Si las especies carroñeras advierten estas fuentes de alimento, pueden
1353 aprovechar un recurso que es abundante y espacialmente previsible, lo cual posiblemente
1354 compense la carga negativa inherente de estos escenarios. Sin embargo, estos pulsos de
1355 alimento típicamente son seguidos por un declive del recurso que alcanza valores aun
1356 menores que los normales, revirtiendo las condiciones para las especies consumidoras
1357 (Ostfeld & Keesing, 2000). Por lo tanto, es razonable pensar que los patrones de búsqueda
1358 de las especies carroñeras varíen a lo largo de la catástrofe y que sea coherente con los
1359 patrones espacio-temporales de mortalidad inducidos por el evento.

1360 En este capítulo, se exploran las respuestas de movimiento del cóndor Andino frente a la
1361 erupción volcánica del Complejo Puyehue-Cordón Caulle (de aquí en adelante volcán
1362 Puyehue) que afectó de manera significativa los ambientes utilizados por los cóndores
1363 monitoreados (ver Apéndices 4.1 y 4.2). En este evento eruptivo se eyectaron más de 1500
1364 millones de metros cúbicos de ceniza a la atmósfera (Gaitán *et al.*, 2011) causando
1365 condiciones ambientales insalubres y eventos de mortalidad masivos en el ganado (Robles
1366 2011; Flueck 2013). En este contexto, la primera hipótesis de este capítulo es que las
1367 consecuencias de la erupción fueron percibidas como una amenaza por las aves
1368 promoviendo respuestas de movimiento dirigidas a prevenir los efectos potencialmente
1369 perjudiciales. En particular, se espera que los individuos evitarían la sobreexposición a la
1370 ceniza volcánica de la siguiente manera: 1) reduciendo el tamaño de sus *home ranges*; (2)
1371 trasladando espacialmente sus *home ranges* y (3) evitando la trayectoria diaria de la pluma
1372 de cenizas. La segunda hipótesis es que los patrones de forrajeo de la aves fueron
1373 modificados a consecuencia de los cambios espacio-temporales en la abundancia de
1374 carcasas generados por la caída de cenizas. De acuerdo con esto, se espera que los cóndores
1375 forrajeen preferentemente en las áreas más afectadas en los meses inmediatamente
1376 posteriores al comienzo de la erupción, pero que eviten estas áreas en el mediano plazo
1377 dada la caída en la disponibilidad del recurso.

1378

1379 MÉTODOS

1380 1. Descripción de la erupción volcánica

1381 La última erupción del volcán Puyehue comenzó el 4 de Julio de 2011 y duró
1382 aproximadamente ocho meses a lo largo de los cuales perdió intensidad en sus
1383 emanaciones. La fase explosiva inicial produjo columnas eruptivas que alcanzaron los

1384 kilómetros de altura para luego estabilizarse entre 2 y 3 kilómetros. Durante los primeros
1385 tres de meses se eyectaron más de 950 millones de toneladas de cenizas a la atmosfera
1386 (Gaitán *et al.*, 2011). Gran parte de este material fue arrastrado por el viento hacia el este
1387 cubriendo más de 24 millones de hectáreas con capas que variaron en espesor y tamaño de
1388 partículas (Gaitán *et al.*, 2011) (ver Apéndice 4.1). Si bien la ceniza resultó químicamente
1389 inerte, estuvo principalmente constituida por sílice haciéndola altamente abrasiva. Esta
1390 propiedad generó daños de distinta índole a la salud de las personas, los sistemas de
1391 aprovisionamiento de agua y el tráfico aérea y terrestre (Caneiro *et al.*, 2011). Estas
1392 partículas causaron también ceguera en el ganado en tanto que el consume de forraje
1393 cubierto de cenizas generó problemas digestivos y desgaste dentario en estos animales que
1394 se tradujeron en grandes pérdidas de animales (principalmente ovejas) (Robles, 2011;
1395 Flueck, 2013). La mortalidad del ganado se concentró en los tres primeros meses que
1396 siguieron a la erupción y, en general, incrementó en proporción al espesor de los depósitos
1397 de cenizas. Las perdidas en algunas estancias alcanzaron el 25% de la producción total.
1398 Durante este periodo muchos animales fueron evacuados y regresados seis meses después
1399 de la erupción.

1400

1401 2. *Análisis de datos*

1402 Para explorar los posibles cambios en los patrones de *home range* se calcularon los
1403 estimadores basados en kernel para cada individuo (Worton, 1989). Se exploraron dos
1404 métodos distintos para la selección del parámetro h: 1) *Likelihood Cross Validation* (CV,
1405 Horne y Garton 2006) y 2) *Least Square Cross Validation* (LSCV, Seaman & Powell,
1406 1996). En general, el método CV generó múltiples polígonos espacialmente dispersos, por
1407 lo que se utilizó el método LSCV que produjo *home ranges* más continuos y realistas. Para

1408 reducir el potencial sesgo causado por tamaños muestrales pequeños, las estimaciones del
1409 *home range* se realizaron solamente sobre conjuntos de datos con un número mínimo de
1410 localizaciones. Este número fue definido en base al valor asintótico de las curvas de *home*
1411 *range* calculadas en ABODE (beta v5, Laver, 2005)

1412 Para evaluar la variación en el tamaño de *home range* entre los tres meses antes (t_1) y los
1413 tres meses después (t_2) de la erupción se utilizaron los polígonos correspondientes al
1414 contorno del 95%. Además, se utilizó el método propuesto por Smulders *et al.* (2012) para
1415 estimar tres comportamientos asociados al *home range* de los animales: 1) Fidelidad de
1416 *home range* (áreas usadas en t_1 y en t_2), 2) contracción del *home ranges* (áreas usadas en t_1
1417 pero no usadas en t_2) y 3) expansión del *home ranges* (áreas usadas en t_2 pero no usadas en
1418 t_1). Esto permitió capturar cambios no sólo en el tamaño del *home range*, sino también
1419 posibles ajustes espaciales. El área correspondiente a cada comportamiento fue expresada
1420 como un porcentaje del total del tamaño del *home range* (i.e. $t_1 + t_2 - t_1 \cap t_2$). Estos análisis
1421 fueron repetidos para los mismos períodos (meses) del año siguiente a la erupción (2012),
1422 cuando los efectos de las cenizas volcánicas se redujeron significativamente. Las
1423 diferencias en el tamaño de los *home ranges* entre los dos períodos (t_1 y t_2) se determinaron
1424 usando un test de Mann-Whitney para muestras dependientes, mientras que para resumir la
1425 importancia de cada uno de los comportamientos descriptivos (i.e. fidelidad, contracción y
1426 expansión de los *home ranges*) se calcularon estadísticos (i.e. media y desvíos).

1427 Para evaluar la influencia de la pluma de ceniza sobre las trayectorias de movimiento de
1428 los cóndores, se ajustó un modelo de movimiento del tipo *Biased Correlated Random Walk*
1429 (*BCRW*, Turchin, 1998) a los datos. Estos modelos asumen que un animal realiza pasos a
1430 intervalos de tiempo regulares con una dirección de movimiento $\omega_{[t]}$ que surge del
1431 compromiso entre la persistencia direccional (i.e. la tendencia natural de seguir

1432 desplazándose en la misma dirección del paso previo) y el sesgo generado por un conjunto
1433 de n señales en el ambiente localizadas en direcciones $\varphi_{1[t]}, \varphi_{2[t]} \dots \varphi_{n[t]}$. Este compromiso
1434 direccional puede expresarse en forma vectorial como sigue:

1435

$$v_{[t]} = \begin{pmatrix} \cos(\omega_{[t-1]}) \\ \sin(\omega_{[t-1]}) \end{pmatrix} + \beta_1 \begin{pmatrix} \cos(\varphi_{1[t]}) \\ \sin(\varphi_{1[t]}) \end{pmatrix} + \beta_2 \begin{pmatrix} \cos(\varphi_{2[t]}) \\ \sin(\varphi_{2[t]}) \end{pmatrix} + \dots + \beta_n \begin{pmatrix} \cos(\varphi_{n[t]}) \\ \sin(\varphi_{n[t]}) \end{pmatrix}$$

1436

1437 donde $v_{[t]}$ es la dirección de movimiento esperada a tiempo t y $\omega_{[t-1]}$ es a dirección de
1438 movimiento utilizada por el animal en el paso previo. Los parámetros β informan sobre la
1439 importancia de cada una de las señales en el ambiente en determinar la dirección de
1440 movimiento del animal; el signo de estos parámetros indica si el animal está siendo atraído
1441 (cuando es positivo) o repelido (cuando es negativo) por cada señal particular (Langrock *et*
1442 *al.*, 2012). En nuestro caso, el BCRW fue construido asumiendo que las direcciones de
1443 movimiento $\omega_{[t]}$ provenían de una distribución *wrapped Cauchy* con dirección media $\mu_{[t]}$ y
1444 parámetro de concentración ρ , donde la $\mu_{[t]}$ refleja el compromiso entre tres direcciones: 1)
1445 la dirección de movimiento en $t-1$ (persistencia direccional, $\omega_{[t-1]}$), 2) la dirección hacia el
1446 punto más cercano de la pluma de ceniza ($\varphi_{pluma[t]}$), y 3) la dirección a la localización del
1447 nido ($\varphi_{nido[t]}$) (Fig. 4.1).

1448

1449

Figura 4.1.

1450

Representación de una trayectoria de movimiento de un cóndor (línea negra) en relación a la localización de la pluma de cenizas (línea gris) y su nido (cruz gris). El diagrama muestra el conjunto de variables de movimiento medidas a cada paso (i.e. segmento entre dos localizaciones consecutivas) para ajustar el modelo Biased Correlated Random Walk. Este modelo asume que a cada momento t , la dirección de movimiento del cóndor ($\omega_{[t]}$) fue influida por la persistencia direccional ($\omega_{[t-1]}$), la dirección hacia el nido ($\phi_{nest[t]}$) y la dirección a la pluma de cenizas ($\phi_{plume[t]}$). La fuerza del sesgo dado por el nido y la pluma fueron modelados como funciones de la distancia $d_{nest[t]}$ y $d_{plume[t]}$ respectivamente.

1451

1452

1453

1454

1455

1456

1457

1458

1459

1460

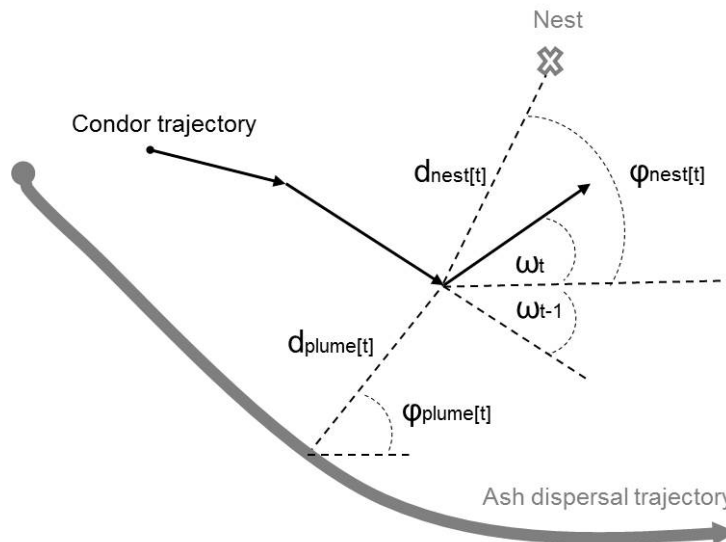
1461

1462

1463

1464

1465



1466

El principal interés fue cuantificar el efecto de la pluma de ceniza sobre las decisiones de movimiento. Sin embargo, se incluyó el posible sesgo dado por la posición del nido ya que podría confundir el sesgo dado por la pluma. Se espera que la fuerza de cada uno de los sesgos direccionales dependa de la distancia a la que el animal se encuentra de la pluma y el nido. En consecuencia, se definió $\beta_{pluma[t]}$ y $\beta_{nido[t]}$ de la siguiente manera:

1471

1472

$$\beta_{pluma[t]} = \gamma_0 * \exp(-\gamma_1 * d_{pluma[t]})$$

1473

$$\beta_{nido[t]} = \kappa_0 * \exp(\kappa_1 * d_{nido[t]})$$

1474

1475 donde $d_{pluma[t]}$ y $d_{nido[t]}$ son las distancias a la pluma y al nido, respectivamente (ver Fig. 1).

1476 Esto permite que el parámetro $\beta_{pluma[t]}$ pueda tomar valores grandes y negativos cuando el

1477 animal estuvo cerca de la pluma (lo que implicaría un fuerte sesgo de repulsión). Por el

1478 contrario, a medida que los individuos se alejan de la pluma, el valor de $\beta_{pluma[t]}$ debería

1479 tomar valores pequeños (lo que implica que la pluma de ceniza tuvo poca importancia en la

1480 dirección de movimiento). De la misma manera, $\beta_{nido[t]}$ se modeló de manera que aumente

1481 exponencialmente con la distancia entre el animal y su nido. Los parámetros κ_1 y γ_1

1482 determinan la tasa a la cual $\beta_{pluma[t]}$ y $\beta_{nido[t]}$. El modelo fue formulado como un modelo

1483 jerárquico donde cada individuo obtuvo sus parámetros de distribuciones poblacionales

1484 Gaussianas (excepto para el parámetro ρ que fue modelado con distribuciones Beta, ver

1485 detalles en Apéndice 1). Para ajustar este modelo, se seleccionaron todas las trayectorias de

1486 movimiento registradas durante los 6 meses posteriores a la erupción y que estuvieron

1487 compuestas de, al menos, tres puntos consecutivos. Para evitar cambios direccionales

1488 espurios, sólo se utilizaron geolocalizaciones de individuos que se encontraban volando

1489 (i.e. con velocidades mayores a 5 km/h). Para el mismo período de tiempo, se mapearon las

1490 trayectorias diarias de dispersión de cenizas utilizando imágenes satelitales provistas por el

1491 sensor MODIS y simulando con el simulador HYSPLIT (Draxler & Rolph, 2013). Las

1492 variables de movimiento (Fig. 4.1) fueron calculadas en ArcGIS 9.3 © (ESRI Inc., USA) y

1493 los modelos fueron ajustados usando JAGS (Plummer, 2003) mediante el paquete “jagsUI”

1494 del programa R (R Development Core Team 2012). Se utilizaron previas no informativas

1495 para la mayoría de los parámetros, excepto para las varianzas de las distribuciones a nivel
1496 poblacional, para las cuales se usaron previas levemente informativas. Se corrieron 5
1497 cadenas con 250000 iteraciones cada una y se descartaron las primeras 200000 antes de
1498 hacer el cálculo de las distribuciones posteriores de los parámetros. La convergencia de las
1499 cadenas se evaluó usando el estadístico *R-hat*. La inferencia del modelo fue realizada en
1500 base a la media y el intervalo de credibilidad del 95% de las distribuciones posteriores
1501 (Gelman & Hill, 2006).

1502 Para evaluar el grado en el cual la mortalidad masiva de ganado inducida por la caída de
1503 ceniza afectó la preferencia de hábitat de cóndores durante el forrajeo, se utilizó un diseño
1504 de uso y disponibilidad. Para ello, se definió a la preferencia como la probabilidad de que
1505 un animal use un sitio de forrajeo particular entre sitios alternativos posibles (Beyer *et al.*,
1506 2010). Debido a que los cóndores forrajean casi exclusivamente en la estepa (Lambertucci
1507 *et al.*, 2014), se consideraron solamente las geolocalizaciones registradas en este ambiente.
1508 La disponibilidad fue obtenida a partir de la generación de geolocalizaciones al azar dentro
1509 del rango de forrajeo de los animales, éste ultimo calculado a partir del conjunto total de
1510 datos obtenidos (i.e. datos para los 20 individuos durante 3 años de monitoreo). Para
1511 evaluar el grado de disturbio dentro del área de estudio se utilizó un mapa de depósitos de
1512 ceniza que distinguió 10 zonas de acuerdo al espesor de ceniza depositada. Los valores de
1513 espesor de ceniza para los puntos control y los puntos observados fueron extraídos usando
1514 ArcGIS 9.3© (ESRI Inc., USA). El uso del espacio fue modelado como un proceso de
1515 Bernoulli (0: punto control, 1: punto observado) donde la probabilidad de éxito se modeló
1516 como una regresión logística del espesor de ceniza. Para evaluar si el efecto del espesor de
1517 la ceniza modificaba la probabilidad de uso a través del tiempo, se estimó una pendiente
1518 diferente (α_t) para cada mes (m) dentro del período de estudio:

$$\text{logit}(p_{[i]}) = \alpha_0 + \alpha_{1[m]} * \text{espesor.ceniza}_{[i]}$$

1519

1520 Este modelo también fue formulado como un modelo jerárquico, donde cada individuo
1521 obtuvo sus parámetros de distribuciones poblacionales Gaussianas. El ajuste fue realizado
1522 usando JAGS (Plummer, 2003) mediante el paquete “jagsUI” del programa R (Team,
1523 2014). Se utilizaron distribuciones previas no informativas (i.e. distribuciones normales con
1524 media 0 y desvío estándar 10000), se corrieron tres cadenas con 100000 iteraciones cada
1525 una y se descartaron las primeras 50000 iteraciones, previo a la estimación de las
1526 distribuciones posteriores. La convergencia fue evaluada mediante el estadístico *R-hat* y se
1527 utilizaron la media y los intervalos de credibilidad del 95% para hacer la inferencia
1528 (Gelman & Hill, 2006).

1529

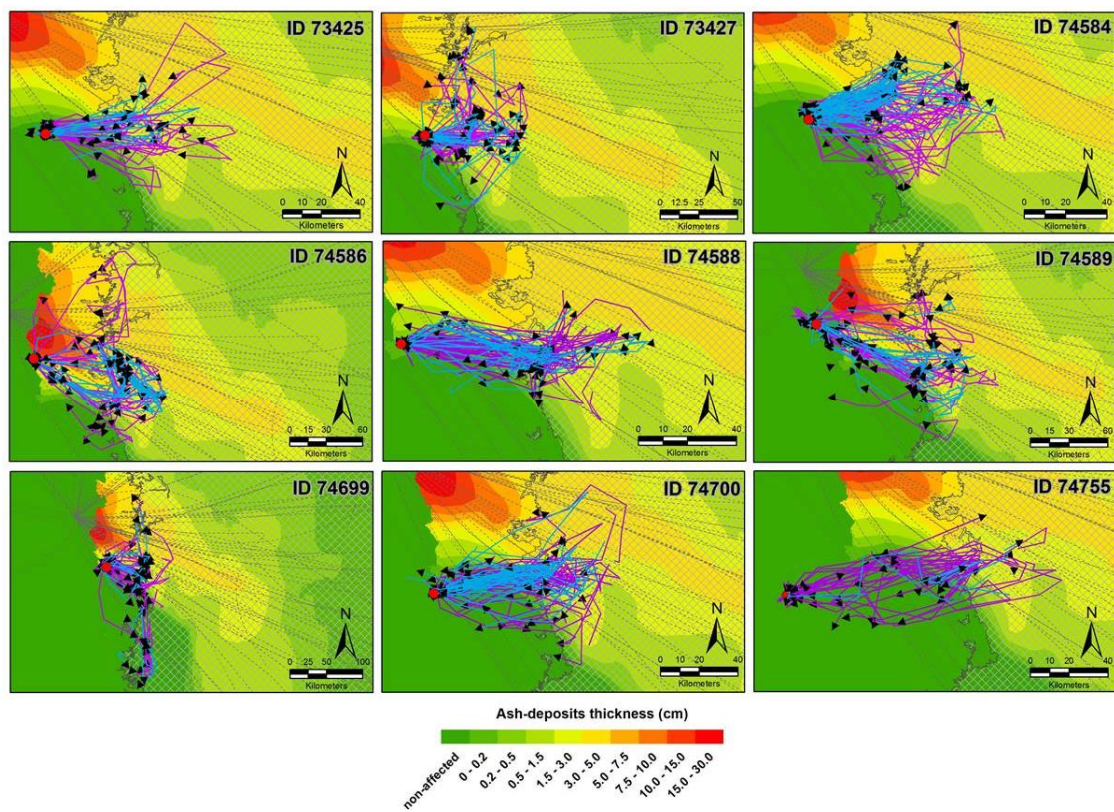
1530 RESULTADOS

1531 Los 10 transmisores que se colocaron previos a la erupción estuvieron activos durante
1532 más de 26 meses después del evento eruptivo. Los rastreadores que se colocaron en 2011
1533 estuvieron activos durante todo el período de estudio. El número promedio de
1534 localizaciones obtenidas por individuo fue de 4921 ± 2796 y la intensidad de transmisión
1535 diaria varió ampliamente entre las unidades (ver Apéndice 4.1). Antes y después de la
1536 erupción volcánica, las aves se desplazaron principalmente desde sus áreas de nidificación
1537 en las montañas Andinas hacia las áreas de forrajeo en la estepa Patagónica (Fig. 4.2).

1538

Figura 4.2.

Trayectorias de movimiento de nieve de los cóndores monitoreados durante los tres meses previos (líneas azules) y tres meses posteriores (líneas violetas). El espesor de cenizas se muestra mediante el gradiente de colores de rojo a verde y las trayectorias diarias de la pluma con líneas punteadas de color gris. El patrón grillado representa el área de forrajeo y los puntos rojos las reas de reproducción de los animales.



1540 Para estimar el tamaño de los *home ranges* se utilizaron los datos provenientes de ocho
1541 individuos en 2011 y 8 individuos en 2012, los cuales contaban con suficientes
1542 localizaciones. En promedio, estas localizaciones incluyeron 67 días \pm 22.4 días de
1543 seguimiento. Esto resultó en un total de 16 *home ranges* de tres meses calculados en 2011
1544 (8 en t_1 y 8 en t_2) de un promedio de 465 localizaciones (de entre 71 y 722 puntos) y 16
1545 *home ranges* para 2012 (8 en t_1 y 8 en t_2) de un promedio de 766 localizaciones (entre 60 y
1546 2715 puntos). Durante el año de la erupción, los *home ranges* en t_2 (i.e. luego de la
1547 erupción) fueron en promedio un 22% más chicos que en t_2 , mientras que en el año
1548 posterior a la erupción fueron en promedio 23% más grandes en t_2 que en t_1 . Sin embargo,
1549 estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (2011: $V = 31$, $p = 0,08$; 2012: $V =$
1550 21 , $p = 0,74$). Durante el año de la erupción, el área de contracción y la fidelidad resultaron
1551 similares entre sí, pero mayores que el área de expansión. Sin embargo, los tres
1552 comportamientos (i.e. contracción, expansión y fidelidad) fueron similares entre sí al año
1553 siguiente a la erupción volcánica (Fig. 4.2).

1554

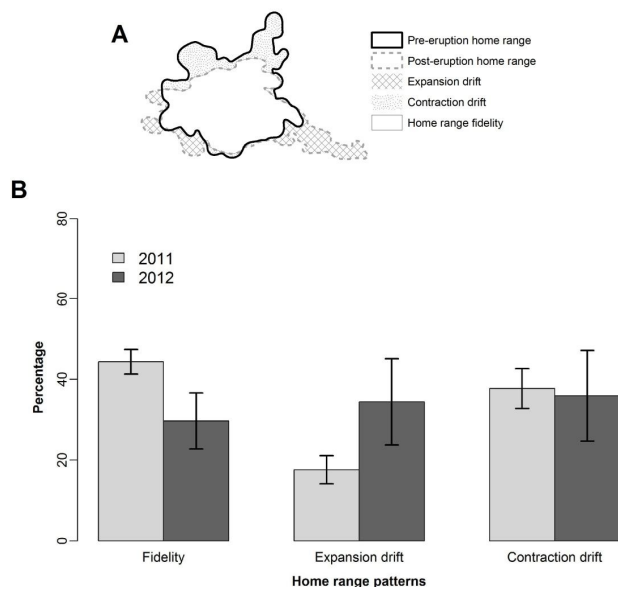
1555

1556

1557

Figura 4.3.

Patrones de home range de los cóndores estudiados durante el año de la erupción del volcán Puyehue (2011) y durante un año después (2012). A) Ejemplo del cálculo de la fidelidad de *home range* (áreas usadas antes y después de la erupción), la contracción de *home range* (áreas usadas previo a la erupción pero no luego) y expansión del home range (áreas usadas luego de la erupción pero no antes) calculadas a partir del estimador del polígonos correspondientes al estimador del kernel 95% (KDE 95%). Un KDE 95% fue calculado para los datos correspondientes a tres meses previos a la erupción y tres meses posteriores a la erupción. El procedimiento se repitió para los mismos meses del año posterior. B) porcentaje de los diferentes eventos durante 2011 y 2012. Las barras indican los desvíos estándares alrededor de los valores medios



1558 Para la implementación del modelo BCRW jerárquico, se utilizaron los datos de 8
1559 unidades de telemetría. Este set de datos incluyó un total de Este set de datos incluyó 3489
1560 localizaciones GPS con una media y un desvío de 436 ± 285 observaciones por individuo.
1561 Los resultados del BCRW muestran que cuando los cóndores vuelan dentro de la pluma de
1562 ceniza (i.e. a distancias cercanas a 0) los movimientos estuvieron sesgados en dirección
1563 opuesta a la pluma. Sin embargo, este efecto desapareció rápidamente conforme los
1564 individuos se alejaron de la pluma. Esto se hace evidente por el hecho de que el parámetro
1565 μ_{γ_1} resultó lo suficientemente grande como para generar que el parámetro $\beta_{pluma[t]}$ tienda a
1566 cero rápidamente (Tabla 4.1). Dado que la pluma tenía un ancho de unos pocos kilómetros,
1567 los resultados muestran que el sesgo en el movimiento desapareció aún cuando los
1568 individuos se encontraban dentro de la pluma de ceniza. Como era de esperarse, el modelo
1569 también muestra que el sesgo hacia el nido dependió de la distancia entre la posición del
1570 animal y su nido y que este sesgo fue más fuerte a medida que aumentaba esta distancia
1571 (Tabla 4.1).

1572

Tabla 4.1.

Estimadores a nivel poblacional del modelo Biased Correlated Random Walk. Los parámetros β_{plume} y β_{nest} miden la importancia del nido y la pluma en determinar la dirección de movimiento media de las trayectorias del cóndor, mientras que el parámetro ρ mide la dispersión alrededor de este valor medio. Los parámetros β_{plume} y β_{nest} fueron modelados como funciones exponenciales negativas y positivas de la distancia entre el animal y la pluma de cenizas, respectivamente y donde los parámetros γ_1 y κ_1 representaron la tasa de caída. Notar que el estimador a nivel de población para γ_1 (i.e. μ_{γ_1}) fue lo suficientemente grande para llevar a β_{plume} rápidamente a cero.

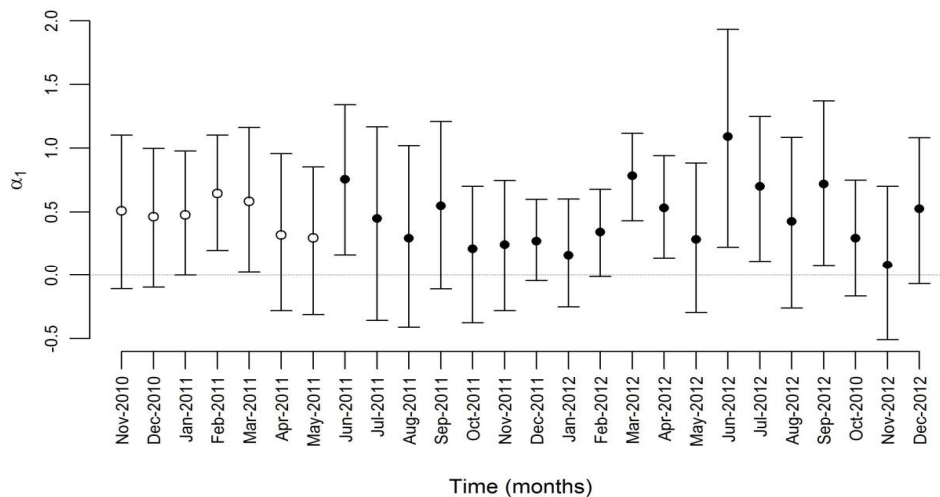
Estimadores poblacionales e intervalos de credibilidad (95%)				
	μ_{κ_0}	0,002 (0,000; 0,007)	σ_{κ_0}	0,002 (0,000; 0,007)
Modeladores de β_{nest}	μ_{κ_1}	-0,11 (-0,14; -0,08)	σ_{κ_1}	0,02 (0,001; 0,06)
	μ_{γ_0}	-2,34 (-13,45; 3,97)	σ_{γ_0}	2,37 (0,10; 4,85)
Modeladores de β_{plume}	μ_{γ_1}	12,21 (2,45; 26,68)	σ_{γ_1}	2,37 (0,12; 4,85)
Modelaron de ρ	a_ρ	4,91 (1,43; 11,52)	b_ρ	12,42 (3,51; 29,17)

1573 El modelo de preferencia muestra que las áreas con mayores espesores de ceniza fueron
 1574 usadas en una proporción mayor o igual a la esperada por azar, lo que implica que no se
 1575 detectan signos de rechazo a estas áreas. Esto es evidente dada la ausencia de valores
 1576 negativos para el parámetro α_1 (Fig. 4.4). La preferencia hacia las áreas más afectadas
 1577 pareció alcanzar un pico durante el mes de la erupción (i.e. Junio 2011) y tendió a decrecer
 1578 gradualmente a partir de ese momento, lo que sería consistente con lo esperado por la
 1579 hipótesis del pulso de alimento. Sin embargo, durante el año posterior a la erupción, cuando
 1580 los efectos de la ceniza fueron menos relevantes, los animales mostraron un patrón de
 1581 preferencia simular.

1582

Figura 4.4

Preferencia de hábitat del cóndor en relación a el espesor de los depósitos de cenizas y el mes del año. El parámetro α_1 mide la importancia del espesor del depósito de cenizas en determinar la probabilidad de usar un determinado sector para el forrajeo. Valores positivos de α_1 indican preferencia de áreas con altos niveles de ceniza mientras que valores negativos α_1 indican rechazo. Los puntos blancos y negros corresponden a los meses antes y después del comienzo de la erupción, respectivamente. Las barras corresponden a los intervalos de credibilidad del 95% alrededor de los valores medios. Notar que no hubo valores extremos positivos para α_1 durante los tres meses que siguieron el comienzo de la erupción (julio- septiembre 2011), ni valores negativos en el mediano plazo, como fue esperado bajo la hipótesis del pulso de alimento. La línea punteada representa el patrón hipotético esperado bajo este escenario.



1583 DISCUSSION

1584 Este es el primer estudio detallado sobre las respuestas individuales de movimiento de
1585 un ave que se enfrenta a una erupción volcánica explosiva. La erupción del volcán Puyehue
1586 aumentó dramáticamente la concentración de partículas en el aire y alteró los patrones de
1587 abundancia y distribución de carcasas animales (Robles, 2011; Flueck, 2013). Estos
1588 factores han demostrado tener efectos importantes (y típicamente negativos) en la ecología
1589 espacial de las aves. Algunos ejemplos incluyen emigraciones masivas de gaviotas y aves
1590 de bosque (Hayward *et al.*, 1982; Dalsgaard *et al.*, 2007), cambios aberrantes en el curso de
1591 vuelo de aves rapaces migratorias enfrentadas con tormentas de arena (Strandberg *et al.*,
1592 2009) y cambios en los patrones de búsqueda de alimento de aves marinas y buitres del
1593 viejo mundo frente a alteraciones de los patrones de disponibilidad de alimento (Bartumeus
1594 *et al.*, 2010; López-López *et al.*, 2014). Sorprendentemente, en el caso de este estudio no
1595 se detectaron efectos importantes sobre el comportamiento del cóndor. Aunque se esperó
1596 encontrar cambios importantes en el tamaño de los *home ranges* luego de la catástrofe, se
1597 observó que los mismos se redujeron sólo una quinta parte de su tamaño original. En
1598 concordancia con estos resultados, los cóndores tampoco evitaron prácticamente la pluma
1599 de ceniza ni mostraron patrones de forrajeo coincidentes con los esperados bajo un aumento
1600 en la mortalidad del ganado. De este modo, los resultados sugieren que estos individuos
1601 mantuvieron sus patrones generales de movimiento luego de la erupción volcánica y
1602 permanecieron expuestos a las condiciones impuestas por la catástrofe.

1603 Es posible que la erupción del volcán Puyehue no haya impuesto condiciones lo
1604 suficientemente extremas para generar cambios significativos en los patrones de
1605 movimiento del cóndor. Las implicancias de un evento son dependientes del contexto y de
1606 las experiencias experimentadas por una especie en el pasado. Hay evidencias de que

1607 especies que han estado expuestas a eventos catastróficos de manera recurrente han
1608 adquirido características fisiológicas, comportamentales y ecológicas que les confieren
1609 resistencia contra eventos futuros similares (Kitzberger & Levin, 2012). Los registros
1610 fósiles sugieren que las especies del género *Vultur* llegaron a América del Sur durante el
1611 Plioceno medio cuando la región de los Andes ya era la zona principal de vulcanismo en el
1612 continente (Emslie, 1988; Tilling, 2009). Desde ese período, los cóndores Andino han
1613 estado fuertemente vinculados con los Andes, probablemente por las condiciones
1614 favorables para el vuelo y la reproducción que estos ambientes les proveen (Shepard &
1615 Lambertucci, 2013). En base a este fuerte vínculo, es razonable pensar que estas aves han
1616 pasado por un proceso de selección natural que actualmente les permite afrontar los efectos
1617 más severos e inmediatos (e.g. infecciones respiratorias) que suelen aparecer luego de la
1618 exposición a las cenizas volcánicas (Monick *et al.*, 2013). Incluso, aunque no hayan
1619 evolucionado estructuras especialmente para afrontar estos riesgos, ciertas estructuras
1620 anatómicas ya presente en el cóndor como las membranas nictitantes y las plumas
1621 compuestas de queratina melánica (Bonser, 1995) pueden haber jugado un rol importante
1622 en atenuar los efectos abrasivos de la ceniza. Actualmente, se desconoce en qué grado la
1623 sobreexposición a esta clase de partículas se traduce en disturbios fisiológicos a mediano o
1624 largo plazo, pero es probable que los individuos experimenten silicosis o contaminación
1625 química (Baxter, 1990).

1626 Los resultados obtenidos en este capítulo muestran que las respuestas de movimiento de
1627 los cóndores no fueron consistentes con las esperadas bajo un escenario de pulso de
1628 alimento. Inmediatamente después de la caída de cenizas, un gran número de carcasa de
1629 ganado quedó disponible para los carroñeros durante un lapso de tiempo corto y
1630 concentrado espacialmente en los establecimientos ganaderos más afectados (Robles,

1631 2011). Se sabe que estas condiciones son capaces de afectar la ecología espacial de las
1632 especies animales y comúnmente aumentan el *fitness* individual (Oro *et al.*, 2013).
1633 Particularmente, hay estudios que reportan cambios en los patrones de búsqueda de
1634 alimento de las aves carroñeras, consistentes de movimientos más dirigidos hacia las áreas
1635 con recursos predecibles y rangos de forrajeo más pequeños (Bartumeus *et al.*, 2010;
1636 López-López *et al.*, 2014). La tendencia a incrementar la fidelidad en el *home range* luego
1637 de la erupción volcánica, puede ser interpretada como evidencia a favor de esta idea. Sin
1638 embargo, también es razonable pensar que la mayor fidelidad fue un esfuerzo de prevenir
1639 la sobreexposición a las cenizas, posiblemente debido a que esas partículas no fueron
1640 totalmente inocuas para estas aves. Contrario a las respuestas de movimiento esperadas
1641 bajo un contexto de alimento abundante y espacialmente concentrado, el modelo de
1642 preferencia de hábitat indica que los cóndores no seleccionaron las áreas más afectadas por
1643 la ceniza en el corto plazo (cuando eran más ricas en carcasas) ni las evitaron durante el
1644 mediano o largo plazo (cuando ofrecieron una menor disponibilidad de carcasas). En su
1645 lugar, los cóndores mantuvieron sus áreas de forrajeo a lo largo de todo el periodo de
1646 estudio, posiblemente porque el alimento no es un recurso limitante para esta especie en el
1647 área de estudio (Speziale *et al.*, 2008).

1648 Los cóndores pueden haber estado sujetos a un compromiso entre estar expuestos a
1649 condiciones no saludables y perder recursos importantes derivados de la familiaridad del
1650 contexto físico y social. Los individuos que son capaces de almacenar información sobre la
1651 localización y la calidad de los sitios de forrajeo pueden verse beneficiados a partir de la
1652 familiaridad con un determinado sitio, mostrando comportamientos altamente
1653 estereotipados aún cuando ya dejan de ser convenientes (Biro *et al.*, 2004). Por otro lado,
1654 individuos familiarizados con individuos “vecinos” o con otros miembros de sus grupos

1655 sociales pueden verse beneficiados, por ejemplo, de tener información sobre sus estatus de
1656 dominancia y habilidades competitivas (Eason & Hannon, 1994). Los cóndores son aves de
1657 gran tamaño y socialmente complejas, que dependen de la energía del ambiente para volar
1658 entre los sitios de reproducción y alimentación, los cuales se encuentran localizados a
1659 cientos de kilómetros entre sí en el área de estudio (Shepard & Lambertucci, 2013). Por
1660 este motivo, permanecer en un área familiar posiblemente les permita recorrer sus *home*
1661 *ranges* sin incurrir en costos energéticos y a su vez mantener su contexto social.
1662 Finalmente, la fidelidad al sitio puede ser especialmente importante para los cóndores ya
1663 que estas son aves longevas y territoriales y, por lo tanto, perciben bajos índices de
1664 vacancias en los sitios de reproducción (Carrete *et al.*, 2006). Por esta razón, el abandono
1665 de un área de cría podría significar la potencial pérdida un recurso escaso y muy valorado
1666 por estos individuos.

1667 Debido a la imprevisibilidad de las catástrofes naturales y la dificultad de realizar tareas
1668 de campo bajo tales condiciones, a menudo se deben afrontar problemas metodológicos no
1669 deseados (e.g. falta de datos previos a la ocurrencia de la catástrofe, tamaños de muestra
1670 bajos, enfoques a escalas muy pequeñas) que comúnmente resultan en estudios con bajo
1671 poder estadístico. En estos casos, resulta muy difícil determinar si la falta de respuesta se
1672 debe a debilidades metodológicas o a una falta genuina de efectos (Jennions & Moeller,
1673 2002). El caso en estudio, representó una oportunidad única de documentar y analizar los
1674 patrones de movimiento animal a partir de un conjunto sólido de datos sólido que incluyó
1675 datos de telemetría de alta resolución antes y después de la erupción. Esto permitió realizar
1676 un estudio de caso-control y evaluar de forma precisa los vínculos entre las respuestas
1677 individuales y las consecuencias de la erupción. Esto sugiere que los resultados obtenidos
1678 derivan de la falta genuina de respuestas en el movimiento en lugar de una falta de

1679 capacidad para detectarlas. Sin embargo, es posible que pueden haber ocurrido otros efectos
1680 sobre la salud, la biología reproductiva y la dinámica poblacional y que deberían realizarse
1681 futuros estudios para abordar dichos efectos.

1682 En un mundo que experimenta las consecuencias del cambio global, la evaluación de los
1683 efectos de eventos catastróficos sobre los organismos es de interés creciente y se necesitan
1684 estudios detallados para mejorar el poder predictivo (Easterling *et al.*, 2000; Smith, 2011).
1685 A pesar de que las catástrofes naturales son vistas como generadoras de cambios
1686 ecológicos abruptos, existe evidencia paleo-ecológica y experimental que sugieren que
1687 muchas poblaciones son capaces de mantener estabilidad numérica y funcional (Botkin *et*
1688 *al.*, 2007). Sin embargo, esta capacidad de persistir en ambientes disturbados se espera que
1689 sea posible gracias a la alteración de características vinculadas con el *fitness* (Moritz &
1690 Agudo, 2013). Los resultados obtenidos en este capítulo muestran que los patrones de
1691 movimiento del cóndor no fueron significativamente alterados por una erupción volcánica
1692 explosiva, y que los cóndores tuvieron la capacidad de persistir en áreas afectadas por este
1693 evento catastrófico. De esta manera, las decisiones de movimiento pueden haber expuesto a
1694 estos individuos a efectos como la silicosis o la contaminación química (Baxter, 1990) que
1695 podrían afectar de manera menos obvia el destino de los individuos, la demografía de la
1696 población y eventualmente la evolución de la especie.

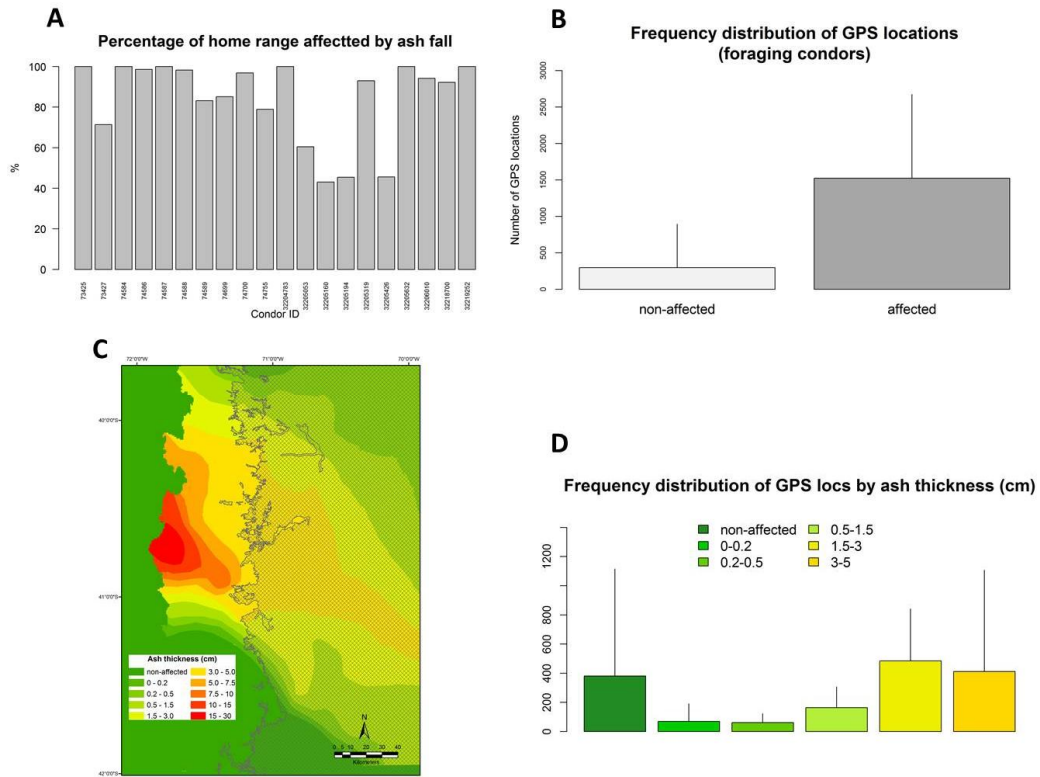
1697

1698

Apéndice 4.1.

1699

Superposición especial entre las áreas utilizadas por el cóndor y aquellas afectadas por la erupción del volcán Puyehue (2011). A) Superposición entre el home range de los individuos monitoreados y las áreas afectadas por la ceniza. B) numero de geolocalizaciones registradas sobre las áreas afectadas y no afectadas por la caída de cenizas. C) Mapa de distribución y espesor de la ceniza caída sobre el área de forrajeo de los cóndores (área sombreada). D) numero de geolocalizaciones registradas en cada nivel de espesor de cenizas en el área de forrajeo



1700

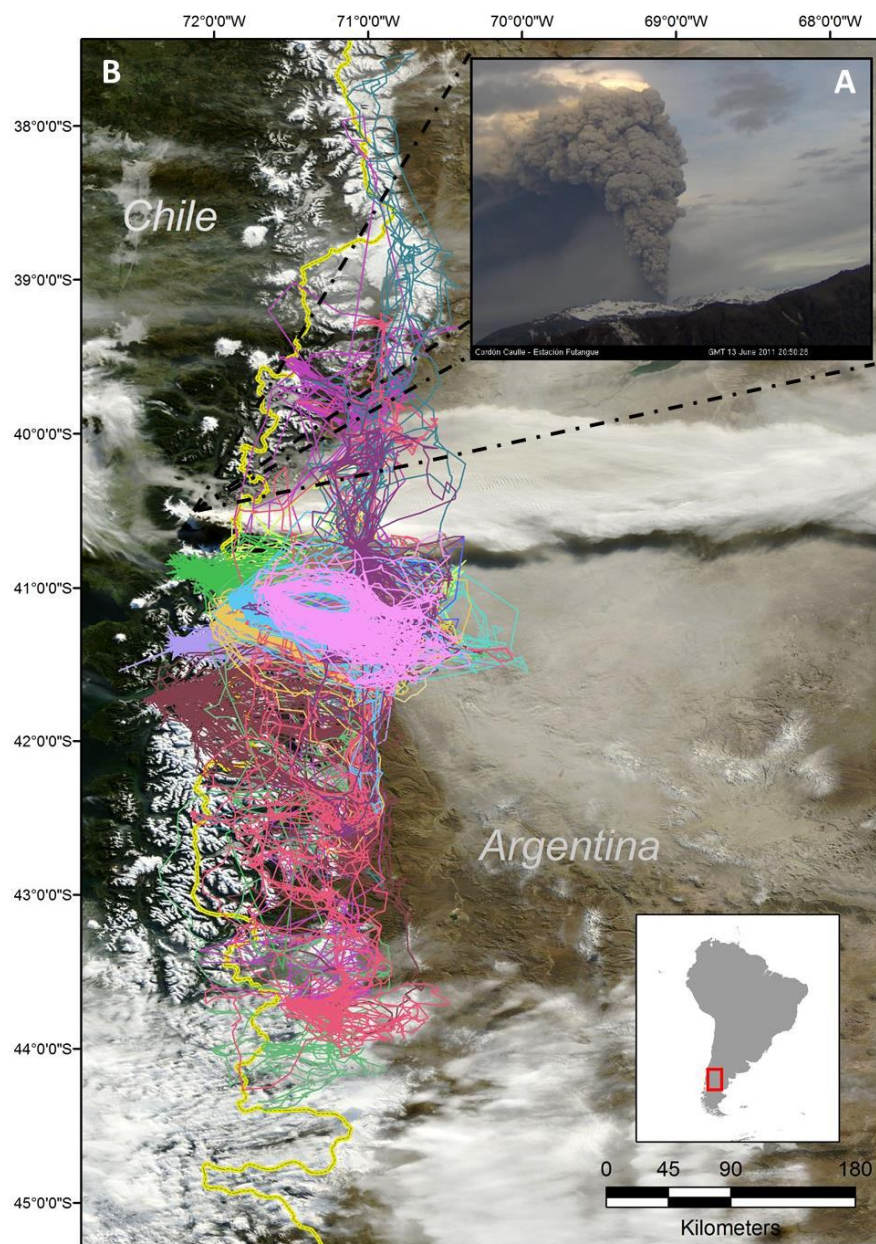
1701

Apéndice 4.2.

1702

Vista general de la erupción del volcán Puyehue y los patrones de movimiento de los 20 cóndores estudiados. A) Imagen tomada desde el centro de monitoreo del Servicio nacional de Geología y Minería (SERMAGEOMIN, Chile) mostrando una columna eruptiva de 12 km de altura ocho días después del comienzo de la erupción (13 de junio de 2011). B) Imagen satelital tomada por el sensor MODIS 27 días después del comienzo de la erupción (1 de julio de 2011). Notar que la imagen muestra solo un día del comportamiento de la pluma de ceniza. La ceniza fue depositada en un cono de acuerdo a la variabilidad direccional de la pluma. Los diferentes colores en las líneas corresponden a las trayectorias de distintos individuos.

1705



1706

Apéndice 4.3.

Rendimiento de los 20 rastreados colocados sobre los cóndores

1707

1708

ID del animal	Periodo de operación	Numero de meses activo	Numero de dias activo	Numero de localizaciones	Intensidad promedio de transmision (localizaciones/día)
73425	Nov 2010 - Nov 2012	25	573	2609	3.5
73427	Nov 2010 - Dic 2012	26	661	3692	4.7
74584	Nov 2010 - Oct 2012	24	595	4936	6.9
74586	Nov 2010 - Dic 2012	26	601	3133	4
74587	Nov 2010 - Jun 2011	8	176	1074	4.1
74588	Nov 2010 - Oct 2012	21	366	1647	2.1
74589	Nov 2010 - Nov 2012	25	502	2941	3.8
74699	Nov 2010 - Dic 2012	12	289	2103	5.7
74700	Nov 2010 - Oct 2011	18	362	1951	2.5
74755	Nov 2010 - Jul 2011	9	219	1514	5.7
32219252	Dic 2011 - Dic 2012	9	175	9892	24.9
32205426	Dic 2011 - Dic 2013	12	262	9274	23.3
32204783	Dic 2011 - Dic 2014	9	139	6382	16.2
32205053	Dic 2011 - Dic 2015	4	97	4591	11.6
32205160	Dic 2011 - Dic 2016	12	140	8103	20.7
32205194	Dic 2011 - Dic 2017	9	271	4498	11.5
32205319	Dic 2011 - Dic 2018	13	288	7550	19.3
32205632	Dic 2011 - Dic 2019	13	299	9870	25.1
32206010	Dic 2011 - Dic 2020	7	171	4185	10.6
32218700	Dic 2011 - Dic 2021	12	151	4396	11.2
Total	Nov 2010 - Dec 2012	26	792	94341	10.9

1710

1711 La importancia del movimiento de los organismos fue reconocida ya en tiempos de
1712 Charles Darwin, quien advirtió que tanto plantas como animales ocupan áreas delimitadas
1713 en el espacio que proveen los recursos necesarios para su supervivencia (Darwin, 1859).
1714 La gran demanda logística asociada a los estudios del movimiento, sin embargo, postergó
1715 los avances en el conocimiento de este fenómeno por más de 100 años. Como en muchas
1716 otras áreas de la ciencia, las innovaciones tecnológicas sólo recientemente permiten obtener
1717 datos en cantidad y calidad suficiente para abordar el estudio del movimiento en ambientes
1718 naturales. En particular, la tecnología satelital permite actualmente mapear los detalles del
1719 movimiento de los individuos y las características de sus ambientes (Cagnacci *et al.*, 2010;
1720 Horning *et al.*, 2010). Esta nueva disponibilidad de datos ha renovado el interés por abordar
1721 aspectos de la ecología y el comportamiento animal que, hasta hace algunas décadas,
1722 resultaron logísticamente imposibles (Börger *et al.*, 2008; Nathan *et al.*, 2008; Fagan *et al.*,
1723 2013). En esta tesis se estudiaron los patrones de movimiento y el comportamiento espacial
1724 del cóndor andino, haciendo uso de las nuevas herramientas puestas al servicio de la
1725 ecología del movimiento. Como se mencionó a lo largo de la tesis, la manera en que esta
1726 especie utiliza el espacio reviste interés conceptual dado el gran tamaño y el
1727 comportamiento social complejo de los individuos (Pennycuick, 1972; McGAHAN, 1973;
1728 Donázar *et al.*, 1999) e interés práctico para la conservación de una especie emblemática de
1729 los ecosistemas andinos (Lambertucci, 2007).

1730 De acuerdo a los resultados obtenidos en esta tesis, el comportamiento espacial de los
1731 cóndores es bastante regular, ya que la mayoría de ellos mantuvo patrones de movimiento

1732 poco variables a través de las estaciones (Capítulo I) e incluso luego de los grandes
1733 cambios promovidos por una erupción volcánica (Capítulo IV). La regularidad en los
1734 patrones de movimiento puede tener beneficios derivados de la familiaridad con el
1735 ambiente, tales como la obtención de información sobre fuentes de alimento, sitios de
1736 refugio y contextos sociales (Eason & Hannon, 1994). De hecho, estos factores
1737 posiblemente son los responsables de la emergencia de un *home range*. La familiaridad con
1738 un hábitat, sin embargo, favorece comportamientos altamente estereotipados que, bajo
1739 ciertas circunstancias, pueden derivar en trampas ecológicas para las especies (Battin, 2004;
1740 Biro *et al.*, 2004). De acuerdo a los resultados obtenidos en el Capítulo II, los cóndores
1741 muestran ritmos de actividad periódicos a lo largo del día y del año que reflejarían un
1742 esquema óptimo para el balance energético de estas grandes aves carroñeras. La pregunta
1743 que surge luego es: ¿serían estas aves capaces de adaptar sus esquemas de actividades
1744 frente a cambios rápidos en los patrones climáticos o la política ganadera? La gran
1745 regularidad de los patrones de movimiento del cóndor pueden estar reflejando poca
1746 flexibilidad en el comportamiento y, por lo tanto, vulnerabilidad frente a cambios
1747 ambientales repentinos.

1748 La gran variabilidad entre individuos es otra de las características importantes que
1749 emerge del estudio del movimiento del cóndor andino. Si bien cada animal fue fiel a su área
1750 de acción, los resultados muestran que ellos ocupan áreas con superficies diferentes
1751 (Capítulo I) y como así también patrones espaciales de forrajeo diferentes (Capítulo III).
1752 Esta variabilidad, en general, no estuvo relacionada con el tamaño del animal o el estado
1753 reproductivo, lo que sugiere que existen otras variables asociadas a la identidad del
1754 individuo que están modulando el comportamiento espacial. Estos resultados son
1755 relevantes, ya que revelan la necesidad de un nivel de complejidad superior en el estudio

1756 del movimiento que incorpore aspectos genéticos, sanitarios y de la personalidad de los
1757 individuos.

1758 La grandes áreas ocupadas por los cóndores (Capítulo I) y la baja recurrencia en los
1759 patrones de forrajeo (Capítulo III) implican grandes desafíos para la preservación de la
1760 especie. Las estrategias de conservación que predominan en la actualidad, tanto en
1761 Sudamérica como en el resto del mundo, están basadas en la creación de áreas protegidas.
1762 Desafortunadamente, estas medidas resultan insuficientes para el caso de los animales que
1763 ocupan grandes superficies (Augé *et al.*, 2014; Lambertucci *et al.*, 2014). Estas especies
1764 demandan la elaboración de un esquema de estrategias que combinen la creación de áreas
1765 protegidas con educación ambiental y colaboración con propietarios de tierras privadas.

1766 La ecología del movimiento se perfila como una disciplina con un gran potencial para
1767 revelar los mecanismos que gobiernan el comportamiento animal. Afortunadamente, en la
1768 actualidad disponemos de tecnologías que nos permiten mapear los detalles del movimiento
1769 de los animales en sus ambientes. En este contexto, es imprescindible también hacer un
1770 esfuerzo por incorporar nuevas técnicas de análisis que se ajusten a las nuevas propiedades
1771 de los datos (Patterson *et al.*, 2008; Schick *et al.*, 2008; McClintock *et al.*, 2012b). En esta
1772 tesis se hizo un gran esfuerzo por incorporar técnicas novedosas que permitan describir los
1773 patrones de movimiento pero también los mecanismos que les dan origen.

1774 **BIBLIOGRAFIA**

- 1775 Aarts, G., MacKenzie, M., McConnell, B., Fedak, M. & Matthiopoulos, J. (2008)
 1776 Estimating space-use and habitat preference from wildlife telemetry data.
 1777 *Ecography*, **31**, 140–160.
- 1778 Augé, A., Chilvers, B., Moore, A. & Davis, L. (2014) Importance of studying foraging site
 1779 fidelity for spatial conservation measures in a mobile predator. *Animal*
 1780 *Conservation*, **17**, 61–71.
- 1781 Avgar, T., Deardon, R. & Fryxell, J.M. (2013) An empirically parameterized individual
 1782 based model of animal movement, perception, and memory. *Ecological Modelling*,
 1783 **251**, 158–172.
- 1784 Balseiro, E., Souza, M.S., Serra Olabuenaga, I., Wolinski, L., Bastidas, M.,
 1785 Laspoumaderes, C. & Modenutti, B. (2014) Effect of the Puyehue-Cordon Caulle
 1786 volcanic complex eruption on crustacean zooplankton of Andean lakes. *Ecología*
 1787 *Austral*, **24**, 75–82.
- 1788 Barraquand, F., Inchausti, P. & Bretagnolle, V. (2009) Cognitive abilities of a central place
 1789 forager interact with prey spatial aggregation in their effect on intake rate. *Animal*
 1790 *Behaviour*, **78**, 505–514.
- 1791 Barros, V.R., Cordon, V., Moyano, C., Méndez, R., Forquera, J. & Pizzio, O. (1983) *Cartas*
 1792 *de precipitación de la zona oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén*,
 1793 Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Comahue Cinco Saltos,
 1794 Argentina.
- 1795 Bartumeus, F., Giuggioli, L., Louzao, M., Bretagnolle, V., Oro, D. & Levin, S.A. (2010)
 1796 Fishery discards impact on seabird movement patterns at regional scales. *Current*
 1797 *Biology*, **20**, 215–222.
- 1798 Battin, J. (2004) When good animals love bad habitats: ecological traps and the
 1799 conservation of animal populations. *Conservation Biology*, **18**, 1482–1491.
- 1800 Baxter, P.J. (1990) Medical effects of volcanic eruptions. *Bulletin of Volcanology*, **52**, 532–
 1801 544.
- 1802 Beierkuhnlein, C., Thiel, D., Jentsch, A., Willner, E. & Kreyling, J. (2011) Ecotypes of
 1803 European grass species respond differently to warming and extreme drought.
 1804 *Journal of Ecology*, **99**, 703–713.
- 1805 Bellati, J. (1984) La depredación como causa de mortalidad perinatal de corderos en el NO
 1806 de la Provincia de Río Negro, República Argentina. *IDIA*, **429**, 55–62.
- 1807 Benhamou, S. (1994) Spatial memory and searching efficiency. *Animal Behaviour*, **47**,
 1808 1423–1433.
- 1809 Beyer, H.L., Haydon, D.T., Morales, J.M., Frair, J.L., Hebblewhite, M., Mitchell, M. &
 1810 Matthiopoulos, J. (2010) The interpretation of habitat preference metrics under use–
 1811 availability designs. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B:*
 1812 *Biological Sciences*, **365**, 2245–2254.
- 1813 Beyer, H.L., Morales, J.M., Murray, D. & Fortin, M. (2013) The effectiveness of Bayesian
 1814 state-space models for estimating behavioural states from movement paths. *Methods*
 1815 *in Ecology and Evolution*, **4**, 433–441.
- 1816 Biermann, G.C. & Robertson, R.J. (1981) An increase in parental investment during the
 1817 breeding season. *Animal Behaviour*, **29**, 487–489.

- 1818 Biro, D., Meade, J. & Guilford, T. (2004) Familiar route loyalty implies visual pilotage in
 1819 the homing pigeon. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United*
 1820 *States of America*, **101**, 17440–17443.
- 1821 Bohrer, G., Brandes, D., Mandel, J.T., Bildstein, K.L., Miller, T.A., Lanzone, M., Katzner,
 1822 T., Maisonneuve, C. & Tremblay, J.A. (2012) Estimating updraft velocity
 1823 components over large spatial scales: contrasting migration strategies of golden
 1824 eagles and turkey vultures. *Ecology Letters*, **15**, 96–103.
- 1825 Bolker, B.M. (2008) *Ecological models and data in R*, Princeton University Press.
- 1826 Bonser, R.H. (1995) Melanin and the abrasion resistance of feathers. *CONDOR-KANSAS-*,
 1827 **97**, 590–590.
- 1828 Bonter, D.N., Zuckerman, B., Sedgwick, C.W. & Hochachka, W.M. (2013) Daily foraging
 1829 patterns in free-living birds: exploring the predation–starvation trade-off.
 1830 *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **280**, 20123087.
- 1831 Börger, L., Dalziel, B.D. & Fryxell, J.M. (2008) Are there general mechanisms of animal
 1832 home range behaviour? A review and prospects for future research. *Ecology letters*,
 1833 **11**, 637–650.
- 1834 Börger, L., Franconi, N., Ferretti, F., Meschi, F., De Michele, G., Gantz, A. & Coulson, T.
 1835 (2006a) An integrated approach to identify spatiotemporal and individual-level
 1836 determinants of animal home range size. *The American Naturalist*, **168**, 471–485.
- 1837 Börger, L., Franconi, N., De Michele, G., Gantz, A., Meschi, F., Manica, A., Lovari, S. &
 1838 Coulson, T. (2006b) Effects of sampling regime on the mean and variance of home
 1839 range size estimates. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 1393–1405.
- 1840 Botkin, D.B., Saxe, H., Araujo, M.B., Betts, R., Bradshaw, R.H., Cedhagen, T., Chesson,
 1841 P., Dawson, T.P., Etterson, J.R. & Faith, D.P. (2007) Forecasting the effects of
 1842 global warming on biodiversity. *Bioscience*, **57**, 227–236.
- 1843 Boyle, W.A., Norris, D.R. & Guglielmo, C.G. (2010a) Storms drive altitudinal migration in
 1844 a tropical bird. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*,
 1845 rspb20100344.
- 1846 Boyle, W.A., Norris, D.R. & Guglielmo, C.G. (2010b) Storms drive altitudinal migration in
 1847 a tropical bird. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*,
 1848 rspb20100344.
- 1849 Bridge, E.S., Thorup, K., Bowlin, M.S., Chilson, P.B., Diehl, R.H., Fléron, R.W., Hartl, P.,
 1850 Kays, R., Kelly, J.F. & Robinson, W.D. (2011) Technology on the move: recent and
 1851 forthcoming innovations for tracking migratory birds. *BioScience*, **61**, 689–698.
- 1852 Brown, A.D., Pacheco, S., Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M. & Corcuera, J. (2005)
 1853 Propuesta de actualización del mapa ecorregional de la Argentina. *La situación*
 1854 *ambiental Argentina*, 28–31.
- 1855 Burgman, M.A. & Fox, J.C. (2003) Bias in species range estimates from minimum convex
 1856 polygons: implications for conservation and options for improved planning. *Animal*
 1857 *Conservation*, **6**, 19–28.
- 1858 Burke, C. & Montevecchi, W. (2009) The foraging decisions of a central place foraging
 1859 seabird in response to fluctuations in local prey conditions. *Journal of Zoology*, **278**,
 1860 354–361.
- 1861 Burt, W.H. (1943) Territoriality and home range concepts as applied to mammals. *Journal*
 1862 *of mammalogy*, **24**, 346–352.

- 1863 Cagnacci, F., Boitani, L., Powell, R.A. & Boyce, M.S. (2010) Animal ecology meets GPS-
1864 based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical*
1865 *Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 2157–2162.
- 1866 Campioni, L., del Mar Delgado, M., Lourenço, R., Bastianelli, G., Fernández, N. &
1867 Penteriani, V. (2013) Individual and spatio-temporal variations in the home range
1868 behaviour of a long-lived, territorial species. *Oecologia*, **172**, 371–385.
- 1869 Caneiro, A., Mogni, L., Serquis, A., Cotaro, C., Wilberger, D., Ayala, C., Daga, R., Poire,
1870 D. & Scerbo, E. (2011) *Análisis de cenizas Cordón Caulle. Informe Cenizas*
1871 *Volcánicas*, Comisión Nacional de Energía Atómica.
- 1872 Carrete, M., A Sánchez-Zapata, J., L Tella, J., M Gil-Sánchez, J. & Moleón, M. (2006)
1873 Components of breeding performance in two competing species: habitat
1874 heterogeneity, individual quality and density-dependence. *Oikos*, **112**, 680–690.
- 1875 Carrete, M. & Donázar, J.A. (2005) Application of central-place foraging theory shows the
1876 importance of Mediterranean dehesas for the conservation of the cinereous vulture,
1877 *Aegypius monachus*. *Biological Conservation*, **126**, 582–590.
- 1878 Chatterjee, S., Templin, R.J. & Campbell, K.E. (2007) The aerodynamics of *Argentavis*, the
1879 world's largest flying bird from the Miocene of Argentina. *Proceedings of the*
1880 *National Academy of Sciences*, **104**, 12398–12403.
- 1881 Codling, E.A., Plank, M.J. & Benhamou, S. (2008) Random walk models in biology.
1882 *Journal of the Royal Society Interface*, **5**, 813–834.
- 1883 Cooke, S.J., Hinch, S.G., Wikelski, M., Andrews, R.D., Kuchel, L.J., Wolcott, T.G. &
1884 Butler, P.J. (2004) Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology. *Trends in*
1885 *Ecology & Evolution*, **19**, 334–343.
- 1886 Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T. & Sih, A. (2010) Personality traits and
1887 dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of*
1888 *the Royal Society of London B: Biological Sciences*, rspb20092128.
- 1889 Cuello, J. (1988) Lista de las aves fósiles de la región neotropical y de las islas antillanas.
1890 *Paula-Coutiana*, **2**, 3–79.
- 1891 Dalsgaard, B., Hilton, G., Gray, G., Aymer, L., Boatswain, J., Daley, J., Fenton, C., Martin,
1892 J., Martin, L. & Murrain, P. (2007) Impacts of a volcanic eruption on the forest bird
1893 community of Montserrat, Lesser Antilles. *Ibis*, **149**, 298–312.
- 1894 Darwin, C. (1859) On the origins of species by means of natural selection. *London:*
1895 *Murray*, 247.
- 1896 Dickinson, M.H., Farley, C.T., Full, R.J., Koehl, M., Kram, R. & Lehman, S. (2000) How
1897 animals move: an integrative view. *Science*, **288**, 100–106.
- 1898 Donázar, J.A. & Feijóo, J.E. (2002) Social structure of Andean Condor roosts: influence of
1899 sex, age, and season. *The Condor*, **104**, 832–837.
- 1900 Donázar, J.A., Travaini, A., Ceballos, O., Rodríguez, A., Delibes, M. & Hiraldo, F. (1999)
1901 Effects of sex-associated competitive asymmetries on foraging group structure and
1902 despotic distribution in Andean condors. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **45**,
1903 55–65.
- 1904 Draxler, R. & Rolph, G. (2013) HYSPLIT (HYbrid Single-Particle Lagrangian Integrated
1905 Trajectory) Model, NOAA Air Resources Laboratory, College Park, MD, 2013, h
1906 ttp.
- 1907 Drent, R. & Daan, S. (1980) The prudent parent: energetic adjustments in avian breeding.
1908 *Ardea*, **68**, 225–252.

- 1909 Dzierma, Y. & Wehrmann, H. (2010) Statistical eruption forecast for the Chilean Southern
 1910 Volcanic Zone: typical frequencies of volcanic eruptions as baseline for possibly
 1911 enhanced activity following the large 2010 Concepción earthquake. *Natural*
 1912 *Hazards and Earth System Sciences*, **10**, 2093–2108.
- 1913 Eason, P. & Hannon, S. (1994) New birds on the block: new neighbors increase defensive
 1914 costs for territorial male willow ptarmigan. *Behavioral Ecology and Sociobiology*,
 1915 **34**, 419–426.
- 1916 Easterling, J.L., Evans, P.Y., Groisman, R., Karl, K.E., Kunkel & Ambenje, P. (2000)
 1917 Observed variability and trends in extreme climate events: A brief review. *Bulletin*
 1918 *of the American Meteorological Society*, **81**, 417–425.
- 1919 Emslie, S.D. (1988) The fossil history and phylogenetic relationships of condors
 1920 (Ciconiiformes: Vulturidae) in the New World. *Journal of Vertebrate Paleontology*,
 1921 **8**, 212–228.
- 1922 Ensing, E.P., Ciuti, S., de Wijs, F.A., Lentferink, D.H., Ten Hoedt, A., Boyce, M.S. & Hut,
 1923 R.A. (2014) GPS based daily activity patterns in European red deer and North
 1924 American elk (*Cervus elaphus*): indication for a weak circadian clock in ungulates.
- 1925 Fagan, W.F., Lewis, M.A., Auger-Méthé, M., Avgar, T., Benhamou, S., Breed, G., LaDage,
 1926 L., Schlägel, U.E., Tang, W. & Papastamatiou, Y.P. (2013) Spatial memory and
 1927 animal movement. *Ecology letters*, **16**, 1316–1329.
- 1928 Ferguson-Lees, J. & Christie, D.A. (2001) *Raptors of the world*, Houghton Mifflin
 1929 Harcourt.
- 1930 Fèvre, E.M., Bronsvort, B.M. de C., Hamilton, K.A. & Cleaveland, S. (2006) Animal
 1931 movements and the spread of infectious diseases. *Trends in microbiology*, **14**, 125–
 1932 131.
- 1933 Fieberg, J. (2007) Kernel density estimators of home range: smoothing and the
 1934 autocorrelation red herring. *Ecology*, **88**, 1059–1066.
- 1935 Fieberg, J. & Börger, L. (2012) Could you please phrase “home range” as a question?
 1936 *Journal of Mammalogy*, **93**, 890–902.
- 1937 Finkelstein, M.E., Wolf, S., Goldman, M., Doak, D.F., Sievert, P.R., Balogh, G. &
 1938 Hasegawa, H. (2010) The anatomy of a (potential) disaster: Volcanoes, behavior,
 1939 and population viability of the short-tailed albatross (*Phoebastria albatrus*).
 1940 *Biological Conservation*, **143**, 321–331.
- 1941 Fischer, J.W., Walter, W.D. & Avery, M.L. (2013) Brownian Bridge Movement Models to
 1942 Characterize Birds’ Home Ranges: Modelos de Movimiento de Puente Browniano
 1943 Para Caracterizar el Rango de Hogar de las Aves. *The Condor*, **115**, 298–305.
- 1944 Flueck, W. (2013) Effects of fluoride intoxication on teeth of livestock due to a recent
 1945 volcanic eruption in Patagonia, Argentina. *Onl J Vet Res*, **17**, 167–176.
- 1946 Fortin, D., Morales, J.M. & Boyce, M.S. (2005) Elk winter foraging at fine scale in
 1947 Yellowstone National Park. *Oecologia*, **145**, 334–342.
- 1948 Frair, J.L., Fieberg, J., Hebblewhite, M., Cagnacci, F., DeCesare, N.J. & Pedrotti, L. (2010)
 1949 Resolving issues of imprecise and habitat-biased locations in ecological analyses
 1950 using GPS telemetry data. *Philosophical Transactions of the Royal Society of*
 1951 *London B: Biological Sciences*, **365**, 2187–2200.
- 1952 Gaitán, J.J., Ayesa, J.A., Umaña, F., Raffo, F. & Brand, D. (2011) *Cartografía del área*
 1953 *afectada por cenizas volcánicas en las provincias de Río Negro y Neuquén*, Instituto
 1954 Nacional de Tecnología Agropecuaria. Informe PROEVO.

- 1955 García-Ripollés, C., López-López, P. & Urios, V. (2011) Ranging behaviour of non-
1956 breeding Eurasian Griffon Vultures *Gyps fulvus*: a GPS-telemetry study. *Acta*
1957 *Ornithologica*, **46**, 127–134.
- 1958 Garreaud, R. (2009) The Andes climate and weather. *Advances in Geosciences*, **22**, 3–11.
- 1959 Gautestad, A.O., Loe, L.E. & Mysterud, A. (2013) Inferring spatial memory and
1960 spatiotemporal scaling from GPS data: comparing red deer *Cervus elaphus*
1961 movements with simulation models. *Journal of animal Ecology*, **82**, 572–586.
- 1962 Gelman, A. & Hill, J. (2006) *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical*
1963 *models*, Cambridge University Press.
- 1964 Gilbert, M., Watson, R.T., Ahmed, S., Asim, M. & Johnson, J.A. (2007) Vulture
1965 restaurants and their role in reducing diclofenac exposure in Asian vultures. *Bird*
1966 *Conservation International*, **17**, 63–77.
- 1967 Gillies, C.S., Hebblewhite, M., Nielsen, S.E., Krawchuk, M.A., Aldridge, C.L., Frair, J.L.,
1968 Saher, D.J., Stevens, C.E. & Jerde, C.L. (2006) Application of random effects to the
1969 study of resource selection by animals. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 887–898.
- 1970 Gimenez, O., Buckland, S.T., Morgan, B.J., Bez, N., Bertrand, S., Choquet, R., Dray, S.,
1971 Etienne, M.-P., Fewster, R. & Gosselin, F. (2014) Statistical ecology comes of age.
1972 *Biology letters*, **10**, 20140698.
- 1973 Gitzen, R.A. & Millsbaugh, J.J. (2003) Comparison of least-squares cross-validation
1974 bandwidth options for kernel home-range estimation. *Wildlife Society Bulletin*, 823–
1975 831.
- 1976 Gurarie, E. & Ovaskainen, O. (2011) Characteristic spatial and temporal scales unify
1977 models of animal movement. *The American Naturalist*, **178**, 113–123.
- 1978 Harestad, A.S. & Bunnell, F. (1979) Home range and body weight--a reevaluation. *Ecology*,
1979 389–402.
- 1980 Hawkes, C. (2009) Linking movement behaviour, dispersal and population processes: is
1981 individual variation a key? *Journal of Animal Ecology*, **78**, 894–906.
- 1982 Hayward, J.L., Miller, D.E. & Hill, C.R. (1982) Mount St. Helens ash: its impact on
1983 breeding ring-billed and California gulls. *The Auk*, **149**, 298–312.
- 1984 Helm, B., Ben-Shlomo, R., Sheriff, M.J., Hut, R.A., Foster, R., Barnes, B.M. & Dominoni,
1985 D. (2013) Annual rhythms that underlie phenology: biological time-keeping meets
1986 environmental change. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological*
1987 *Sciences*, **280**, 20130016.
- 1988 Holyoak, M., Casagrandi, R., Nathan, R., Revilla, E. & Spiegel, O. (2008) Trends and
1989 missing parts in the study of movement ecology. *Proceedings of the National*
1990 *Academy of Sciences*, **105**, 19060–19065.
- 1991 Horne, J.S., Garton, E.O., Krone, S.M. & Lewis, J.S. (2007) Analyzing animal movements
1992 using Brownian bridges. *Ecology*, **88**, 2354–2363.
- 1993 Horning, N., Robinson, J., Sterling, E., Turner, W. & Spector, S. (2010) *Remote sensing for*
1994 *ecology and conservation*., Oxford University Press.
- 1995 Houston, A.I. & McNamara, J.M. (2014) Foraging currencies, metabolism and behavioural
1996 routines. *Journal of Animal Ecology*, **83**, 30–40.
- 1997 Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J. (1994) Handbook of the Birds of the World.
1998 *Barcelona: Lynx Editions, New Vultures to Guinea fowl*, **2**.
- 1999 Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J. (1992) Handbook of the Birds of the World.
2000 *Barcelona: Lynx Editions*.

- 2001 Hughes, T.P. (1994) Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean
2002 coral reef. *Science-AAAS-Weekly Paper Edition*, **265**, 1547–1551.
- 2003 Insel, N., Poulsen, C.J. & Ehlers, T.A. (2010) Influence of the Andes Mountains on South
2004 American moisture transport, convection, and precipitation. *Climate Dynamics*, **35**,
2005 1477–1492.
- 2006 Janson, C.H. (1998) Experimental evidence for spatial memory in foraging wild capuchin
2007 monkeys, *Cebus apella*. *Animal Behaviour*, **55**, 1229–1243.
- 2008 Jennions, M.D. & Moeller, A.P. (2002) Publication bias in ecology and evolution: an
2009 empirical assessment using the “trim and fill” method. *Biological Reviews of the*
2010 *Cambridge Philosophical Society*, **77**, 211–222.
- 2011 Jones, K.E., Barlow, K.E., Vaughan, N., Rodríguez-Durán, A. & Gannon, M.R. (2001)
2012 Short-term impacts of extreme environmental disturbance on the bats of Puerto
2013 Rico. *Animal Conservation*, **4**, 59–66.
- 2014 Jonsen, I.D., Myers, R.A. & James, M.C. (2007) Identifying leatherback turtle foraging
2015 behaviour from satellite telemetry using a switching state-space model. *Marine*
2016 *Ecology Progress Series*, **337**, 255–264.
- 2017 Kareiva, P. & Shigesada, N. (1983) Analyzing insect movement as a correlated random
2018 walk. *Oecologia*, **56**, 234–238.
- 2019 Kendall, C.J. (2014) The early bird gets the carcass: Temporal segregation and its effects
2020 on foraging success in avian scavengers. *The Auk*, **131**, 12–19.
- 2021 Kernohan, B.J., Gitzen, R.A., Millsbaugh, J.J., Millsbaugh, J. & Marzluff, J. (2001)
2022 Analysis of animal space use and movements. *Radio tracking and animal*
2023 *populations*. Academic Press, San Diego, California, USA, 125–166.
- 2024 Kie, J.G., Matthiopoulos, J., Fieberg, J., Powell, R.A., Cagnacci, F., Mitchell, M.S.,
2025 Gaillard, J.-M. & Moorcroft, P.R. (2010) The home-range concept: are traditional
2026 estimators still relevant with modern telemetry technology? *Philosophical*
2027 *Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, **365**, 2221–
2028 2231.
- 2029 Kitzberger, T. & Levin, S. (2012) Impact of extreme and infrequent events on terrestrial
2030 ecosystems and biodiversity. *Encyclopedia of Biodiversity, 2nd Edition*. Elsevier,
2031 Amsterdam.[Links], 209–223.
- 2032 Kotrschal, A. & Taborsky, B. (2010) Environmental change enhances cognitive abilities in
2033 fish. *PLoS biology*, **8**, 761.
- 2034 Lambertucci, S.A. (2007) Biología y conservación del Cóndor Andino (*Vultur gryphus*) en
2035 Argentina. *El hornero*, **22**, 149–158.
- 2036 Lambertucci, S.A. (2010) Size and spatio-temporal variations of the Andean condor *Vultur*
2037 *gryphus* population in north-west Patagonia, Argentina: communal roosts and
2038 conservation. *Oryx*, **44**, 441–447.
- 2039 Lambertucci, S.A., Alarcón, P.A., Hiraldo, F., Sanchez-Zapata, J.A., Blanco, G. &
2040 Donazar, J.A. (2014) Apex scavenger movements call for transboundary
2041 conservation policies. *Biological Conservation*, **170**, 145–150.
- 2042 Lambertucci, S.A., Donazar, J.A., Huertas, A.D., Jiménez, B., Sáez, M., Sanchez-Zapata,
2043 J.A. & Hiraldo, F. (2011) Widening the problem of lead poisoning to a South-
2044 American top scavenger: Lead concentrations in feathers of wild Andean condors.
2045 *Biological Conservation*, **144**, 1464–1471.

- 2046 Lambertucci, S.A., Luis Jácome, N. & Trejo, A. (2008) Use of communal roosts by Andean
 2047 Condors in northwest Patagonia, Argentina. *Journal of Field Ornithology*, **79**, 138–
 2048 146.
- 2049 Lambertucci, S.A. & Mastrantuoni, O.A. (2008) Breeding behavior of a pair of free-living
 2050 Andean Condors. *Journal of Field Ornithology*, **79**, 147–151.
- 2051 Lambertucci, S.A. & Ruggiero, A. (2013) Cliffs used as communal roosts by Andean
 2052 Condors protect the birds from weather and predators. *PloS one*, **8**, e67304.
- 2053 Lambertucci, S.A., Shepard, E.L. & Wilson, R.P. (2015) Human-wildlife conflicts in a
 2054 crowded airspace. *Science*, **348**, 502–504.
- 2055 Lambertucci, S.A., Trejo, A., Di Martino, S., Sánchez-Zapata, J.A., Donázar, J.A. &
 2056 Hiraldo, F. (2009) Spatial and temporal patterns in the diet of the Andean condor:
 2057 ecological replacement of native fauna by exotic species. *Animal Conservation*, **12**,
 2058 338–345.
- 2059 Langrock, R., King, R., Matthiopoulos, J., Thomas, L., Fortin, D. & Morales, J.M. (2012)
 2060 Flexible and practical modeling of animal telemetry data: hidden Markov models
 2061 and extensions. *Ecology*, **93**, 2336–2342.
- 2062 Laver, P. (2005) ABODE: Kernel home range estimation for ArcGIS, using VBA and
 2063 ArcObjects. *User manual, Beta version*, **2**, 62.
- 2064 Laver, P.N. & Kelly, M.J. (2008) A critical review of home range studies. *The Journal of*
 2065 *Wildlife Management*, **72**, 290–298.
- 2066 López-López, P., García-Ripollés, C. & Urios, V. (2014) Food predictability determines
 2067 space use of endangered vultures: implications for management of supplementary
 2068 feeding. *Ecological Applications*.
- 2069 MacArthur, R.H. & Pianka, E.R. (1966) On optimal use of a patchy environment. *American*
 2070 *Naturalist*, 603–609.
- 2071 Mandel, J., Bildstein, K., Bohrer, G. & Winkler, D. (2008) Movement ecology of migration
 2072 in turkey vultures. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 19102–
 2073 19107.
- 2074 De Martino, E. (2009) Estudio del home range y estacionalidad en el comportamiento de
 2075 vuelo de ejemplares de Cóndor Andino (*Vultur gryphus*) liberados en Argentina y
 2076 Chile.
- 2077 De Martino, E., Astore, V., Mena, M. & Jacome, L. (2011) Estacionalidad en el home
 2078 range y desplazamiento de un ejemplar de Cóndor Andino (*Vultur gryphus*) ebn
 2079 Santa Cruz, Argentina. *Neotropical Ornithology*, **2**, 161–172.
- 2080 Matthiopoulos, J. (2011) *How to be a quantitative ecologist: the 'A to R' of green*
 2081 *mathematics and statistics*, John Wiley & Sons.
- 2082 McClintock, B.T., King, R., Thomas, L., Matthiopoulos, J., McConnell, B.J. & Morales,
 2083 J.M. (2012a) A general discrete-time modeling framework for animal movement
 2084 using multistate random walks. *Ecological Monographs*, **82**, 335–349.
- 2085 McClintock, B.T., King, R., Thomas, L., Matthiopoulos, J., McConnell, B.J. & Morales,
 2086 J.M. (2012b) A general discrete-time modeling framework for animal movement
 2087 using multistate random walks. *Ecological Monographs*, **82**, 335–349.
- 2088 McGAHAN, J. (1973) Gliding flight of the Andean condor in nature. *Journal of*
 2089 *Experimental Biology*, **58**, 225–237.
- 2090 McNab, B.K. (1963) Bioenergetics and the determination of home range size. *American*
 2091 *naturalist*, 133–140.

- 2092 McNamara, J.M. & Houston, A.I. (1997) Currencies for foraging based on energetic gain.
 2093 *The American Naturalist*, **150**, 603–617.
- 2094 McNamara, J.M. & Houston, A.I. (2008) Optimal annual routines: behaviour in the context
 2095 of physiology and ecology. *Philosophical Transactions of the Royal Society of*
 2096 *London B: Biological Sciences*, **363**, 301–319.
- 2097 McNamara, J.M. & Houston, A.I. (1985) Optimal foraging and learning. *Journal of*
 2098 *Theoretical Biology*, **117**, 231–249.
- 2099 McNamara, J.M., Houston, A.I. & Lima, S.L. (1994) Foraging routines of small birds in
 2100 winter: a theoretical investigation. *Journal of Avian Biology*, 287–302.
- 2101 Menzel, R. (2012) The honeybee as a model for understanding the basis of cognition.
 2102 *Nature Reviews Neuroscience*, **13**, 758–768.
- 2103 Merrow, M., Spoelstra, K. & Roenneberg, T. (2005) The circadian cycle: daily rhythms
 2104 from behaviour to genes. *EMBO reports*, **6**, 930–935.
- 2105 Minderman, J., Reid, J.M., Hughes, M., Denny, M.J., Hogg, S., Evans, P.G. &
 2106 Whittingham, M.J. (2010) Novel environment exploration and home range size in
 2107 starlings *Sturnus vulgaris*. *Behavioral Ecology*, **21**, 1321–1329.
- 2108 Mohr, C.O. (1947) Table of equivalent populations of North American small mammals.
 2109 *American midland naturalist*, 223–249.
- 2110 Monick, M.M., Baltrusaitis, J., Powers, L.S., Borcharding, J.A., Caraballo, J.C.,
 2111 Mudunkotuwa, I., Peate, D.W., Walters, K., Thompson, J.M. & Grassian, V.H.
 2112 (2013) Effects of Eyjafjallajökull volcanic ash on innate immune system responses
 2113 and bacterial growth in vitro. *Environmental health perspectives*, **121**, 691–698.
- 2114 Monsarrat, S., Benhamou, S., Sarrazin, F., Bessa-Gomes, C., Bouten, W. & Duriez, O.
 2115 (2013) How predictability of feeding patches affects home range and foraging
 2116 habitat selection in avian social scavengers? *PloS one*, **8**, e53077.
- 2117 Van Moorter, B., Visscher, D., Benhamou, S., Börger, L., Boyce, M.S. & Gaillard, J.
 2118 (2009) Memory keeps you at home: a mechanistic model for home range
 2119 emergence. *Oikos*, **118**, 641–652.
- 2120 Morales, J.M., Haydon, D.T., Frair, J., Holsinger, K.E. & Fryxell, J.M. (2004) Extracting
 2121 more out of relocation data: building movement models as mixtures of random
 2122 walks. *Ecology*, **85**, 2436–2445.
- 2123 Morales, J.M., Moorcroft, P.R., Matthiopoulos, J., Frair, J.L., Kie, J.G., Powell, R.A.,
 2124 Merrill, E.H. & Haydon, D.T. (2010) Building the bridge between animal
 2125 movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal*
 2126 *Society of London B: Biological Sciences*, **365**, 2289–2301.
- 2127 Moritz, C. & Agudo, R. (2013) The future of species under climate change: resilience or
 2128 decline? *Science*, **341**, 504–508.
- 2129 Mueller, T. & Fagan, W.F. (2008) Search and navigation in dynamic environments—from
 2130 individual behaviors to population distributions. *Oikos*, **117**, 654–664.
- 2131 Nagy, J.A. & Haroldson, M.A. (1990) Comparisons of some home range and population
 2132 parameters among four grizzly bear populations in Canada. *Bears: Their Biology*
 2133 *and Management*, 227–235.
- 2134 Nathan, R., Getz, W.M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D. & Smouse, P.E.
 2135 (2008) A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research.
 2136 *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **105**, 19052–19059.

- 2137 Nilsen, E.B., Pedersen, S. & Linnell, J.D. (2008) Can minimum convex polygon home
2138 ranges be used to draw biologically meaningful conclusions? *Ecological Research*,
2139 **23**, 635–639.
- 2140 Nolet, B.A. (2002) Efficiency as a foraging currency in animals attaining a gain below the
2141 energetic ceiling. *Behavioral Ecology*, **13**, 571–574.
- 2142 Novaro, A.J., Funes, M.C. & Walker, R.S. (2000) Ecological extinction of native prey of a
2143 carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological Conservation*, **92**, 25–33.
- 2144 Oliveros, V., Féraud, G., Aguirre, L., Fornari, M. & Morata, D. (2006) The Early Andean
2145 Magmatic Province (EAMP): ^{40 Ar} ^{39 Ar} dating on Mesozoic
2146 volcanic and plutonic rocks from the Coastal Cordillera, northern Chile. *Journal of*
2147 *Volcanology and Geothermal Research*, **157**, 311–330.
- 2148 Orians, G.H. & Pearson, N.E. (1979) On the theory of central place foraging. *Analysis of*
2149 *ecological systems*, 155–177.
- 2150 Oro, D., Genovart, M., Tavecchia, G., Fowler, M.S. & Martínez-Abraín, A. (2013)
2151 Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecology*
2152 *letters*, **16**, 1501–1514.
- 2153 Ostfeld, R.S. & Keesing, F. (2000) Pulsed resources and community dynamics of
2154 consumers in terrestrial ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 232–237.
- 2155 Owen-Smith, N. (1998) How high ambient temperature affects the daily activity and
2156 foraging time of a subtropical ungulate, the greater kudu (*Tragelaphus strepsiceros*).
2157 *Journal of Zoology*, **246**, 183–192.
- 2158 Palmqvist, P. & Vizcaíno, S.F. (2003) Ecological and reproductive constraints of body size
2159 in the gigantic *Argentavis magnificens* (Aves, Theratornithidae) from the Miocene
2160 of Argentina. *Ameghiniana*, **40**, 379–385.
- 2161 Parker, G. (1974) Courtship persistence and female-guarding as male time investment
2162 strategies. *Behaviour*, **48**, 157–183.
- 2163 Paruelo, J.M., Beltran, A., Jobbagy, E., Sala, O.E. & Golluscio, R.A. (1998) The climate of
2164 Patagonia: general patterns and controls on biotic. *Ecol. Austral*, **8**, 85–101.
- 2165 Patlak, C.S. (1953) Random walk with persistence and external bias. *The Bulletin of*
2166 *mathematical biophysics*, **15**, 311–338.
- 2167 Patterson, T.A., Thomas, L., Wilcox, C., Ovaskainen, O. & Matthiopoulos, J. (2008) State-
2168 space models of individual animal movement. *Trends in ecology & evolution*, **23**,
2169 87–94.
- 2170 Paul, M.J., Zucker, I. & Schwartz, W.J. (2008) Tracking the seasons: the internal calendars
2171 of vertebrates. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological*
2172 *Sciences*, **363**, 341–361.
- 2173 Pavez, E.F. (2015) Patrón de movimiento de dos cóndores andinos *Vultur gryphus* (Aves;
2174 *Cathartidae*) en los Andes centrales de Chile y Argentina. *Boletín Chileno de*
2175 *Ornitología*, **20**, 1–12.
- 2176 Peery, M.Z. (2000) Factors affecting interspecies variation in home-range size of raptors.
2177 *The Auk*, **117**, 511–517.
- 2178 Pennycuik, C. (1972) Soaring behaviour and performance of some East African birds,
2179 observed from a motor-glider. *Ibis*, **114**, 178–218.
- 2180 Plummer, M. (2003) *JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using*
2181 *Gibbs sampling*. p. 125. Technische Universit at Wien.
- 2182 Powell, R.A. & Mitchell, M.S. (2012) What is a home range? *Journal of Mammalogy*, **93**,
2183 948–958.

- 2184 Pravosudov, V.V. & Lucas, J.R. (2001) Daily patterns of energy storage in food-caching
 2185 birds under variable daily predation risk: a dynamic state variable model.
 2186 *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **50**, 239–250.
- 2187 Rivers, J.W., Johnson, J., Haig, S.M., Schwarz, C.J., Burnett, L.J., Brandt, J., George, D. &
 2188 Grantham, J. (2014) An analysis of monthly home range size in the critically
 2189 endangered California Condor *Gymnogyps californianus*. *Bird Conservation*
 2190 *International*, **24**, 492–504.
- 2191 Robles, C.A. (2011) Consecuencias de la erupción volcánica sobre la salud del ganado de la
 2192 región patagónica. *Presencia*, **57**, 20–25.
- 2193 Ropert-Coudert, Y., Kato, A., Meyer, X., Pellé, M., MacIntosh, A.J., Angelier, F., Chastel,
 2194 O., Widmann, M., Arthur, B. & Raymond, B. (2014) A complete breeding failure in
 2195 an Adélie penguin colony correlates with unusual and extreme environmental
 2196 events. *Ecography*, **37**, 001–003.
- 2197 Roth, J.E., Kelly, J.P., Sydeman, W.J. & Colwell, M.A. (2004) Sex differences in space use
 2198 of breeding Common Ravens in western Marin County, California. *The Condor*,
 2199 **106**, 529–539.
- 2200 Russell, J.C., McMorland, A.J. & MacKay, J.W. (2010) Exploratory behaviour of
 2201 colonizing rats in novel environments. *Animal Behaviour*, **79**, 159–164.
- 2202 Sachs, G., Traugott, J., Nesterova, A.P., Dell’Omo, G., Kümmeth, F., Heidrich, H.,
 2203 Vyssotski, A.L. & Bonadonna, F. (2012) Flying at no mechanical energy cost:
 2204 disclosing the secret of wandering albatrosses. *PloS one*, **7**, e41449–e41449.
- 2205 Schick, R.S., Loarie, S.R., Colchero, F., Best, B.D., Boustany, A., Conde, D.A., Halpin,
 2206 P.N., Joppa, L.N., McClellan, C.M. & Clark, J.S. (2008) Understanding movement
 2207 data and movement processes: current and emerging directions. *Ecology letters*, **11**,
 2208 1338–1350.
- 2209 Seaman, D.E. & Powell, R.A. (1996) An evaluation of the accuracy of kernel density
 2210 estimators for home range analysis. *Ecology*, **77**, 2075–2085.
- 2211 Shepard, E.L. & Lambertucci, S.A. (2013) From daily movements to population
 2212 distributions: weather affects competitive ability in a guild of soaring birds. *Journal*
 2213 *of The Royal Society Interface*, **10**, 20130612.
- 2214 Shepard, E.L., Lambertucci, S.A., Vallmitjana, D. & Wilson, R.P. (2011) Energy beyond
 2215 food: foraging theory informs time spent in thermals by a large soaring bird. *Plos*
 2216 *One*, **6**, e27375–e27375.
- 2217 Shepard, E.L., Wilson, R.P., Quintana, F., Laich, A.G., Liebsch, N., Albareda, D.A.,
 2218 Halsey, L.G., Gleiss, A., Morgan, D.T. & Myers, A.E. (2008) Identification of
 2219 animal movement patterns using tri-axial accelerometry. *Endangered Species*
 2220 *Research*, **10**.
- 2221 Shepard, E.L., Wilson, R.P., Rees, W.G., Grundy, E., Lambertucci, S.A. & Vosper, S.B.
 2222 (2013) Energy landscapes shape animal movement ecology. *The American*
 2223 *Naturalist*, **182**, 298–312.
- 2224 Smith, M.D. (2011) The ecological role of climate extremes: current understanding and
 2225 future prospects. *Journal of Ecology*, **99**, 651–655.
- 2226 Smulders, M., Nelson, T.A., Jelinski, D.E., Nielsen, S.E., Stenhouse, G.B. & Laberee, K.
 2227 (2012) Quantifying spatial–temporal patterns in wildlife ranges using STAMP: a
 2228 grizzly bear example. *Applied Geography*, **35**, 124–131.
- 2229 Speziale, K.L., Lambertucci, S.A. & Olsson, O. (2008) Disturbance from roads negatively
 2230 affects Andean condor habitat use. *Biological Conservation*, **141**, 1765–1772.

- 2231 Spiegelhalter, D., Thomas, A., Best, N. & Lunn, D. (2003) WinBUGS user manual.
- 2232 Spiegel, O., Harel, R., Getz, W.M. & Nathan, R. (2013) Mixed strategies of griffon
2233 vultures' (*Gyps fulvus*) response to food deprivation lead to a hump-shaped
2234 movement pattern. *Movement ecology*, **1**.
- 2235 Stone, G.N., Gilbert, F., Willmer, P., Potts, S., Semida, F. & Zalut, S. (1999) Windows of
2236 opportunity and the temporal structuring of foraging activity in a desert solitary bee.
2237 *Ecological Entomology*, **24**, 208–221.
- 2238 Strandberg, R., Klaassen, R.H., Hake, M. & Alerstam, T. (2009) How hazardous is the
2239 Sahara Desert crossing for migratory birds? Indications from satellite tracking of
2240 raptors. *Biology letters*, rsbl20090785.
- 2241 Streby, H.M., Kramer, G.R., Peterson, S.M., Lehman, J.A., Buehler, D.A. & Andersen,
2242 D.E. (2015) Tornadoic Storm Avoidance Behavior in Breeding Songbirds. *Current*
2243 *Biology*, **25**, 98–102.
- 2244 Team, R.C. (2014) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation
2245 for Statistical Computing, Vienna, Austria, 2012.
- 2246 Thompson, P.M., Miller, D., Cooper, R. & Hammond, P.S. (1994) Changes in the
2247 distribution and activity of female harbour seals during the breeding season:
2248 implications for their lactation strategy and mating patterns. *Journal of Animal*
2249 *Ecology*, 24–30.
- 2250 Thurfjell, H., Ciuti, S. & Boyce, M.S. (2014) Applications of step-selection functions in
2251 ecology and conservation. *Movement Ecology*, **2**.
- 2252 Tilling, R. (2009) Volcanism and associated hazards: the Andean perspective. *Advances in*
2253 *Geosciences*, **22**, 125–137.
- 2254 Tilman, D. & Kareiva, P.M. (1997) *Spatial ecology: the role of space in population*
2255 *dynamics and interspecific interactions*, Princeton University Press.
- 2256 Tryjanowski, P., Sparks, T.H. & Profus, P. (2009) Severe flooding causes a crash in
2257 production of white stork (*Ciconia ciconia*) chicks across Central and Eastern
2258 Europe. *Basic and Applied Ecology*, **10**, 387–392.
- 2259 Tucker, M.A., Ord, T.J. & Rogers, T.L. (2014) Evolutionary predictors of mammalian
2260 home range size: body mass, diet and the environment. *Global Ecology and*
2261 *Biogeography*, **23**, 1105–1114.
- 2262 Turchin, P. (1998) *Quantitative analysis of movement: measuring and modeling population*
2263 *redistribution in animals and plants*, Sinauer Associates Sunderland.
- 2264 Urbano, F., Cagnacci, F., Calenge, C., Dettki, H., Cameron, A. & Neteler, M. (2010)
2265 Wildlife tracking data management: a new vision. *Philosophical Transactions of the*
2266 *Royal Society B: Biological Sciences*, **365**, 2177–2185.
- 2267 Wakefield, E.D., Phillips, R.A., Trathan, P.N., Arata, J., Gales, R., Huin, N., Robertson, G.,
2268 Waugh, S.M., Weimerskirch, H. & Matthiopoulos, J. (2011) Habitat preference,
2269 accessibility, and competition limit the global distribution of breeding Black-
2270 browed Albatrosses. *Ecological Monographs*, **81**, 141–167.
- 2271 Wallace, M.P. & Temple, S.A. (1987) Competitive interactions within and between species
2272 in a guild of avian scavengers. *The Auk*, 290–295.
- 2273 Wall, J. (2014) *Movement Ecology Tool for ArcGIS (ArcMET)*,.
- 2274 Walter, W.D., Onorato, D.P. & Fischer, J.W. (2015) Is there a single best estimator?
2275 Selection of home range estimators using area-under-the-curve. *Movement ecology*,
2276 **3**, 1–11.

- 2277 Wang, M. & Grimm, V. (2007) Home range dynamics and population regulation: an
2278 individual-based model of the common shrew *Sorex araneus*. *Ecological Modelling*,
2279 **205**, 397–409.
- 2280 Wearmouth, V.J. & Sims, D.W. (2008) Sexual segregation in marine fish, reptiles, birds
2281 and mammals: behaviour patterns, mechanisms and conservation implications.
2282 *Advances in marine biology*, **54**, 107–170.
- 2283 Wikelski, M., Martin, L.B., Scheuerlein, A., Robinson, M.T., Robinson, N.D., Helm, B.,
2284 Hau, M. & Gwinner, E. (2008) Avian circannual clocks: adaptive significance and
2285 possible involvement of energy turnover in their proximate control. *Philosophical*
2286 *Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, **363**, 411–423.
- 2287 Williams, T.D. (2005) Mechanisms underlying the costs of egg production. *Bioscience*, **55**,
2288 39–48.
- 2289 Wilson, D., Heinsohn, R. & Legge, S. (2006) Age- and sex-related differences in the spatial
2290 ecology of a dichromatic tropical python (*Morelia viridis*). *Austral Ecology*, **31**,
2291 577–587.
- 2292 Wilson, G.R., Cooper, S.J. & Gessaman, J.A. (2004) The effects of temperature and
2293 artificial rain on the metabolism of American kestrels (*Falco sparverius*).
2294 *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative*
2295 *Physiology*, **139**, 389–394.
- 2296 Wingfield, J.C. (2008) Organization of vertebrate annual cycles: implications for control
2297 mechanisms. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological*
2298 *Sciences*, **363**, 425–441.
- 2299 Van Winkle, W. (1975) Comparison of several probabilistic home-range models. *The*
2300 *Journal of Wildlife Management*, 118–123.
- 2301 Wittemyer, G., Polansky, L., Douglas-Hamilton, I. & Getz, W.M. (2008) Disentangling the
2302 effects of forage, social rank, and risk on movement autocorrelation of elephants
2303 using Fourier and wavelet analyses. *Proceedings of the National Academy of*
2304 *Sciences*, **105**, 19108–19113.
- 2305 Wolf, B.O. & Walsberg, G.E. (2000) The role of the plumage in heat transfer processes of
2306 birds. *American Zoologist*, **40**, 575–584.
- 2307 Worton, B.J. (1989) Kernel methods for estimating the utilization distribution in home-
2308 range studies. *Ecology*, **70**, 164–168.
- 2309
-