



Universidad Nacional del Comahue  
Centro Regional Universitario Bariloche

# **Selección de hábitat de nidificación en aves rapaces y su relación con el comportamiento individual: el caso del Águila Mora en el noroeste patagónico**

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



**Lic. Ignazi, Gonzalo Oscar**

Director: Dr. Lambertucci, Sergio Agustín

Codirectora: Dra. Trejo, Ana Raquel

2021

1	<b>Índice</b>	
2	<b>RESUMEN</b> .....	<b>3</b>
3	<b>ABSTRACT</b> .....	<b>6</b>
4	<b>MARCO TEÓRICO</b> .....	<b>8</b>
5	<b>OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS</b> .....	<b>12</b>
6	<i>Especie de estudio</i> .....	13
7	<i>Área de estudio</i> .....	19
8	<b>CAPÍTULO I: Respuesta funcional y numérica en una rapaz de gran porte mediada por la</b>	
9	<b>abundancia de un lagomorfo exótico</b> .....	<b>21</b>
10	<i>Introducción</i> .....	22
11	<i>Métodos</i> .....	24
12	<i>Resultados</i> .....	29
13	<i>Discusión</i> .....	36
14	<b>CAPÍTULO II: Un lagomorfo exótico puede influir en la abundancia de águilas y en la</b>	
15	<b>densidad de territorios reproductivos: un estudio de campo y metanálisis sobre la</b>	
16	<b>distancia al vecino más cercano</b> .....	<b>42</b>
17	<i>Introducción</i> .....	43
18	<i>Métodos</i> .....	45
19	<i>Resultados</i> .....	50
20	<i>Discusión</i> .....	54
21	<b>CAPÍTULO III: Selección de hábitat reproductivo del águila mora a escalas múltiples en el</b>	
22	<b>noroeste patagónico</b> .....	<b>58</b>
23	<i>Introducción</i> .....	59
24	<i>Métodos</i> .....	60
25	<i>Resultados</i> .....	65
26	<i>Discusión</i> .....	69
27	<b>CAPÍTULO IV: Respuestacomportamental de las águilas mora reproductoras en relación</b>	
28	<b>al disturbio antrópico</b> .....	<b>73</b>
29	<i>Introducción</i> .....	74
30	<i>Métodos</i> .....	76
31	<i>Resultados</i> .....	80
32	<i>Discusión</i> .....	87
33	<b>CONCLUSIONES</b> .....	<b>94</b>
34	<b>BIBLIOGRAFÍA</b> .....	<b>99</b>
35		
36	<b>TRABAJO DE RESPALDO</b> .....	<b>114</b>

## 37 **Resumen**

38           Los animales buscan habitar aquellos ambientes donde encuentren los  
39 recursos necesarios para su supervivencia en la medida que maximicen su  
40 adecuación (fitness). La selección de hábitat es un proceso dinámico que  
41 obedece principalmente a la disponibilidad de recursos en el ambiente tanto  
42 espacial como temporalmente. Asimismo, el comportamiento de los individuos  
43 también afecta la manera en la que la población usa el espacio. Aquellas  
44 especies que presenten diversas respuestas comportamentales entre sus  
45 individuos son capaces de ocupar ambientes con mayor grado de urbanización,  
46 haciéndolas potencialmente más exitosas en un contexto donde el hombre y  
47 sus actividades afectan cada vez más a los ecosistemas. En esta tesis utilicé a  
48 la población de un depredador tope, el águila mora (*Geranoaetus*  
49 *melanoleucus*) en el noroeste de la Patagonia, para estudiar aspectos  
50 poblacionales en relación a fluctuaciones en la población de su presa principal,  
51 la selección de hábitat reproductivo y las personalidades en sitios con distinto  
52 grado de impacto antrópico.

53           En el primer capítulo evalué el impacto en la población de águilas  
54 producido por fluctuaciones en la abundancia de su presa principal, la liebre  
55 europea (*Lepus europaeus*), un herbívoro lagomorfo introducido. Para ello  
56 comparé datos de dieta, parámetros reproductivos, estructura de edades y  
57 abundancia de liebres en distintos momentos de las últimas tres décadas.  
58 Encontré que disminuciones en la abundancia de liebres produjeron cambios  
59 en la dieta y se asociaron a cambios en la estructura de edades de la población  
60 de águilas, con menor proporción de individuos inmaduros cuando las liebres  
61 fueron escasas. Asimismo hubo una disminución del éxito reproductivo, aunque  
62 la abundancia de águilas adultas no se vio modificada.

63           En el segundo capítulo estudié el efecto de la abundancia de liebres  
64 sobre la densidad poblacional de las águilas. Para ello realicé censos de liebres  
65 y medí la distancia al vecino más cercano promedio de nidos activos de  
66 águilas. Luego comparé estos resultados con los de otras águilas que  
67 consuman liebres en otras regiones. Encontré que las águilas mora presentan  
68 una densidad poblacional más alta según lo esperado por su peso corporal en

69 comparación a especies similares, posiblemente debido al éxito de la liebre  
70 europea luego de su introducción.

71 En el tercer capítulo analicé los factores ambientales que determinan el  
72 establecimiento de territorios reproductivos de las águilas. Utilicé sistemas de  
73 información geográfica para extraer datos de cobertura, topografía y  
74 productividad, y los evalué a diferentes escalas comparando territorios con  
75 sitios control. Encontré que la topografía y la cobertura de mallines son  
76 seleccionadas por las águilas a distintas escalas. Esto indica que tanto la  
77 disponibilidad de sustratos para nidificar, como la abundancia de alimento son  
78 los dos factores más importantes para el establecimiento de territorios.

79 En último capítulo exploré el comportamiento de individuos de territorios  
80 con distinto grado de exposición a disturbios antrópico para evaluar su efecto  
81 sobre la personalidad de las águilas. Para ello medí las distancias de reacción  
82 de los adultos reproductores a medida que realizaba aproximaciones a su nido  
83 caminando. Luego analicé la relación entre las distintas personalidades que  
84 encontré en las águilas y la distancia a la que nidificaban de rutas y  
85 asentamientos humanos. Encontré que las águilas que nidifican cerca de  
86 caminos de ripio poco transitados son las que presentaron una mayor  
87 sensibilidad ante las aproximaciones a pie. Posiblemente la interacción con  
88 humanos asociada a esos caminos, en los que quienes trabajan en las  
89 estancias suelen realizar sus actividades, genere que las águilas sean más  
90 susceptibles.

91 Los resultados que encontré indican que el águila mora es más  
92 abundante de lo esperado si se la compara con especies similares de otras  
93 regiones del mundo. Esto se ve reflejado en la densidad de los territorios  
94 reproductivos y en las escalas a las que selecciona los recursos alimenticios  
95 para reproducirse. Asimismo presenta una diversidad de respuestas  
96 comportamentales entre los individuos, asociada al hecho de que habita  
97 ambientes con distinto grado de disturbio antrópico. Posiblemente este éxito  
98 aparente esté relacionado con la abundancia de liebres que existe actualmente  
99 en la región. Por lo tanto, cualquier manejo de esta especie exótica debería  
100 considerar su efecto la red trófica ya que su influencia sobre un depredador



101 tope abundante como muestra esta tesis es importante y podría generar  
102 efectos en cadena sobre otras especies.

103

104

105

106



107

108 **Abstract**

109           Animals seek to inhabit those environments where they find the  
110 necessary resources for their survival to the extent that they maximize their  
111 fitness. Habitat selection is a dynamic process that is mainly due to the  
112 availability of resources in the environment both spatially and temporally.  
113 Likewise, the behavior of individuals also affects the way in which the  
114 population uses space. Those species that present diverse personalities among  
115 their individuals are capable of occupying environments with a greater degree of  
116 urbanization, making them potentially more successful in a context where  
117 humans and their activities increasingly affect ecosystems. In this thesis, I used  
118 the black-chested buzzard-eagle (*Geranoaetus melanoleucus*) population of  
119 northwestern Patagonia to study demographic aspects in relation to fluctuations  
120 in the abundance of their main prey, the selection of breeding habitat and  
121 personalities in sites with different degrees of anthropogenic impact.

122           In the first chapter I evaluated the impact on the eagle population caused  
123 by fluctuations in the abundance of its main prey, the European hare (*Lepus*  
124 *europaeus*), an introduced lagomorph. To do this, I compared data on diet,  
125 reproductive parameters, age structure and abundance of hares belonging to  
126 different moments in the last three decades. I found that decreases in the  
127 abundance of hares produced changes in diet and affected the age structure of  
128 the eagle population, with a lower proportion of immature individuals when  
129 hares were scarce. There was also a decrease in reproductive success,  
130 although the abundance of adult eagles was not modified.

131           In the second chapter I studied the effect of the abundance of hares on  
132 the population density of eagles. To do this, I conducted hare censuses and  
133 measured the average distance to the nearest neighbor active eagle nests. I  
134 then compared these results with those of other hare-eating eagles in other  
135 regions. I found that eagles exhibit a higher population density as expected for  
136 their body weight compared to similar species, possibly due to the abundance  
137 of the European hare which was very success after its introduction.

138           In the third chapter, I analyzed the environmental factors that determine  
139 the establishment of reproductive territories for the eagles. I used geographic

140 information systems to extract coverage, topography and productivity data, and  
141 evaluated them at different scales comparing territories with control sites. I  
142 found that the topography and coverage of mallines are selected by eagles at  
143 different scales. This indicates that both the availability of substrates for nesting  
144 and the abundance of food are the two most important factors for establishing  
145 territories.

146 In the last chapter, I explored the behavior of individuals from territories  
147 with different degrees of exposure to anthropogenic disturbances to assess  
148 their effect on the behavior of eagles. To do this, I measured the reaction  
149 distances of the breeding adults as they approached their nest by walking. Then  
150 I analyzed the relationship between the different responses found among  
151 individuals and the distance at which they nested from routes and human  
152 settlements. I found that the eagles that nest near low-traffic gravel roads are  
153 the most sensitive to foot approaches. Possibly the low interaction with humans  
154 associated with these roads, in which those who work in the ranches usually  
155 carry out their activities, makes eagles more susceptible.

156 The results I found indicate that the black-chested buzzard-eagle is more  
157 abundant than expected when compared to similar species from other regions  
158 of the world. This is reflected in the density of reproductive territories and in the  
159 scales at which it selects food resources to reproduce. It also presents a  
160 diversity of personalities among individuals, associated with the fact that it  
161 inhabits environments with different degrees of anthropogenic disturbance. This  
162 apparent success is possibly related to the abundance of hares that currently  
163 exists in the region. Therefore, any management of this exotic species should  
164 consider its effect on the trophic network since its influence on one abundant  
165 top predator as shown by this thesis is important and could generate chain  
166 effects on other species.

167  
168  
169  
170  
171  
172

## Marco teórico

173

174

175

176

177



178

179

180

181

182

183

184



185           La identificación de las variables que determinan la distribución de las  
186 especies en el ambiente ha sido uno de los objetivos más importantes en los  
187 estudios ecológicos (Cody 1985). Éste tipo de estudios han mostrado que la  
188 distribución y disponibilidad de los recursos determinan en gran medida cuan  
189 libres de desplazarse en el ambiente y seleccionar un hábitat particular son los  
190 animales (Jones 2001). El hábitat ha sido definido como el conjunto de todos  
191 aquellos factores ambientales que una especie utiliza para su supervivencia y  
192 reproducción (Block & Brennan 1993). El término selección de hábitat se refiere  
193 al proceso jerárquico de comportamiento que podría resultar en un uso  
194 desproporcionado de los recursos disponibles y, por ende, tener un efecto  
195 sobre la supervivencia (Block & Brennan 1993). Los estudios sobre selección  
196 de hábitat son importantes por su valor ecológico y porque proporcionan  
197 información valiosa sobre la demografía de las especies y las características  
198 ambientales en planes de conservación (Caughley 1994).

199           La elección de un hábitat apropiado es crucial para la aptitud de los  
200 individuos, ya que aquellos que logren ocupar territorios que maximicen su  
201 éxito reproductivo contribuirán más a las generaciones futuras (Newton 1989,  
202 Franklin *et al.* 2000). El proceso de selección de un determinado hábitat está  
203 ligado a la presencia de variaciones espaciales en la distribución de los  
204 recursos, lo que conlleva a la existencia de hábitats de distintas calidades  
205 (Johnson 2007). Encontrar estimadores para medir la calidad de distintos  
206 hábitats y, particularmente, de distintos territorios de cría acarrea ciertas  
207 complicaciones. Las metodologías para hacerlo varían según la especie de  
208 estudio, y es común que se utilicen estimadores indirectos para evaluar la  
209 calidad del territorio. Por ejemplo, para aves con tamaño de puesta grande que  
210 suelen tener camadas numerosas, el éxito reproductivo es una de las variables  
211 más utilizadas para estimar la calidad del territorio (Kerbiou *et al.* 2006). Otros  
212 autores han tomado como indicadores características ambientales como, por  
213 ejemplo, la cobertura vegetal (Vickery *et al.* 1992, Franklin *et al.* 2000). Más  
214 recientemente, Sergio & Newton (2003) concluyeron, en base al seguimiento  
215 de una población de milanos negros (*Milvus migrans*) durante un período de  
216 diez años, que la frecuencia de ocupación de un determinado territorio a lo  
217 largo de los años es un buen estimador de la calidad del sitio. En cambio, en el

218 caso de algunas aves rapaces cuya dieta es bien conocida, la disponibilidad del  
219 alimento suele ser un estimador directo de la calidad de un determinado  
220 territorio (Widén 1994, Franklin *et al.* 2000). Por otra parte, el comportamiento  
221 también es un factor con una importante implicancia en la selección del hábitat  
222 para un individuo (Jones 2001).

223 Una cantidad creciente de evidencia indica que, dentro de una misma  
224 especie, los individuos difieren en aspectos de su comportamiento tales como  
225 la agresividad, miedo a lo nuevo (Dall *et al.* 2004, Dingemanse *et al.* 2004,  
226 Dingemanse & Réale 2005), exploración de ambientes urbanos, etc. (Réale *et al.*  
227 *et al.* 2007). Estas variaciones en cuanto al comportamiento pueden influenciar la  
228 manera en la que las poblaciones perduran en ambientes cada vez más  
229 urbanizados y dinámicos (Dall *et al.* 2004, Carrete & Tella 2010, 2017, Bókony  
230 *et al.* 2012). Además, numerosos trabajos han demostrado que las variaciones  
231 individuales del comportamiento tienen consecuencias en la aptitud  
232 (Dingemanse & Réale 2005, Smith & Blumstein 2008, Beekman & Jordan  
233 2017). Se asume que la personalidad juega un papel muy importante en  
234 muchos aspectos del comportamiento animal, incluyendo el uso del hábitat,  
235 dispersión, y comportamiento social (Dingemanse *et al.* 2003, Dall *et al.* 2004).

236 En este trabajo se estudiarán variaciones en uso de hábitat y el  
237 comportamiento de distintos individuos de una especie territorial, y su relación  
238 con las características ambientales en cada territorio, para así indagar en el  
239 mecanismo de selección del hábitat. Para ello, utilicé como especie modelo al  
240 águila mora (*Geranoaetus melanoleucus*, ver “especie de estudio” para los  
241 detalles de la historia natural y descripción de la especie). La densidad  
242 poblacional de la especie en el noroeste patagónico está entre las más altas  
243 registradas para águilas de gran tamaño (Hiraldo *et al.* 1995). Este éxito podría  
244 estar relacionado con la abundancia de la Liebre Europea (*Lepus europaeus*),  
245 una especie de lagomorfo introducido a mediados del siglo XX en la Patagonia  
246 (Grigera & Rapoport 1983) que constituye uno de los recursos alimenticios  
247 principales del Águila Mora (Pavez *et al.* 1992, Hiraldo *et al.* 1995).

248 Hasta la fecha se han realizado diversos estudios que abordan temáticas  
249 relacionadas con el uso y selección de hábitats en aves rapaces en otras  
250 regiones del planeta (e.j. (Penteriani & Faivre 1997, Tapia *et al.* 2004, Johnson



251 2007). Asimismo, existe unan cantidad creciente de información acerca de los  
252 comportamientos individuales (“personalidades”) de aves alrededor del mundo  
253 (e.j. Dingemane *et al.* 2002, Garamszegi *et al.* 2006, Carrete & Tella 2010).  
254 Sin embargo, no se han realizado estudios sobre las personalidades de aves  
255 rapaces de gran tamaño y la relación que guarda esta característica con su  
256 distribución en el ambiente. La alta abundancia del águila mora en el noroeste  
257 de la Patagonia hace de esta especie un excelente modelo para abordar este  
258 tipo de preguntas. Por todo esto me planteé como hipótesis general de esta  
259 tesis que la densidad de águilas mora, su demografía y personalidades en el  
260 noroeste de la Patagonia van a responder a variables naturales y antrópicas  
261 relacionadas a la abundancia de su alimento principal, presencia humana y de  
262 ambientes para poder reproducirse.

263

264



265

266

267

268

## Objetivos y estructura de la tesis

269

270

### Objetivo general

272 El objetivo general fue realizar un aporte al conocimiento sobre uso y  
273 selección de hábitat de aves rapaces de gran porte integrando el análisis de  
274 cambios poblacionales a lo largo del tiempo y el espacio con aspectos del  
275 comportamiento utilizando como modelo de estudio a la población de águila  
276 mora del noroeste de la Patagonia. Para ello estructuré la tesis en cuatro  
277 capítulos, cada uno de los cuales aborda un objetivo particular:

278

### Objetivos particulares

280 1) Evaluar los efectos que tienen cambios en la abundancia del recuso trófico  
281 principal sobre la dieta, éxito reproductivo, estructura de edades y  
282 abundancia de la población de águilas a lo largo del tiempo.

283

284 2) Analizar la densidad de territorios reproductivos de las águilas en relación a  
285 la abundancia de lagomorfos introducidos y compararla con la de especies  
286 similares en sistemas donde las presas sean nativas.

287

288 3) Estudiar la selección de hábitat reproductivo a múltiples escalas de las  
289 águilas considerando variables ambientales relacionadas con la  
290 productividad primaria, la cobertura vegetal, topografía y disturbios  
291 antrópicos.

292

293 4) Estudiar el efecto de distintos disturbios antrópicos sobre la conducta de las  
294 águilas reproductoras ante la presencia de humanos.

295

296

297

298

299

## 300 **Especie de estudio: el águila mora (*Geranoaetus*** 301 ***melanoleucus*)**

302  
303 El águila mora (*Geranoaetus melanoleucus*) es un ave rapaz del orden  
304 Accipitriformes, familia Accipitridae y subfamilia Buteoninae (Jiménez & Jaksic  
305 1990) que fue descrita por primera vez en 1922 por Swan. Se distribuye a lo  
306 largo de Sudamérica desde Venezuela hasta Tierra del Fuego habitando  
307 principalmente ambientes abiertos y escarpados (Ferguson-Lees & Christie  
308 2001). Pese a su nombre no se trata de un águila en sentido estricto, ya que  
309 estas últimas pertenecen a la subfamilia Accipitrinae (Del Hoyo *et al.* 2014).  
310 Recibe distintos nombres en español a lo largo de su distribución como águila,  
311 águila de páramo, águila chilena o águila escudada, águila pechinegra, entre  
312 otros. Lo mismo sucede en con su nombre inglés: Black-chested Buzzard-  
313 eagle, Black-chested Eagle-buzzard, Grey Buzzard-eagle (Ferguson-Lees &  
314 Christie 2001, Del Hoyo *et al.* 2014). En esta tesis utilizaremos el nombre en  
315 español más difundido en Argentina para la especie, águila mora, y Black-  
316 chested Buzard-eagle en inglés. Asimismo en el texto nos referiremos a  
317 “águila” al hablar de la especie estudiada.

### 318 319 **Filogenia y distribución**

320 El águila mora pertenece a la subfamilia Buteoninae la cual incluye 68  
321 especies distribuidas en todos los continentes excepto la Antártida (Mindell *et*  
322 *al.* 2018). Durante muchos años el género *Geranoaetus* fue monoespecífico  
323 (Jiménez & Jaksic 1990) incluyendo solamente a *G. melanoleucus* como  
324 especie hermana del aguilucho Común (*Buteo poliosoma*) y el aguilucho puna  
325 (*B. poecilochrous*) debido a las diferencias morfológicas y ecológicas que  
326 presenta con dichas especies (Riesing *et al.* 2003). Sin embargo estudios más  
327 recientes clasifican al Aguilucho Común y al Aguilucho Puna como *G.*  
328 *poliosoma* y *G. poecilochrous* respectivamente. Asimismo se incluyó al  
329 Aguilucho de Alas Largas dentro de este mismo género como *G. albicaudatus*  
330 (Lerner & Mindell 2005, Mindell *et al.* 2018). De esta manera, en la bibliografía

331 actual el género *Geranoaetus* incluye a cuatro especies que juntas forman un  
332 grupo monofilético. Estas relaciones de parentesco fueron establecidas  
333 mediante análisis moleculares utilizando el marcadores tanto mitocondriales  
334 como nucleares, y en todos los casos lo árboles resultantes son consistentes  
335 en este sentido (Riesing *et al.* 2003, Lerner & Mindell 2005, Mindell *et al.* 2018).

336         Asimismo, se distinguen actualmente las subespecies *G. m. australis* y  
337 *G. m. melanoleucus*, las cuales presentan una distribuciones disyuntas  
338 (Jiménez & Jaksic 1990, Ferguson-Lees & Christie 2001, Del Hoyo *et al.* 2014).  
339 *G. m. australis* tiene una distribución asociada a la cordillera de los Andes y  
340 cordones montañosos aledaños, llegando hasta la costa atlántica en la  
341 Patagonia. Por su parte *G. m. melanoleucus* se distribuye por el este desde  
342 Buenos Aires hasta Bahía, en Brasil (Jiménez & Jaksic 1990) (Figura 1).

343

344

345

346

347

348

349

350

351

352

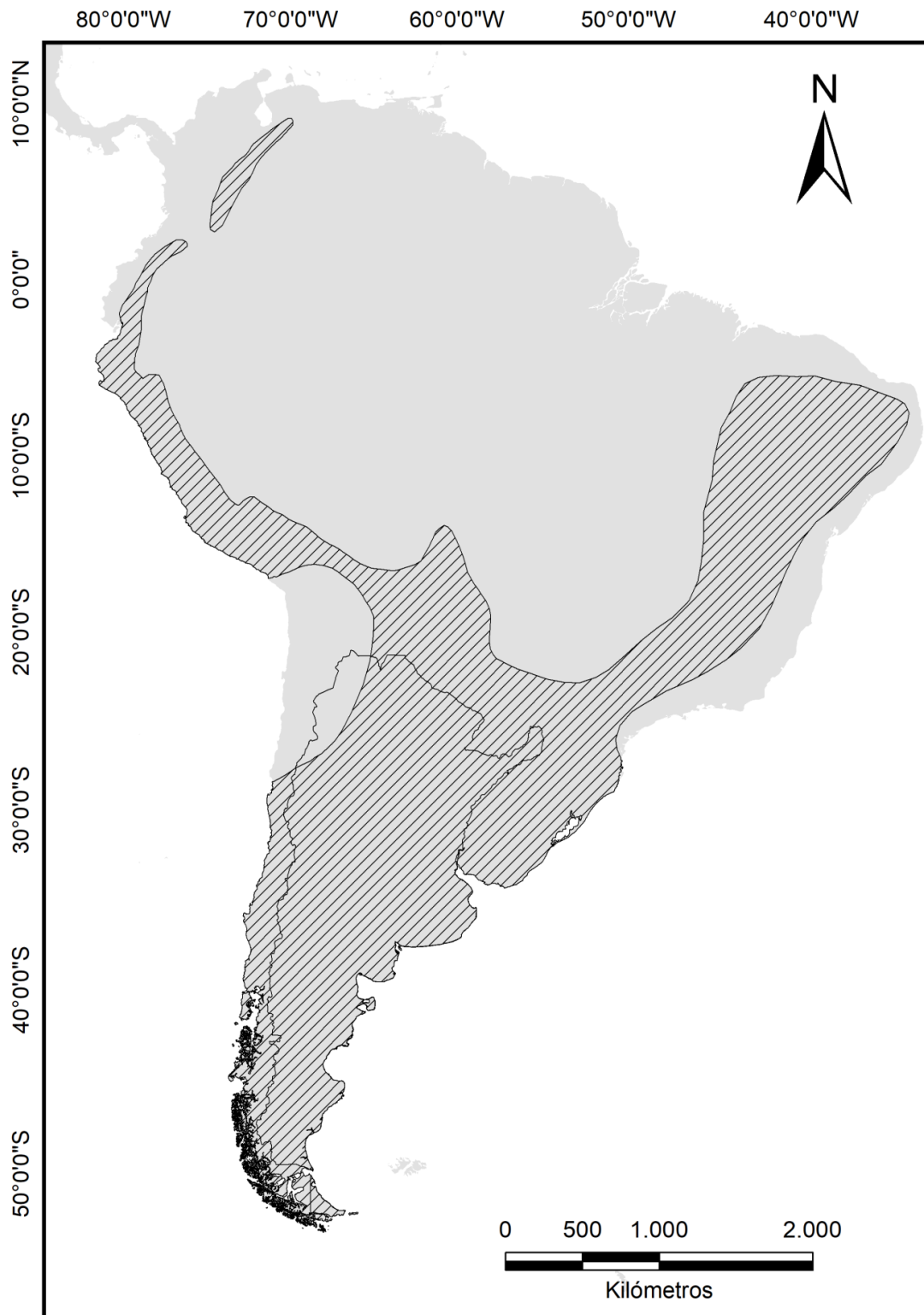
353

354

355

356

357



358

359

360

361

**Figura 1:** Distribución geográfica del águila mora (*Geranoaetus melanoleucus*). Los datos fueron aportados por la UICN Red List Data (<https://globally-threatened-bird-forums.birdlife.org/>).

## 362 **Morfología**

363 Es una rapaz de gran porte con un peso registrado de entre 1670 y  
364 3170g y una envergadura de hasta 182cm (Jiménez & Jaksic 1990). Las alas  
365 de los individuos adultos son anchas a la altura de las secundarias y  
366 puntiagudas en los extremos. Presenta una cola en forma de diamante  
367 extremadamente corta en comparación a otras especies similares. El ancho de  
368 sus alas y lo corto de su cola le dan una silueta en vuelo de forma triangular  
369 muy característica que la hace fácilmente identificable en el campo (Figura 2.a,  
370 Narosky & Yzurieta 1987, Jaramillo *et al.* 2003). La coloración del plumaje es  
371 principalmente gris oscuro con coberteras alares más pálidas y el pecho casi  
372 negro que contrasta mucho con el resto del abdomen blanco que, en el caso de  
373 *G. m. asutralis*, tiene finas estrías grises (Del Hoyo *et al.* 2014). En vuelo  
374 manifiesta una coloración principalmente blanca bajo las alas y grisácea en el  
375 dorso de las mismas (Jaramillo *et al.* 2003). Los juveniles presentan una silueta  
376 diferente, en la que tanto la cola como las alas son más largas en relación a las  
377 de los adultos (Figura 2c). La coloración de los juveniles es  
378 predominantemente marrón. A medida que mudan el plumaje el mismo va  
379 tornándose cada vez más oscuro, alcanzando el patrón de coloración definitivo  
380 a los 4 o 5 años de edad (Jiménez & Jaksic 1990, Kovacs 2006). Estas  
381 diferencias marcadas entre inmaduros y adultos fueron claves en el trabajo de  
382 campo del segundo capítulo de esta tesis en el que evaluamos cambios en la  
383 estructura de clases de edad a lo largo del tiempo.

384 Ambos sexos presentan igual coloración aunque, como en muchas otras  
385 aves rapaces, existe un dimorfismo sexual inverso en el que las hembras son  
386 de mayor porte que los machos (Figura 2a). Los machos adultos miden  
387 alrededor de 65cm de longitud mientras que las hembras miden 75cm.  
388 Asimismo también se diferencian en el largo de las alas, con unos siendo ésta  
389 una característica consistente para diferenciar machos y hembras durante el  
390 vuelo (Jiménez & Jaksic 1990, Kovacs 2006).

391

392

393





394

395

396

397

### 398 **Dieta**

399

400

401

402

403

404

405

406

407

408

409

410

411

**Figura 2:** A. Adultos de águila mora con el macho más pequeño que la hembra. B. Adulto en vuelo. C. Juvenil del primer año en vuelo.

Es considerada una especie cazadora generalista aunque también suele consumir carroña (Jiménez & Jaksic 1990, Ferguson-Lees & Christie 2001). La mayoría de los trabajos de ecología trófica de esta especie fueron llevados a cabo en Patagonia donde consume una amplia variedad de presas que incluye mamíferos pequeños y medianos, aves, reptiles y artrópodos (Jiménez & Jaksic 1990, Galende & Trejo 2003, Trejo *et al.* 2006). En este sentido es una especie versátil capaz de adaptar su dieta en relación al ambiente en el que se encuentre (Trejo *et al.* 2006). Sin embargo, los trabajos con mayor tamaño de muestral y realizados en los ambientes predominantes del noroeste patagónico registraron que en términos de frecuencia de consumo los lagomorfos, principalmente la Liebre Europea (*Lepus europaeus*), constituyen hasta el 90% de la dieta (Hiraldo *et al.* 1995, Bustamante *et al.* 1997).

## 412 **Reproducción**

413           Como la mayoría de las aves rapaces, el águila mora se establece en  
414 territorios excluyentes para su preproducción- (Ferguson-Lees & Christie 2001,  
415 Newton 2010, Saggese *et al.* 2018a). Estos son reutilizados durante las  
416 subsiguientes temporadas reproductivas por los mismos individuos, lo que  
417 significa que las águilas no se desplazan para ocupar nuevos territorios entre  
418 temporadas, sino que se mantienen ocupando el propio. Debido a esto, un  
419 territorio puede mantenerse ocupado por prolongados periodos de tiempo,  
420 llegando a durar activos por más de una década (Saggese *et al.* 2018). En  
421 estos territorios las águilas construyen grandes nidos en forma de plataforma  
422 utilizando ramas de la vegetación circundante. Los mismos pueden estar  
423 contruidos sobre una diversidad de sustratos como árboles, arbustos,  
424 acantilados, postes eléctricos o el suelo (Jiménez & Jaksic 1990, Ferguson-  
425 Lees & Christie 2001, Saggese & De Lucca 2001a, Ignazi 2015). Al igual que la  
426 mayoría de las especies de águilas, cada pareja puede construir varios nidos  
427 dentro de su territorio denominados nidos alternativos (Hiraldo *et al.* 1995). El  
428 tamaño de puesta varía entre uno y tres huevos que son incubados durante 30  
429 días aproximadamente. Los pichones permanecen en el nido por otros 40 días.  
430 Durante la primera etapa de este periodo, cuando los pichones aún no son  
431 capaces de termorregular, la hembra permanece en el nido y es el macho el  
432 que se encarga de aportar el alimento. Luego ambos adultos participan de la  
433 búsqueda de alimento (Jiménez & Jaksic 1990, De Lucca & Saggese 2012). El  
434 periodo de dependencia y el inicio de la dispersión natal del águila mora son  
435 desconocidos. Durante los primeros muestreos en el marco de esta tesis pude  
436 observar pichones que tras 60 días de haber abandonado el nido seguían en el  
437 territorio reproductivo y dependían de los padres para la alimentación.

438

439

440

441

442

## Área de estudio

443

444 Los muestreos de esta tesis se realizaron en el noroeste de la región  
445 patagónica, entre la localidad rionegrina de San Carlos de Bariloche (41°08'S,  
446 71°12'O) y Junín de los Andes (39°57'S, 71°05'O) en la provincia de Neuquén.  
447 El clima en esta zona es templado frío, con una temperatura media anual de  
448 6°C. Como consecuencia del marcado gradiente de precipitaciones que se da  
449 desde la Cordillera hacia el este, la vegetación varía entre un bosque templado  
450 austral y un ambiente de estepa (Paruelo *et al.* 1998). Entre el bosque y la  
451 estepa se encuentra un ambiente ecotonal de transición que consiste en un  
452 mosaico de pastizales (*Festuca pallescens*, *Stipas* spp.), arbustos bajos  
453 dispersos (*Discaria articulata*, *Berberis buxifolia*, *Adesmia boronoides*, *Mulinum*  
454 *spinosum*), y parches aislados de árboles (*Austrocedrus chilensis*, *Lomatia*  
455 *hirsuta*, *Maytenus boaria*, *Schinus patagonicus*). Aquí las precipitaciones  
456 medias anuales son alrededor de los 800 mm. En el extremo Este del área de  
457 estudio, las precipitaciones medias anuales son de 200 mm. La vegetación  
458 corresponde a un ambiente de estepa, y se encuentra dominada por pastos de  
459 *Stipa* spp., con arbustos en cojín dispersos, como *Adesmia campestris*,  
460 *Berberis heterophylla*, *Senecio filaginoides*, *Mulinum spinosum* (León *et al.*  
461 1998, Paruelo *et al.* 1998, Oyarzabal *et al.* 2018). El paisaje está dominado por  
462 una topografía accidentada en la que se intercalan planicies y formas erosivas  
463 desarrolladas desde el Pleistoceno, lo que generó una gran cantidad de  
464 roquedales (Giacosa *et al.* 2001). Estos acantilados son posibles sitios de  
465 nidificación para las aves rapaces en general y, en particular, para el águila  
466 mora ya que el 84% de sus nidos se encuentran construidos en roquedales  
467 (Hiraldó *et al.* 1995).

468

469

470

471

472

473



474



475

476

477

**Figura 3:** Ubicación geográfica del área de estudio e imagen del tipo de paisaje dominante.

478



# CAPÍTULO I

479

480

**Respuesta funcional y numérica en una**

481

**rapaz de gran porte mediada por la**

482

**abundancia de un lagomorfo exótico**

483



484

485

486

487

488

489

## 490 **Introducción**

491 Los depredadores que dependen de una presa particular como su fuente  
492 principal de alimento pueden verse afectados de diferentes maneras según  
493 haya fluctuaciones en la abundancia de tal presa (Jaksić 1989, Marti *et al.*  
494 1993, Dupuy *et al.* 2009). Generalmente, cuando la abundancia de la presa  
495 mayormente consumida decrece, los depredadores responden ajustando su  
496 dieta. De acuerdo con la hipótesis de la presa alternativa (Angelstam *et al.*  
497 1984), los depredadores adaptarán su dieta de acuerdo a las fluctuaciones de  
498 la abundancia de su presa principal. Cuando esta respuesta funcional no  
499 alcanza a compensar la baja del recurso alimenticio, los depredadores pueden  
500 mostrar lo que se denomina una respuesta numérica, la cual implica cambios  
501 en los parámetros poblacionales (Solomon 1949, Redpath & Thirgood 1999).  
502 Por ejemplo, los depredadores que utilizaban al conejo europeo (*Oryctolagus*  
503 *cuniculus*) como su presa principal sufrieron cambios grandes cuando la  
504 población de conejos se redujo a la mitad debido a un brote de la enfermedad  
505 hemorrágica (EHC) a principios de la década del 80 en la Península Ibérica  
506 (Lees & Bell 2008, Moreno *et al.* 2008, Moleón *et al.* 2009). La mayoría mostró  
507 una respuesta funcional ajustando su dieta para compensar la falta de conejos  
508 (Fernández 1993, Moleón *et al.* 2009, 2012). Sin embargo, para otras especies,  
509 la falta de conejos redujo el rendimiento reproductivo (Fernández 1993)  
510 llegando incluso a generar la pérdida de territorios reproductivos (Martínez &  
511 Zuberogoitia 2001).

512 Un gran número de especies foráneas han sido introducidas en muchos  
513 ecosistemas alrededor del mundo produciendo impactos de diferentes  
514 magnitudes (Vitousek *et al.* 1996, Lowe *et al.* 2000). Algunas de estas especies  
515 introducidas se adaptaron rápidamente a sus nuevos ambientes y se  
516 transformaron en las presas principales de los depredadores de las  
517 comunidades invadidas (Tylianakis *et al.* 2008). En estos casos, cuando la  
518 presa introducida decrece se puede producir un importante impacto sobre el  
519 ensamble de depredadores nativos (Tablado *et al.* 2010). En la Patagonia la  
520 fuente de alimento para el ensamble de los depredadores nativos ha sido  
521 modificada a lo largo del último siglo por la introducción de especies como la



522 liebre europea (*Lepus europaeus*). La misma constituye un recurso alimenticio  
523 abundante, rico en biomasa y relativamente fácil de capturar para los  
524 carnívoros medianos y grandes. Fue introducida en 1888, y para el año 1980  
525 ya se encontraba presente en casi todo el territorio argentino (Grigera &  
526 Rapoport 1983). Actualmente es consumida por varias aves rapaces  
527 patagónicas (Hiraldo *et al.* 1995, Monserrat *et al.* 2005, Lambertucci *et al.*  
528 2009b, Barbar *et al.* 2016b), como así también por otros depredadores  
529 terrestres (Novaro *et al.* 2000). Sin embargo, no existen muchos estudios que  
530 evalúen el efecto que tienen las fluctuaciones de la población de liebres sobre  
531 los depredadores no solo en Patagonia, sino en Sudamérica.

532 Uno de los consumidores de liebre europea más destacado es el águila  
533 mora. La misma presenta una densidad de territorios reproductivos sumamente  
534 alta en comparación a otras especies águilas de ambientes abiertos (Hiraldo *et*  
535 *al.* 1995, Newton 2010, ver Introducción y Capítulo 2 para más detalles), y su  
536 dieta en el noroeste patagónico está representada hasta en un 90% por liebre  
537 europea (porcentaje de ocurrencia en egagrópilas). Incluso la distribución  
538 espacial de adultos e inmaduros se ve afectada en parte por la abundancia de  
539 liebres, ya que los últimos parecen preferir áreas donde la abundancia de  
540 liebres es particularmente alta. Dicha información fue publicada por Hiraldo *et*  
541 *al.* (1995) y Bustamante *et al.* (1997), y representa las bases para la realización  
542 del presente capítulo de la tesis.

543 Aquí evalúo cómo responden las águilas ante decrecimientos en la  
544 población de las liebres y discuto esta respuesta en comparación con la que  
545 manifiestan especies similares de otras regiones cuando las poblaciones de  
546 sus presas decaen. Mi hipótesis es que los cambios en la abundancia de la  
547 presa principal tendrán un efecto demográfico sobre su depredador. En base a  
548 esto, mis predicciones son que un decrecimiento en la abundancia de liebres  
549 producirá diferentes efectos sobre la población de águilas dependiendo de  
550 cuán intenso sea dicho decrecimiento. Para empezar, espero una disminución  
551 en el consumo de liebres cuando las mismas sean más escasas. Luego,  
552 espero que haya una respuesta numérica en la población de águilas (Rohner  
553 1996) de la siguiente manera: 1) cómo los individuos inmaduros no estarían  
554 sujetos a un territorio reproductivo y los mismos pueden desplazarse en busca

555 de lugares con más recursos tróficos, espero un cambio en la estructura de  
556 edades donde disminuya la proporción de inmaduros en momentos que las  
557 liebres sean más escasas, 2) una disminución en el rendimiento reproductivo  
558 evidenciada por una menor cantidad de parejas que se reproduzcan (parejas  
559 presentes en su territorio pero que no manifiestan actividad reproductiva como  
560 acondicionamiento de nidos ni puesta de huevos) y/o menor éxito reproductivo  
561 (mortalidad de pichones antes de abandonar el nido reflejado en una menor  
562 cantidad de pichones/pareja/temporada) en las parejas que intentaron  
563 reproducirse en comparación con años previos en momentos en los que  
564 disminuyan las liebres, y 3) una reducción en la abundancia de individuos  
565 adultos en temporadas con escasas de liebres con la consecuente pérdida de  
566 territorios.

567

## 568 **Métodos**

### 569 **Área de estudio**

570 Los datos de campo de este capítulo de la tesis fueron tomados en los  
571 alrededores de la localidad neuquina de Junín de los Andes (ca. 39°57'S;  
572 71°05'W). Allí el paisaje consiste en extensas planicies cubiertas por  
573 vegetación esteparia y laderas de montaña, abundantes roquedales y fondos  
574 de valles con ríos y mallines. La vegetación consiste en una matriz  
575 heterogénea dominada por pastos (*Poa* sp., y especies de la tribu Stipae como  
576 *Pappostipa speciosa*), arbustos en cojín (*Mullinum spinosum*), con parches de  
577 arbustales (*Chacaya trinervis*, *Berberis darwinii* y *Schinus molle*) y algunos  
578 árboles dispersos (*Maytenus boaria* y *Austrocedrus chilensis*). El clima es frío y  
579 seco con una temperatura media anual de 6 °C y precipitación media anual de  
580 500 mm (León *et al.* 1998, Oyarzabal *et al.* 2018) concentrada en el otoño e  
581 invierno (de abril a agosto).

582

583

584

## 585 **Localización de nidos y rendimiento reproductivo**

586 Durante las temporadas reproductivas (de septiembre a febrero) de  
587 1991, 1992, 2011 y 2012 se relevó un área de aproximadamente 11309 Km<sup>2</sup>. A  
588 partir de aquí en este capítulo cuando indico la temporada reproductiva de un  
589 determinado año, me refiero a la temporada reproductiva que tuvo comienzo en  
590 septiembre de ese año. Utilicé los datos de las temporadas reproductivas  
591 iniciadas en 1991 y 1992 de manera conjunta (agrupados) para calcular la  
592 densidad de territorios, la distancia al vecino más cercano (NND) y los  
593 parámetros reproductivos (como así también para los datos de alimentación).  
594 Esto lo hice así ya que los datos para dichas temporadas están publicados en  
595 Hiraldo *et al.* (1995) y no es posible discriminar la información correspondiente  
596 a cada temporada. La búsqueda de territorios y nidos fue realizada recorriendo  
597 el área de estudio en caminos, tanto principales (rutas nacionales y  
598 provinciales) como secundarios (caminos internos dentro de las estancias) con  
599 vehículo y a pie fuera de caminos. La posición de los nidos fue registrada por  
600 colegas durante las temporadas de 1991, 1992 y 2006 y por mí en 2011 y 2012  
601 mediante la utilización de GPS. Utilicé esta información para calcular la  
602 densidad de territorios y la NND. Comparé la densidad de territorios y la NND  
603 en una sub-área de 415 Km<sup>2</sup> en la que el esfuerzo de muestreo fue el mismo  
604 para todas las temporadas en cuanto a la búsqueda de nidos y territorios. Esta  
605 sub-área corresponde a la que Hiraldo *et al.* (1995) se refieren como las  
606 “planicies”. Para el resto de los análisis sí incluí los datos registrados en la  
607 totalidad de los territorios que se encontraron. Definí a los territorios como  
608 ocupados cuando registré la presencia de una pareja de adultos en un  
609 acantilado o en cercanías de un nido en sucesivas visitas. Luego, si registraba  
610 algún tipo de comportamiento relacionado con la reproducción (defensa de  
611 nidos, mantenimiento de nidos, presencia de huevos, pichones o volantones),  
612 definí al territorio como activo. Hice esta distinción porque muchas veces las  
613 águilas adultas ocupan el territorio pero no realizan actividades reproductivas.  
614 Con esta información es que calculé el porcentaje de parejas que intentaron  
615 reproducirse en cada temporada, usando el número de territorios activos sobre  
616 el total de territorios ocupados.

617 Para evaluar el rendimiento reproductivo, cada territorio encontrado fue  
618 visitado al menos dos veces durante cada temporada, una durante la etapa  
619 temprana del ciclo reproductivo y otra una vez que los pichones hayan  
620 alcanzado tres o cuatro semanas de edad. Consideré como exitosas a aquellas  
621 parejas que hayan criado al menos un pichón hasta la segunda visita, a la  
622 segunda o tercer semana de la primera. Calculé la productividad para cada  
623 temporada como la media de pichones por año por pareja  
624 (pichones/año/pareja).

625

## 626 **Hábitos alimenticios**

627 Para estudiar los hábitos alimenticios de las águilas utilicé la información  
628 de egagrópilas colectadas debajo de nidos y posaderos aledaños de los  
629 territorios durante las temporadas reproductivas de 1991, 1992, 2006 y 2011.  
630 Al igual que en la sección anterior, los datos de las temporadas reproductivas  
631 de 1991 y 1992 fueron tomados de la información agrupada de Hiraldo *et al.*  
632 (1995), y a partir de ahora me referiré a este periodo como 1991/92.

633 Para evitar cuantificar datos que no correspondieran a la temporada de  
634 interés se removieron de cada nido todas las egagrópilas presentes al inicio de  
635 cada periodo de muestreo. Luego las egagrópilas colectadas fueron secadas y  
636 analizadas en el laboratorio. Los huesos contenidos en las mismas fueron  
637 identificados mediante el uso de colecciones de referencia una clave de  
638 cráneos de mamíferos de la zona (Pearson 1995). Cuando no se encontraron  
639 huesos, se identificaron las presas a partir de pelos utilizando claves de  
640 identificación (Chehébar & Martín 1989). Cada presa en una egagrópila fue  
641 contabilizada como un individuo salvo que se haya encontrado evidencia de la  
642 presencia de más de uno (e.g., más de un cráneo de la misma especie en una  
643 egagrópila).

644 El análisis de egagrópilas para estudiar la dieta de aves rapaces tiene,  
645 en sí, algunas limitaciones. Éstas son, la incapacidad de estimar (en general) la  
646 edad de las presas consumidas, y la tendencia a sobre-estimar la presencia de  
647 mamíferos y sub-estimar la de aves, u otros organismos más pequeños

648 (Redpath *et al.* 2001, Marti *et al.* 2007). Asimismo presenta problemas de  
649 cuantificación cuando las presas son de gran tamaño y consumidas en etapas  
650 (un individuo puede ser detectado en más de una egagrópila), algo que no  
651 sucede con otros métodos como el de observación directa o la contabilización  
652 de restos de presas debajo de nidos (Marti *et al.* 2007). Sin embargo, esta  
653 técnica permite comparar la dieta de las aves a escala temporal y espacial en  
654 áreas extensas con un método simple. Es gracias a éste último motivo que el  
655 análisis de egagrópilas ha sido el método más utilizado en el mundo entero  
656 para estudiar la dieta de aves rapaces (Resano-Mayor *et al.* 2016), incluyendo  
657 la dieta del águila mora (Hiraldo *et al.* 1995, Bustamante *et al.* 1997, Trejo *et al.*  
658 2006).

659 Presento los datos como frecuencia de ocurrencia para cada categoría  
660 de presa (i.e., número de egagrópilas en el que cada categoría fue  
661 encontrada), y como porcentaje de parejas en la que cada categoría fue  
662 consumida. Para comparar cambios en la dieta en las temporadas  
663 muestreadas se construyó una red de interacciones con la proporción de cada  
664 presa consumida para cada territorio en cada año. Como el número de  
665 territorios del cual fue posible encontrar egagrópilas varió en las distintas  
666 temporadas, utilicé solo los nueve territorios de los que hay muestras en todos  
667 los años muestreados para la comparación de la red trófica. De esta manera,  
668 busqué evitar sesgar el resultado por otros factores que no sean cambios  
669 temporales (e.g., características propias de los individuos o los nidos que no  
670 fueron repetidos en el tiempo).

671

## 672 **Conteos de águilas y liebres**

673 Para estimar la abundancia de águilas se realizaron conteos de puntos  
674 en 21 sitios ubicados en los caminos durante la etapa tardía de las temporadas  
675 reproductivas de 1991, 1992, 2006, 2011 y 2012. Los conteos  
676 correspondientes a 1991, 1992 y 2006 fueron realizados por colegas, mientras  
677 que los de 2011 y 2012 fueron realizados por mí para este trabajo de tesis.  
678 Estos 21 sitios de conteo estaban dentro de los 24 sitios originalmente  
679 utilizados en Bustamante *et al.* (1997), de los cuales 12 estaban ubicados a

680 menos de dos Km de distancia del nido activo más cercano, y los 12 restantes  
681 a más de dos kilómetros de distancia del nido activo más cercano. En 2006,  
682 tres de los 24 sitios originales no fueron monitoreados, por lo que en 2011 y  
683 2012 tampoco fueron utilizados. Para esta tesis decidí usar los mismos puntos  
684 que utilizaron Bustamante *et al.* (1997) para controlar las variaciones en los  
685 resultados debidas a factores espaciales, y focalizarme en las variaciones  
686 temporales. En cada sitio se realizaron dos conteos en días distintos de 30  
687 minutos, uno por la mañana entre las 08:00 y las 11:00 hs y otro por la tarde  
688 entre las 16:00 y las 19:00 hs. Si bien los conteos de 1991 y 1992 fueron de 3  
689 horas de duración (Bustamante *et al.* 1997), para este trabajo sólo utilicé los  
690 contactos con águilas correspondientes a los primeros 30 minutos de cada uno  
691 de esos conteos. De esta manera busqué estandarizar el esfuerzo de muestreo  
692 lo más posible para que las comparaciones en los resultados de 1991, 1992,  
693 2006, 2011 y 2012 sean válidas. Las observaciones fueron realizadas por un  
694 solo observador. Se registró el número de contactos águilas, distinguiendo dos  
695 clases de edad: adultos e inmaduros. Los adultos y los inmaduros se  
696 diferencian por la coloración del plumaje donde, como describí anteriormente  
697 (ver especie de estudio), los adultos presentan una coloración blanca y gris  
698 mientras que los inmaduros son principalmente marrones (Ferguson-Lees &  
699 Christie 2001). Sumé los contactos de ambos conteos (el de la mañana y el de  
700 la tarde) para cada punto para realizar los análisis. Adicionalmente visité los  
701 dormideros comunales de inmaduros descritos por Hiraldo *et al.* (1995) y  
702 Bustamante *et al.* (1997) a fin de complementar la información de los conteos  
703 con la presencia y abundancia de inmaduros de estos centros de agregación.

704       Para estimar abundancias relativas de liebres se procedió de la siguiente  
705 manera: en cada uno de los 21 sitios de conteo se realizó una transecta a pié  
706 de 30 minutos (luego del conteo por la tarde) en la que se contabilizó el número  
707 de liebres (Bustamante *et al.* 1997). Para estandarizar el esfuerzo de muestreo  
708 utilicé sólo los contactos con liebres de los primeros 30 minutos de la primer  
709 transecta para cada sitio de los años 1991 y 1992 realizados por Bustamante *et*  
710 *al.* (1997). Las transectas fueron llevadas a cabo por un observador luego del  
711 conteo de la tarde de las águilas, por lo tanto todos los conteos fueron



712 realizados en el crepúsculo que es la hora en la que se registran mejor a estos  
713 herbívoros.

## 714 **Análisis estadístico**

715 Para evaluar cómo varió la intensidad del consumo de las diferentes  
716 presas entre las temporadas realicé una red de interacción, la cual constituye  
717 un método gráfico de visualización de patrones de interacción. Para realizarla  
718 usé el paquete “*bipartite*” para R (Dormann *et al.* 2008, R Development Team  
719 2013). Para analizar los cambios en abundancia de liebres y águilas en las  
720 distintas temporadas utilicé Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM).  
721 Como todas las variables respuesta fueron conteos utilicé una distribución de  
722 errores Poisson. Realicé GLMM’s para evaluar la relación entre la abundancia  
723 de liebres, la abundancia total de águilas (adultos + inmaduros), águilas adultas  
724 y águilas inmaduras utilizando el año de las diferentes temporadas  
725 reproductivas como variable explicativa. El sitio y la abundancia de liebres (esta  
726 última solo para los modelos de abundancia de águilas) fueron incluidas como  
727 efectos aleatorios. Asimismo utilicé GLMM’s para evaluar la abundancia de  
728 águilas adultas, de inmaduras y total con la abundancia de liebres como  
729 variable explicativa, siendo el sitio y el año los efectos aleatorios. Utilicé una  
730 distribución de Poisson de los errores y controlé la posible presencia de  
731 sobredispersión en los datos. Sin embargo, ninguno de los cocientes entre los  
732 residuales de la variancia y los de los grados de libertad fueron diferentes de  
733 uno, por lo que descarté que los datos estuvieran afectados por  
734 sobredispersión (Harrison 2014). Hice todos estos análisis con el paquete  
735 “lme4” en R (Bates *et al.* 2014, R Development Core Team, 2013).

736

## 737 **Resultados**

### 738 **Hábitos alimenticios**

739 En 1991/92 se colectaron 1097 egagrópilas en 26 territorios, en 2006 se  
740 colectaron 228 en 12 territorios, y en 2011, 96 en nueve territorios. Las liebres  
741 representaron el 58,29 % de la dieta en 1991/92, 51,36 % en 2006, y 41,26 %

742 en 2011 (Tabla 1.1). Fue posible muestrear egagrópilas en los mismos nueve  
743 territorios para 1991/92, 2006 y 2011, por lo que pude realizar comparaciones  
744 que no estén afectadas por diferencias asociadas a distintos territorios, sino a  
745 cambios en la dieta de las águilas que los ocupan un mismo territorio a lo largo  
746 del tiempo. Asimismo para estos nueve territorios obtuve cantidades similares  
747 de egagrópilas por lo que no hubo sesgo asociado a un desbalance en el  
748 tamaño muestral. Los vínculos de interacciones entre los territorios y los ítems  
749 presa variaron entre las temporadas, con una reducción del 17 % en el  
750 consumo de liebres entre 1991/92 y la formación de nuevos vínculos en 2006 y  
751 2011 con la aparición e incremento de consumo del conejo europeo y ciervo  
752 Colorado (*Cervus elaphus*, Figura 1.1). Hubo un incremento en el consumo  
753 otros mamíferos en los años 2006 y 2011 (Tabla1.1) dado principalmente por  
754 un aumento de grandes mamíferos en la dieta (Figura 1.1)

755

#### 756 **Densidad de territorios, NND y parámetros reproductivos**

757 Tanto la densidad de territorios como la NND se mantuvieron  
758 relativamente constantes a lo largo de las temporadas muestreadas. El  
759 porcentaje de parejas que intentaron reproducirse también fue similar en los  
760 diferentes periodos. El porcentaje de parejas que crió exitosamente al menos  
761 un pichón fue más bajo en 2011, mientras que el valor más alto fue en 2012. La  
762 productividad media por nido activo también fue más baja en 2011 (Tabla 1.2).  
763 En 1991/92 y 2012 todas las parejas activas criaron al menos un pichón  
764 exitosamente, mientras que en 2011 solo el 54,5 % de las parejas activas  
765 tuvieron éxito.

766

767

768

769

770

771

772

773

774

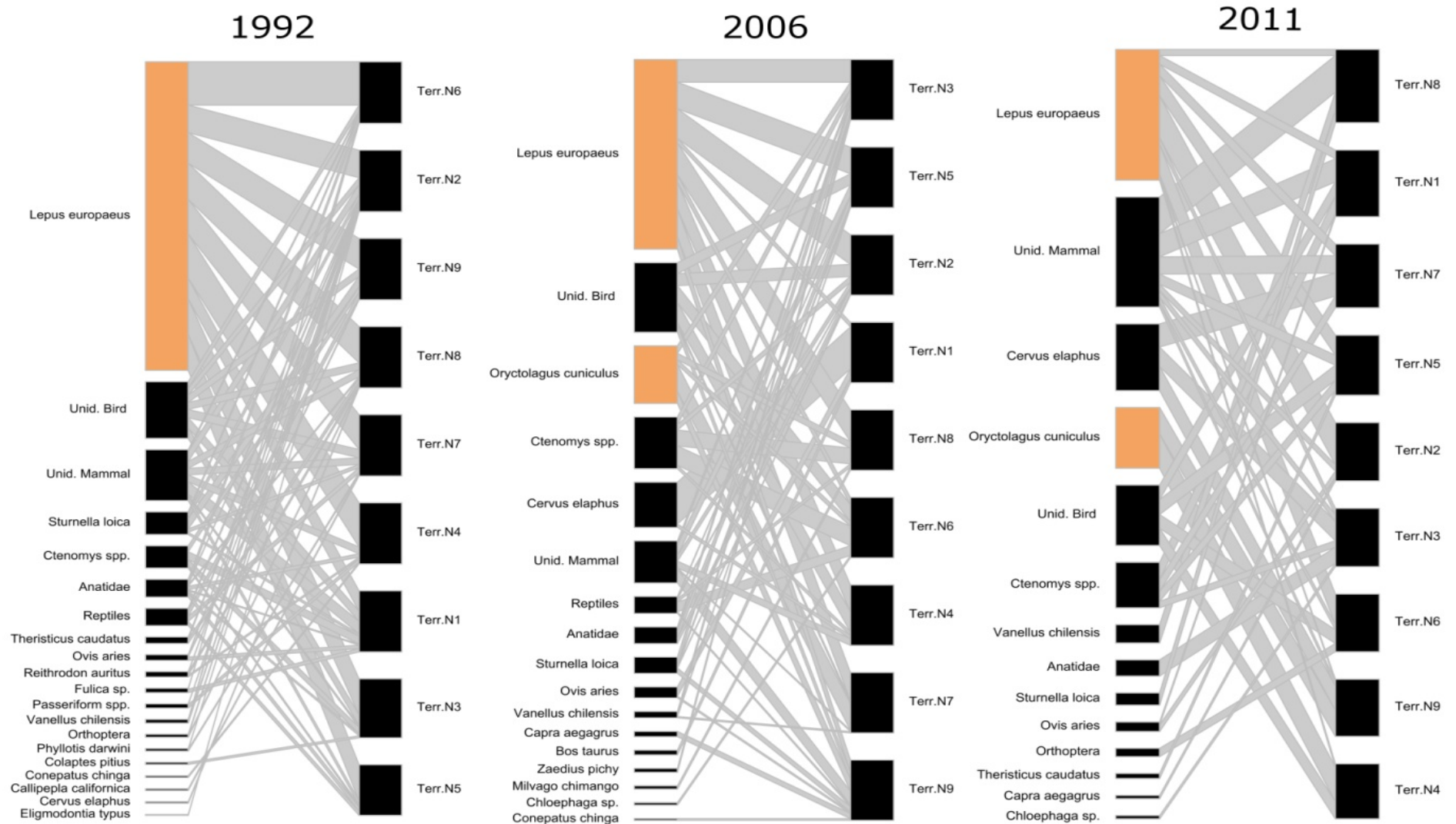
775

**Tabla 1.1.** Dieta del águila mora (*Geranoetus melanoleucus*) en el noroeste patagónico durante las temporadas reproductivas de 1991/92 (26 territorios, 1097 egagrópilas), 2006 (12 territorios, 228 egagrópilas) y 2011 (nueve territorios, 96 egagrópilas).

Especies	1991/92		2006		2011	
	Frecuencia de aparición	% de parejas	Frecuencia de aparición	% de parejas	Frecuencia de aparición	% de parejas
Mamíferos						
<i>Lepus europaeus</i>	58,29	100	51,36	100	41,26	100
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	0	0	13,21	38	23,3	22
Roedores	19,16	85	25,85	72	30,3	22
Otros mamíferos	3,36	40	11,46	30	30	33
Aves	16,43	100	31,2	100	3,9	100
Reptiles	1,84	40	1,38	25	1,56	22

776

777



**Figura 1.1.** Red de interacciones tróficas de nueve territorios de águila mora (*Geranoaetus melanoleucus*) durante las temporadas reproductivas de 1991/92 (1992), 2006 y 2011. El tamaño de los recuadros representa el porcentaje de la dieta para los territorios de cada temporada en su conjunto. El grosor de la flecha indica el porcentaje de cada presa para cada territorio. Los lagomorfos están representados por los recuadros marrones

**Tabla 1.2.** Densidad de territorios activos y parámetros reproductivos del águila mora (*Geranoaetus melanoleucus*) en el noroeste patagónico durante las temporadas reproductivas de 1991/92, 2011 y 2012. Los valores muestran la densidad de territorios (pareja/Km<sup>2</sup>), la distancia al vecino más cercano (NND, m), el porcentaje de parejas que intentaron reproducirse, el porcentaje de parejas exitosas (aquellas que criaron al menos un pichón) y la productividad por pareja activa para cada temporada (pichones/pareja/temporada).

Period	Densidad de territorios	NND media	% de parejas que intentaron reproducirse	% de parejas exitosas	Productividad de parejas exitosas (pichones/pareja/temporada)
1991/92	1 pareja/13,2 km <sup>2</sup>	2081 (SD= 916, range 900-3900, N=17)	64,3 (N=43)	62,8 (N=43)	1,1
2011	1 pareja/15,5 km <sup>2</sup>	2806 (SD= 1888, range 593-7143, N=10)	64,7 (N=17)	35,3 (N=17)	0,5
2012	1 pareja/15,5 km <sup>2</sup>	2806 (SD= 1888, range 593-7143, N=10)	60,7 (N=14)	78,6 (N=14)	1,3

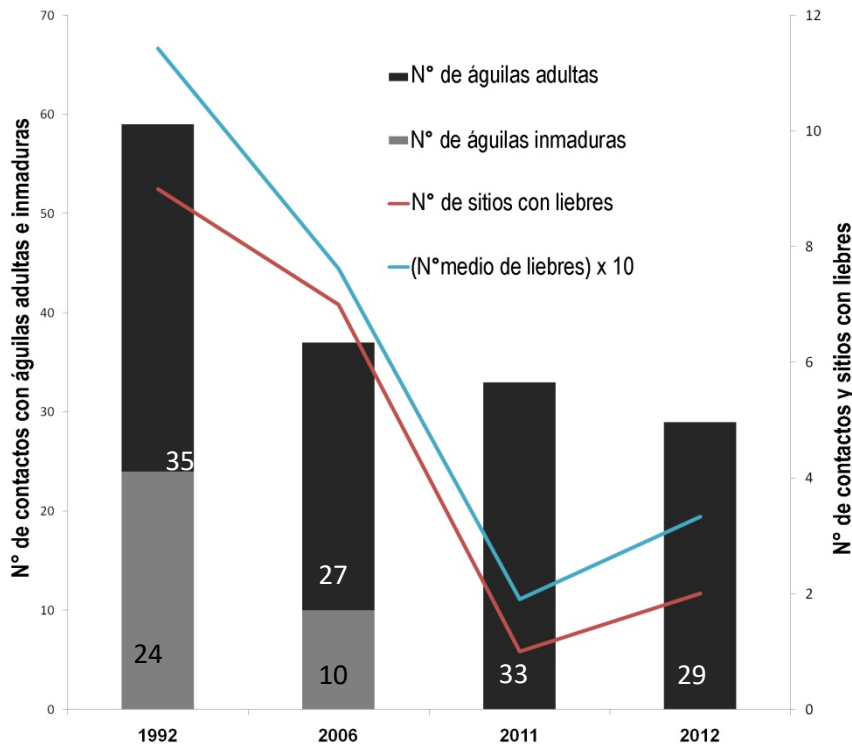
792 **Relación entre la abundancia de águilas y la abundancia de liebres**

793 La abundancia de liebres decreció a lo largo de las temporadas  
794 muestreadas, como así también lo hizo la abundancia de águilas (Tabla 1.3).  
795 Hubo un decrecimiento significativo en las liebres como así también en el  
796 número de águilas inmaduras a lo largo de las temporadas (Tabla 1.3). Hubo  
797 asimismo una relación positiva entre la abundancia de águilas adultas y la  
798 abundancia de liebres. Este patrón aparente en el que decreció la abundancia  
799 de águilas se evidencia cuando se compara la abundancia de las mismas con  
800 la de las liebres (Figura 1.2). A escala general, la abundancia total de águilas  
801 decreció en las sucesivas temporadas muestreadas debido a una disminución  
802 en el número de individuos inmaduros (Tabla 1.3, Figura 1.2).

803 No encontré actividad de águilas juveniles durante las visitas en 2011 a  
804 los dormideros comunales descritos en Hiraldo *et al.* (1995) y Bustamante *et*  
805 *al.* (1997).

35

806



807

808 **Figura 1.2.** Abundancia de adultos e inmaduros de águila mora (*Geranoaetus*  
809 *melanoleucus*), abundancia de liebre europea (*Lepus europaeus*) y el número  
de sitios donde se registraron liebres durante los conteos de las temporadas  
reproductivas de 1992, 2006, 2011 y 2012.

**Tabla 1.3.** Modelos Lineales Generalizados Mixtos para la abundancia de liebre europea (*Lepus europaeus*) y águila mora (*Geranoaetus melanoleucus*) en las distintas temporadas reproductivas. Los modelos testean el efecto de cada temporada en la abundancia de liebres y águilas, y el efecto de la abundancia de liebres sobre la abundancia de águilas.

810

Variable modelada	Efectos fijos	Estimador ( $\pm$ e.s.)	p	Variables aleatorias
Abundancia de liebres	Año	-0,07 ( $\pm$ 0,002)	<b>&lt;0,01</b>	Sitio
Abundancia total de águilas	Año	-0,02 ( $\pm$ 0,01)	n.s.	
Abundancia de águilas adultas	Año	-0,01 ( $\pm$ 0,01)	n.s.	Sitio, abundancia de liebres
Abundancia de águilas inmaduras	Año	-0,15 ( $\pm$ 0,03)	<b>&lt;0,01</b>	
Abundancia total de águilas	Abundancia de liebres	0,13 ( $\pm$ 0,05)	<b>0,01</b>	
Abundancia de águilas adultas	Abundancia de liebres	0,11 ( $\pm$ 0,06)	<b>0,01</b>	Sitio, año
Abundancia de águilas inmaduras	Abundancia de liebres	0,12 ( $\pm$ 0,12)	n.s.	
Abundancia total de águilas	Abundancia de liebres	0,15 ( $\pm$ 0,04)	<b>&lt;0,01</b>	
	Año	0,0001 ( $\pm$ 0,00008)	n.s.	
Abundancia de águilas adultas	Abundancia de liebres	0,11 ( $\pm$ 0,05)	<b>0,04</b>	Sitio
	Año	-0,00003 ( $\pm$ 0,0001)	n.s.	
Abundancia de águilas inmaduras	Abundancia de liebres	0,38 ( $\pm$ 0,12)	n.s.	
	Año	-0,001 ( $\pm$ 0,0001)	n.s.	

811



## 812 **Discusión**

813           Encontré una reducción en el consumo de liebres por parte de las  
814 águilas a lo largo de las temporadas muestreadas, lo cual sugiere que una  
815 respuesta funcional pudo haber tenido lugar. Esto se ve reflejado en el  
816 decrecimiento en la frecuencia de ocurrencia de liebres en la dieta, pero es aún  
817 más evidente en la reducción del peso de los vínculos de interacción de la dieta  
818 de los territorios. Por otro lado, puede observarse que en 2006 y 2011 apareció  
819 el conejo europeo en la dieta de las águilas (*Oryctolagus cuniculus*). Ésta  
820 también es una especie invasora que, a diferencia de la liebre aún se  
821 encuentra en expansión en la Patagonia y que está ingresando al área de  
822 estudio desde el norte (Bonino & Soriguer 2009). Por este motivo, su presencia  
823 en la dieta de las águilas fue local, estando presente solo en dos territorios al  
824 norte del área de estudio. Asimismo, hubo un consumo sostenido de carroña  
825 (grandes mamíferos que las águilas no pueden matar) a lo largo de las  
826 temporadas, que fue más evidente en 2011 posiblemente como compensación  
827 del decrecimiento en la disponibilidad de liebres.

828           La diferencia en el tamaño de muestra, especialmente entre 1991/92 y  
829 2011, fue una consecuencia de la falta de egagrópilas en nidos y posaderos  
830 aledaños en el año más reciente. La temporada de 2011 fue en la que se  
831 registraron menos liebres en los conteos, por lo que posiblemente las águilas  
832 debieron recorrer mayores distancias para suplir la falta de recursos y,  
833 consecuentemente, las egagrópilas fueron dispersadas en un área mayor con  
834 respecto a 1991/92. El águila imperial ibérica (*Aquila adalberti*), considerada  
835 como una especialista en conejos, mostró una respuesta similar a la que  
836 encontré con el águila mora, cuando un brote de RHD mermó la población de  
837 conejos en la década del 80 (Sánchez *et al.* 2009).

838           A la par con la disminución en el consumo de liebres en las temporadas  
839 muestreadas, encontré un decrecimiento en la abundancia de individuos  
840 inmaduros, lo cual sugiere una respuesta numérica por parte de las águilas, en  
841 la que se vio afectada la estructura de edades de la población. La abundancia  
842 de individuos inmaduros decayó mientras que la de adultos se mantuvo  
843 relativamente constante. Inclusive, en 2011 visité los dormideros comunales

844 previamente reportados (Hirado et al 1995 y Bustamante *et al.* 1997) pero no  
845 detecté ejemplares de águila mora, como así tampoco indicios de uso  
846 (egagrópilas y plumas de águila). Esa observación apoya el resultado de  
847 ausencia de inmaduros en los conteos ya que se supone que estos dormideros  
848 funcionan como centros de agregación de los mismos. Esto puede deberse a  
849 que los adultos permanecieron en el área aprovechando los conejos y ciervos  
850 que aparecieron en 2011 y 2012, pero no así los juveniles. Esta respuesta es  
851 diferente de la observada para otras rapaces que ante disminuciones en sus  
852 presas principales muestran una disminución en la abundancia de adultos. Por  
853 ejemplo, cerca de la mitad de los territorios reproductivos del búho real (*Bubo*  
854 *bubo*), y por ende de adultos, de la Península Ibérica se perdieron a lo largo de  
855 dos temporadas reproductivas sucesivas cuando el brote de RHD mermó los  
856 conejos (Martinez & Zuberogoitia 2001). Sin embargo, en el mismo brote de  
857 RHD, otra rapaz generalista, el milano negro (*Milvulus migrans*) sí mostró una  
858 respuesta similar a la que encontré aquí con las águilas mora, ya que  
859 disminuyeron los parámetros reproductivos pero la población de adultos se  
860 mantuvo (Viñuela & Veiga 1992).

861 Las águilas moras adultas e inmaduras parecen diferir en sus patrones  
862 de selección de hábitat. Los inmaduros de este tipo de aves rapaces tienen  
863 más libertad de movimiento ya que los mismos no están sujetos a un territorio  
864 reproductivo que puede ser ocupado por otros en caso de ser abandonado.  
865 Asimismo se vio que los inmaduros de esta especie se distribuyen según la  
866 densidad de las liebres que constituyen su principal fuente de alimento  
867 (Bustamante et al 1997). Por el contrario, los individuos adultos si están sujetos  
868 a sus territorios ya que de alejarse de ellos otros conspecíficos podrían  
869 ocuparlos. Los resultados que aquí presento sugieren que este patrón no sólo  
870 es evidente a escala espacial, sino también a escala temporal. Los inmaduros  
871 parecen estar presentes en el área en momentos en los que la abundancia de  
872 liebres es alta, mientras que los adultos permanecen tolerando descensos en la  
873 abundancia de liebres modificando su dieta mediante el uso de otros recursos.  
874 Los inmaduros, que constituyen la mayor parte de la población no reproductora  
875 de la especie, estarían seleccionando parches donde la abundancia de liebres  
876 sea mayor. El ñacurutú (*Bubo virgininus*) en el hemisferio norte mostró una

877 respuesta similar donde los inmaduros no territoriales coexisten con la  
878 población de adultos cuando la abundancia de liebres (*Lepus americanus*) es  
879 alta. En momentos en los que la abundancia de liebres decayó, entonces los  
880 adultos permanecieron en sus territorios pero la abundancia de inmaduros a  
881 escala local disminuyó (Rohner 1996).

882       La disminución en la abundancia de inmaduros que encontré puede  
883 deberse a que los mismos estén utilizando otras áreas con mayor  
884 disponibilidad de presas, pero también a un incremento en la mortalidad. Si  
885 este es el caso, entonces el área de estudio podría estar funcionando como un  
886 sumidero ecológico donde no haya reclutamiento, la mortalidad sea más alta  
887 que la natalidad y la población se mantenga gracias al arribo de individuos  
888 desde zonas aledañas. Sin embargo, este no parece ser el caso ya que las  
889 águilas inmaduras sí eran abundantes en zonas cercanas al área de estudio  
890 durante las temporadas muestreadas, lo cual sugiere que el efecto fue solo a  
891 escala local. Las aves rapaces son especies muy móviles que suelen moverse  
892 largas distancias durante la etapa de dispersión natal (previa a la primera  
893 reproducción, Penteriani & Delgado 2009). Esta especie madura sexualmente a  
894 los 3-4 años de edad (Seipke 2009), lo que significa que tiene un largo periodo  
895 de dispersión después del cual podrían establecerse en zonas alejadas al lugar  
896 de nacimiento. La dispersión de los inmaduros también podría ser una  
897 consecuencia de competencia intraespecífica donde los adultos expulsan a los  
898 inmaduros cuando los recursos tróficos son escasos (Bustamante & Hiraldo  
899 1990, Negro *et al.* 1997). Incluso, concentraciones inusuales de inmaduros de  
900 águila mora han sido observados en el centro de Argentina en áreas con poca  
901 actividad reproductiva indicando que los individuos que nacen en puntos  
902 lejanos se desplazan largas distancias en busca de alimento (López *et al.*  
903 2017). Todos estos registros y patrones de uso diferencial de hábitat a escalas  
904 temporal y espacial denotan la importancia de comenzar a estudiar los  
905 movimientos durante la etapa de dispersión natal de esta especie. La alta  
906 densidad de territorios reproductivos en el área de estudio, donde  
907 aparentemente no es posible para todos los individuos reclutarse, junto a los  
908 registros de aglomeraciones de inmaduros en áreas no reproductivas en el  
909 centro de Argentina, sugieren que la población de águila mora es muy dinámica

910 espacialmente. Todo esto conlleva grandes implicancias en términos de su  
911 conservación.

912         A pesar de haber registrado un leve decrecimiento en la NND, los  
913 territorios reproductivos fueron abundantes en todas las temporadas  
914 muestreadas, con algunas parejas anidando a menos de 1000 m de su vecino  
915 más cercano. Esto implica que no habría una respuesta numérica afectando a  
916 la población adulta del área. Como mencioné anteriormente, tal densidad  
917 poblacional está dentro de las más altas registradas para águilas de ambientes  
918 abiertos a escala global (Hiraldo *et al.* 1995, ver Capítulo 2). Sin embargo, si  
919 detecté un decrecimiento en los parámetros reproductivos en 2011, cuando la  
920 abundancia de liebres fue la más baja detectada. Según mi hipótesis, esto  
921 podría estar indicando que el efecto ocasionado por la disminución de recurso  
922 trófico afectó el rendimiento reproductivo, pero no fue lo suficientemente  
923 intenso como para afectar la abundancia de adultos ni la densidad de  
924 territorios.

925         El motivo de la disminución en abundancia de liebres y la disminución en  
926 el rendimiento reproductivo de las águilas en 2011 puede estar relacionado con  
927 el hecho de que en junio de ese año entró en erupción el complejo volcánico  
928 Puyehue-Cordón Cauye. Este evento se mantuvo durante varios meses en los  
929 cuales se depositó ceniza volcánica en el área de estudio, lo cual pudo haber  
930 afectado de manera directa a las liebres y de manera directa o indirecta a las  
931 águilas. Los herbívoros pueden sufrir hambruna, entre otro tipo de impactos  
932 (Wilson *et al.* 2011), lo cual consecuentemente puede afectar a los  
933 depredadores y disminuir el éxito en la reproducción como el que manifestaron  
934 las águilas. Esto está apoyado por el hecho de que en la temporada  
935 reproductiva de 2012, tras haberse recuperado en parte el ambiente del  
936 impacto de la caída de cenizas, tanto el rendimiento reproductivo de las águilas  
937 como la abundancia de liebres volvieron a aumentar. De todos modos, el efecto  
938 real de la caída de cenizas sobre la población de águilas es sujeto de futuros  
939 estudios ya que estos datos no son suficientes para concluir a ciencia cierta su  
940 intensidad.

941 Sin embargo, existen otros factores que podrían afectar a la población  
942 de águilas. Por ejemplo, una agregación inusual de ejemplares de águila mora  
943 (inmaduros en su mayoría), posiblemente asociados a un aumento en la  
944 abundancia de presas en el centro de Argentina (López *et al.* 2017), pudo  
945 haber favorecido recientes eventos de altas mortalidades debidas a  
946 electrocución en tendidos de media tensión (Sarasola & Zanón-Martínez 2017).  
947 La electrocución en mi área de estudio podría tener también un efecto aunque  
948 la magnitud del mismo debería ser evaluada. Sin embargo, aunque no revisé  
949 sistemáticamente la presencia de ejemplares electrocutados, los tendidos  
950 eléctricos en el área son los mismos para todos los años muestreados.  
951 Asimismo, tampoco hubo registro de agregaciones se individuos como las  
952 registradas por López *et al.* (2017). Únicamente hallé un ejemplar muerto  
953 debajo de un poste pero el mismo era uno de dos volantones producidos en un  
954 nido construido en dicho poste. La causa de su muerte no puede ser  
955 adjudicada con certeza a un evento de electrocución. Por lo tanto, no hay  
956 evidencia que eventos de electrocución como los registrados por Sarasola &  
957 Zanon (2017) para el centro del país tengan implicancia en la respuesta  
958 numérica que encontré. El hecho de que no se hayan instalado nuevos  
959 tendidos ni haya habido registros de eventos de agregaciones de águilas como  
960 las registradas en el centro de Argentina, sugieren que es poco probable que la  
961 respuesta numérica sea por esta causa.

962 La persecución podría ser otro de los factores que impacten  
963 negativamente a la población de águilas y podría ser una explicación  
964 alternativa a la respuesta que encontré. Sin embargo, el hecho de que la  
965 abundancia de adultos y la NND no se hayan modificado no apoya esta idea.  
966 En tal caso la persecución debería estar dirigida solo a la fracción de juveniles  
967 de la población de águilas, lo cual ha sido reportado para el águila coronada  
968 (*Buteogallus coronatus*) en el centro y norte de Argentina (Sarasola & Maceda  
969 2006, Barbar *et al.* 2016a). Si bien esta explicación alternativa no puede ser  
970 descartada, los dueños y el personal de las estancias más grandes del área de  
971 estudio donde se encontraron la mayoría de los nidos activos manifestaron no  
972 perseguir a las águilas, ni permitir la cacería de liebres ya que la disminución  
973 de la misma podría repercutir en la depredación de ganado por parte de los

974 depredadores que dependen de la misma. Asimismo, varios de los nidos son  
975 conspicuos y se encuentran a menos de 1000 m de puestos con personal. Es  
976 de suponer que en caso de haber persecución hacia las águilas, estos nidos  
977 habrían de desaparecer.

978       La liebre europea alteró las comunidades sudamericanas tras su arribo  
979 por ser una presa abundante para los depredadores y, aparentemente, un  
980 fuerte competidor para los herbívoros nativos (Grigera & Rapoport 1983,  
981 Novaro *et al.* 2000, Barbar & Lambertucci 2018). En mi sistema de estudio las  
982 liebres tuvieron fluctuaciones en su abundancia al menos a escala local. Las  
983 águilas parecen haber tenido una respuesta funcional ajustando su dieta pero  
984 también una respuesta numérica donde la población de adultos se mantuvo  
985 estable pero con un decrecimiento en la abundancia de inmaduros. Estos  
986 resultados indican que el efecto de la disminución de liebres sobre las  
987 poblaciones de depredadores nativos en Patagonia podría ser más importante  
988 de lo pensado y que más estudios son necesarios para tener un mejor  
989 entendimiento sobre estas interacciones.

990

991

992

993

994

995

996

997

998

## CAPÍTULO II

999

**Influencia de un lagomorfo exótico en la**

1000

**abundancia de águilas y en la densidad de**

1001

**territorios reproductivos: un estudio de campo**

1002

**y metanálisis sobre la distancia al vecino más**

1003

**cercano**

1004



1005

1006



## 1007 **Introducción**

1008           La distribución espacial de una especie está determinada por factores  
1009 extrínsecos e intrínsecos. La disponibilidad de recursos es el principal factor  
1010 extrínseco que puede influir en la distribución espacial de los organismos. (Guisan &  
1011 Zimmermann 2000, Guisan & Thuiller 2005). Debido a esto, Los cambios en las  
1012 fuentes de alimentos podrían estar modificando la distribución espacial de los  
1013 consumidores. De hecho, los ecosistemas están compuestos por diferentes  
1014 especies que consumen recursos que son naturalmente limitados (Chase & Leibold  
1015 2003). Dentro de un nivel trófico dado surgen interacciones interespecíficas e  
1016 intraespecíficas para utilizar estos recursos. Estos incluyen interacciones  
1017 agonísticas como la competencia directa y la exclusión espacial, la depredación  
1018 dentro del mismo ensamble (Amarasekare 2003, Sergio & Hiraldo 2008), como así  
1019 también la división de recursos que favorece la coexistencia de las especies (Martin  
1020 1996, McDonald 2002, Griffin *et al.* 2008). A nivel individual, la exclusión de los  
1021 conoespecíficos conduce a la territorialidad, llegando finalmente a una configuración  
1022 espacial que maximiza el número de territorios en un área determinada en función  
1023 de la disponibilidad de recursos (MacLean Jr & Seastedt 1979, Schoener 1983).

1024           Uno de los principales factores intrínsecos que limitan la distribución espacial  
1025 de las especies es la masa corporal de los animales, ya que las especies más  
1026 grandes requieren más energía para cumplir con sus requerimientos metabólicos  
1027 energéticos (Damuth 1981, Peters & Peters 1986, White *et al.* 2007). En cualquier  
1028 ensamble (e.g., carnívoros, o aves rapaces), la diferencia en la masa corporal de las  
1029 diversas especies es el factor principal que impulsa la división de recursos (Aljetlawi  
1030 *et al.* 2004, Brose 2010), a medida que los consumidores seleccionan presas que  
1031 proporcionan un equilibrio energético positivo entre la ingesta de alimentos y el  
1032 tiempo de manipulación (Brose *et al.* 2006, Allhoff & Drossel 2016). Este proceso de  
1033 selección de presas está directamente relacionado con la coexistencia de especies  
1034 competidoras (Loreau & Hector 2001, Amarasekare 2002). Por otro lado, esta  
1035 restricción energética también implica que las especies más grandes pueden  
1036 requerir de territorios más grandes para proporcionar recursos suficientes. Por lo  
1037 tanto, sus territorios tienen una mayor extensión que los de las especies más  
1038 pequeñas (Schoener 1968, Peery 2000).

1039           En el escenario de cambio global actual, el hombre es responsable de alterar  
1040 los ecosistemas de varias maneras generando cambios que se están produciendo  
1041 de una manera acelerada (Barnosky *et al.* 2012). La introducción de especies es  
1042 uno de los principales factores del cambio global, que no solo está homogeneizando  
1043 la biodiversidad, sino que también tiene el potencial de alterar los flujos de energía  
1044 (Vitousek 1990, Vitousek *et al.* 1997, Tilman 1999, Newsome *et al.* 2015). La  
1045 introducción de especies exóticas puede afectar profundamente la abundancia  
1046 relativa de especies nativas y, por lo tanto, la estructura de la comunidad (Vitousek,  
1047 1990; Vitousek *et al.*, 1997; Tilman, 1999; Newsome *et al.*, 2015), lo cual puede  
1048 beneficiar más a algunas especies nativas sobre otras, mejorando sus parámetros  
1049 poblacionales. Sin embargo, este cambio en la estructura puede conducir a  
1050 situaciones ecológicas desequilibradas favoreciendo solo a ciertas especies (e.g.,  
1051 Tablado *et al.* 2010).

1052           La Patagonia es una de esas regiones, en el extremo sur de América del Sur,  
1053 que ha sufrido múltiples introducciones de especies (Rodríguez 2001). Como  
1054 expliqué en el capítulo 1, uno de los invasores más conspicuos ha sido la liebre  
1055 europea (*Lepus europaeus*) que llegó a la región a principios del 1900's (Grigera &  
1056 Rapoport 1983). Esta especie no tenía otras especies similares en la región con las  
1057 que competir y se volvió extremadamente abundante en un corto período de tiempo  
1058 (Bonino *et al.* 2010). Al ser una especie introducida puede alterar potencialmente los  
1059 flujos de energía, las interacciones tróficas y cambiar indirectamente la estructura de  
1060 la comunidad (Simberloff & Von Holle 1999, Simberloff *et al.* 2013). De hecho, hay  
1061 evidencia de que muchos depredadores en la Patagonia ya han cambiado sus  
1062 dietas para incluir esta nueva y abundante fuente de alimentos (Montserrat *et al.*  
1063 2005, Barbar *et al.* 2016b).

1064           Los depredadores tope que dependen de recursos escasos son adecuados  
1065 para explorar la relación entre disponibilidad de recursos-tamaño del territorio, ya  
1066 que sus territorios cubren áreas más extensas que las especies herbívoras  
1067 (Schoener 1968) y cualquier cambio puede cuantificarse fácilmente con métricas  
1068 simples, como la distancia al vecino más cercano (NND por sus siglas en inglés,  
1069 Clark & Evans 1954). Esto incluye especies de aves rapaces, las cuales  
1070 generalmente se comportan como organismos de forrajeo central y cuyos tamaños

1071 de territorio están determinados por la abundancia de recursos (Sonerud 1992,  
1072 Newton 2010). Su fidelidad a las áreas de anidación significa que la distancia  
1073 geográfica entre los sitios de reproducción puede usarse para cuantificar la relación  
1074 entre la disponibilidad de recursos y el tamaño y ubicación del territorio.

1075 Mi objetivo en este capítulo fue explorar cómo la mayor abundancia de una  
1076 especie exótica (la liebre europea) puede influir en el gremio de rapaces en el nivel  
1077 trófico más alto, prestando especial atención al águila mora, que es la especie que  
1078 más la consume (Barbar *et al.* 2016). Para esto, primero cuantifiqué y comparé la  
1079 abundancia de diferentes especies de rapaces con la abundancia de liebres en el  
1080 noroeste de la Patagonia. Asimismo analicé la relación entre la abundancia de las  
1081 demás rapaces con la del águila mora a fin de evaluar el posible efecto de la  
1082 competencia intragremio. Luego, determiné el valor de NND para el águila mora en  
1083 un área de alta densidad de población de liebres exóticas. Finalmente, comparé  
1084 estos valores con los de especies similares de la familia Accipitridae realizando un  
1085 metanálisis sobre la NND reportado para estas especies en todo el mundo. Mi  
1086 hipótesis es que la abundancia de águilas mora y el espaciamiento de sus territorios  
1087 estarán fuertemente influenciados por la abundancia de su presa principal, la liebre  
1088 europea. Según esta hipótesis espero que 1) la abundancia de águilas esté más  
1089 estrechamente relacionada con la abundancia de liebres, que las otras especies de  
1090 rapaces en el ensamble, y 2) que la distancia entre los territorios de águilas mora  
1091 sea menor de lo esperado para un águila del mismo tamaño.

1092

## 1093 **Métodos**

### 1094 **Especies estudiadas**

1095 En el ensamble de rapaces de la Patagonia, las especies más abundantes  
1096 son dos carroñeros facultativos y tres cazadores. El carancho (*Caracara plancus*) y  
1097 el chimango (*Milvago chimango*) son rapaces de tamaño mediano que consumen  
1098 liebre europea principalmente como carroña (Travaini *et al.*, 1998). De las rapaces  
1099 cazadoras, el halconcito colorado (*Falco sparverius*, ~125 g), es demasiado  
1100 pequeño para cazar o carroñar sobre liebres, y el aguilucho común (*Geranoaetus*

1101 *polyosoma*, ~950 g), de tamaño mediano, depreda solo liebres jóvenes,  
1102 contribuyendo éstas a < 10% de su dieta (Monserat *et al.* 2005, Travaini *et al.*  
1103 2012). En cambio, el águila mora (~2450 g) comúnmente depreda la liebre,  
1104 componiendo entre el 15 y el 90% de su dieta dependiendo de la zona (Iriarte *et al.*  
1105 1990, Hiraldo *et al.* 1995, Bustamante *et al.* 1997, Trejo *et al.* 2006) (Capítulo 1).

1106

## 1107 **Densidades de rapaces y liebres**

1108 Durante el final de la primavera y el verano austral de 2012, 2013 y 2014  
1109 realicé 13 transectas en rutas que en conjunto cubrieron 1000 kilómetros lineales  
1110 (Figura 2.1). Allí, conté el número de individuos de cada una de las cinco especies  
1111 de rapaces, así como el de liebres. Realicé las observaciones desde un vehículo a  
1112 una velocidad media de 40 km/h por la mañana que es el momento del día de mayor  
1113 actividad de las rapaces (desde una hora después del amanecer hasta las 12:00  
1114 hs). Para contabilizar las liebres realicé recorridos por los mismos caminos por la  
1115 noche, desde el atardecer hasta las 02:00 hs AM, utilizando un reflector de 50m de  
1116 alcance para alumbrar a ambos lados del camino. La velocidad de circulación fue de  
1117 unos 8 km/h. La diferencia en el horario fue diseñada para maximizar la  
1118 detectabilidad asociada con las actividades de los animales. Para cada observación  
1119 registré la ubicación GPS, las especies, el número de individuos, la distancia  
1120 perpendicular a la carretera, la disponibilidad de sitios para nidificar según la  
1121 cantidad de roquedales (en tres categorías: baja, media, alta) y hábitat dominante  
1122 (en tres categorías: estepa, arbustal, bosque) Posteriormente calculé densidad de  
1123 cada especie usando el número de contactos sobre el área monitoreada. Hice esto  
1124 para cada una de las 13 transectas (Figura 2.1). No encontré diferencias  
1125 significativas en los conteos entre años (Kruskal-Wallis,  $P > 0.05$ ), lo que me permitió  
1126 agrupar datos por sitio y usar el año como réplica. Realicé un análisis de densidad  
1127 de liebres y rapaces con el paquete "Rdistance" en software R-statistical (R  
1128 Development Core Team 2013, McDonald *et al.* 2015).

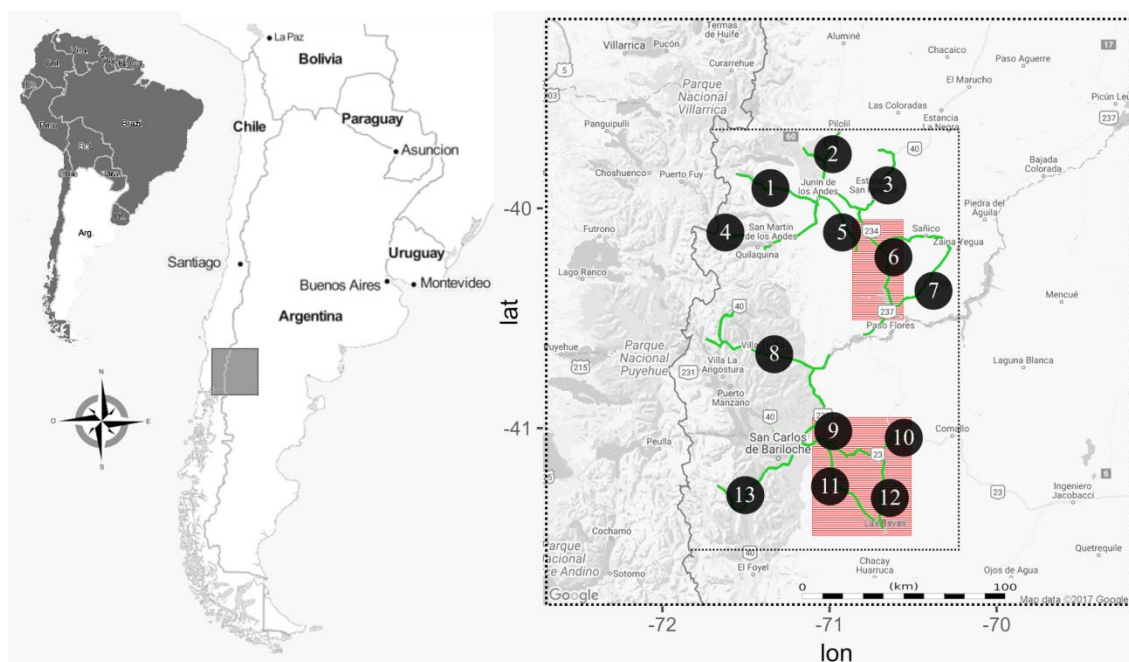
1129 Como las abundancias podrían verse influenciadas por varios factores,  
1130 primero probé si las variables ambientales, la abundancia de la presa principal o la  
1131 de las otras rapaces tuvieron un efecto en la del águila mora. Para ello realicé un

1132 GLM con la abundancia de águilas por sitio como variable respuesta y las  
1133 abundancias de liebres y otras rapaces, año, disponibilidad de nidos y hábitat  
1134 dominante como variables explicativas. Para este análisis utilicé el paquete “lme4”  
1135 en el software R-statistical (R Development Core Team 2013, Bates *et al.* 2014).

1136 Luego, realicé un análisis de correspondencia para encontrar relaciones  
1137 entre abundancias de las aves rapaces y liebres por sitio. Para ello organicé una  
1138 matriz con las 6 especies (columnas) y las 13 transectas por año (filas), donde cada  
1139 celda contenía la densidad, previamente calculada a partir de los conteos en las  
1140 transectas. Para dicho análisis utilicé el paquete “vegan” en el software R-statistical  
1141 (R Development Core Team 2013, Oksanen 2015).

1142

1143



1144

1145

1146 **Figura 2.1:** Mapa del área de estudio con los caminos vehiculares en los que se  
1147 realicé las transectas para contabilizar liebres y aves rapaces. Los caminos se  
1148 encuentran representados en verde, y cada transecta individual está  
1149 representada con un número en un círculo negro. Los rectángulos rosa indican  
las dos áreas donde se busqué nidos de águilas.

1149

## 1150 **Distancia al vecino más cercano**

1151 Durante las reproductivas del 2012 y 2013, a finales de la primavera y el  
1152 verano austral, realicé una búsqueda exhaustiva en 2 áreas (de aproximadamente  
1153 2000 km<sup>2</sup> y 5000 km<sup>2</sup>, Figura 2.1) para encontrar nidos de águilas mora activos (ver  
1154 Capítulo 1). Estas áreas fueron seleccionadas en base a evaluaciones cualitativas  
1155 previas que muestran un bajo grado de perturbaciones humanas (que pueden  
1156 afectar la distribución de las rapaces; Barbar *et al.* 2015), una gran abundancia de  
1157 águilas, liebres y disponibilidad de acantilados (su sustrato de anidación más  
1158 utilizado, Hiraldo *et al.*, 1995). Las dos áreas fueron seleccionadas debido a su  
1159 presencia homogénea y abundante de posibles sitios de anidación. Encontré los  
1160 nidos activos por observación directa u observando comportamientos de pareja  
1161 alrededor de las áreas de anidación, ya que son altamente territoriales y pasan la  
1162 mayor parte del tiempo en las cercanías. Para cada nido calculé la NND aplicando el  
1163 algoritmo de vecino más cercano utilizando paquetes "geosphere", "rgeos" y  
1164 "mapproj" en software R-statistical (R Development Core Team, 2013; (Bivand *et*  
1165 *al.* 2015, Hijmans 2017).

1166

## 1167 **Búsqueda bibliográfica y metanálisis**

1168 Para evaluar si la NND de las águilas mora difiere de lo que se espera en  
1169 relación con su masa corporal, comparé mis resultados con los de otras especies  
1170 similares a través de una búsqueda bibliográfica de estudios sobre NND de todo el  
1171 mundo y realicé una meta-regresión. Enfoqué la búsqueda en especies similares a  
1172 las águilas mora (es decir, rapaces de la familia Accipitridae que habitan en áreas  
1173 abiertas) con el fin de reducir las variaciones extrínsecas adicionales en las medidas  
1174 de la NND. Excluí las especies en peligro de extinción como el águila imperial  
1175 ibérica (*Aquila adalberti*), ya que sus poblaciones reducidas no representarían sus  
1176 verdaderas NND. Posteriormente, excluí las especies carroñeras como los buitres  
1177 (*Gyps* spp.), ya que sus NND no reflejarían su distribución espacial con respecto a  
1178 los recursos tróficos como en las águilas ya que suelen ser coloniales, o nidificar  
1179 lejos de sus áreas de alimentación. También excluí a las especies piscívoras como  
1180 los pigargos (*Haliaeetus* spp.), ya que sus NND estarían condicionadas a sus  
1181 recursos no distribuidos aleatoriamente (por ejemplo, peces en ciertos ríos; Newton,

1182 2010), mientras que las presas principales del águila mora se consideran  
1183 distribuidas aleatoriamente a través de paisajes en nuestra área de estudio  
1184 (Bustamante *et al.*, 1997). Realicé una búsqueda preliminar de literatura utilizando  
1185 Scopus y Google Scholar con las palabras clave en inglés "nearest neighbor  
1186 distance", "nearest nest distance" y "NND" emparejados con los nombres comunes  
1187 de las rapaces "eagle" y "hawk". Luego, para completar la búsqueda, utilicé los  
1188 mismos primeros términos de la búsqueda, junto con el nombre de cada especie de  
1189 rapaz previamente seleccionada de la familia Accipitridae (e.g., "NND" AND "*Aquila*  
1190 *verreauxii*"). De cada estudio encontrado extraje el nombre del primer autor y su año  
1191 de publicación (combinado para formar un ID del estudio), así como la especie, el  
1192 valor de NND, su desviación estándar (DE) y el número de nidos utilizados para  
1193 calcular la NND (n).

1194 Con estos datos primero realicé un meta-análisis individual para cada especie  
1195 utilizando un modelo de efectos aleatorios, un método que es utilizado para estimar  
1196 el tamaño del efecto de toda la población. De esta manera obtuve una medida de  
1197 resultado (a partir de ahora NND media) para cada especie en función de su NND,  
1198 DE y n. Utilicé este enfoque ya que la exploración preliminar de los datos mostró  
1199 una alta variabilidad entre los estudios ( $I^2$  excediendo siempre el 90%). Esta  
1200 estadística estima si la variabilidad se debe a la heterogeneidad entre los estudios ( $I^2 > 75\%$ ) o debido a la variabilidad del muestreo dentro de cada estudio ( $I^2 < 30\%$ )  
1201 (Higgins & Thompson 2002). Por lo tanto, analizados en su conjunto, la  
1202 heterogeneidad podría estar enmascarando los efectos reales y dando valores  
1203 medios poco realistas para cada especie. Con el resultado NND medio para cada  
1204 especie, realicé una meta-regresión con un modelo de efectos fijos (utilizado para  
1205 estimar el tamaño del efecto entre los estudios muestreados, Hunter & Schmidt,  
1206 2000), utilizando el NND medio específico de la especie como variable dependiente  
1207 y el peso promedio de cada especie como variable independiente. Escalé los pesos  
1208 en  $\exp -0.75$  para tener en cuenta el cambio no lineal en la tasa metabólica (Damuth  
1209 1981, 2007), que se ha utilizado para especies de rapaces y ha demostrado seguir  
1210 esta relación no lineal (Palmqvist *et al.* 1996). Para todos estos cálculos utilicé el  
1211 paquete "metafor" en software R-statistical (Viechtbauer 2010, R Development Core  
1212 Team, 2013).



## 1214 **Resultados**

### 1215 **Densidades de rapaces y de liebres**

1216           A lo largo e los 1000 Km que se recorrieron censando rapaces al realizar las  
1217 13 transectas, encontré que las mayores densidades las presentaron *F. sparverius*  
1218 ( $\bar{x} = 2,5 \text{ ind/Km}^2$ ) y *M. chinamgo* ( $\bar{x} = 2,7 \text{ ind/Km}^2$ ), mientras que las menores  
1219 densidades las presentaron *G. melanoleucus* ( $\bar{x} = 0,3 \text{ ind/Km}^2$ ) y *G. polyosoma* ( $\bar{x} =$   
1220  $0,2 \text{ ind/Km}^2$ ). Por su parte, la densidad de liebres presentó mucha variación, con  
1221 valores de 0 hasta  $202 \text{ ind/Km}^2$  en distintas transectas, con un promedio de  $84,9$   
1222  $\text{ind/Km}^2$  (Tabla 2.1)

1223           La única variable significativa que afectó a la abundancia de águilas fue la  
1224 abundancia de liebres, mientras que la disponibilidad de nidos y el hábitat  
1225 dominante no tuvieron ningún efecto significativo sobre su abundancia. Tampoco  
1226 encontré ningún efecto significativo de la abundancia de otras especies de rapaces  
1227 sobre la del águila (Tabla 2.1). El análisis de correspondencia mostró en sus dos  
1228 primeros ejes que la abundancia de *G. melanoleucus* estuvo estrechamente  
1229 vinculada a la abundancia de liebres, mientras que para otras especies dicha  
1230 relación fue más débil (inercia total explicada de 81,03%, Figura. 2.2).

1231

1232

1233

1234

1235

1236

1237

1238

1239

1240

1241

1242  
1243  
1244

**Tabla 2.1:** densidades de aves rapaces y liebres (individuos/Km<sup>2</sup>) para cada una de las transectas. En negrita se muestra la media para cada transecta y su desvío estándar.

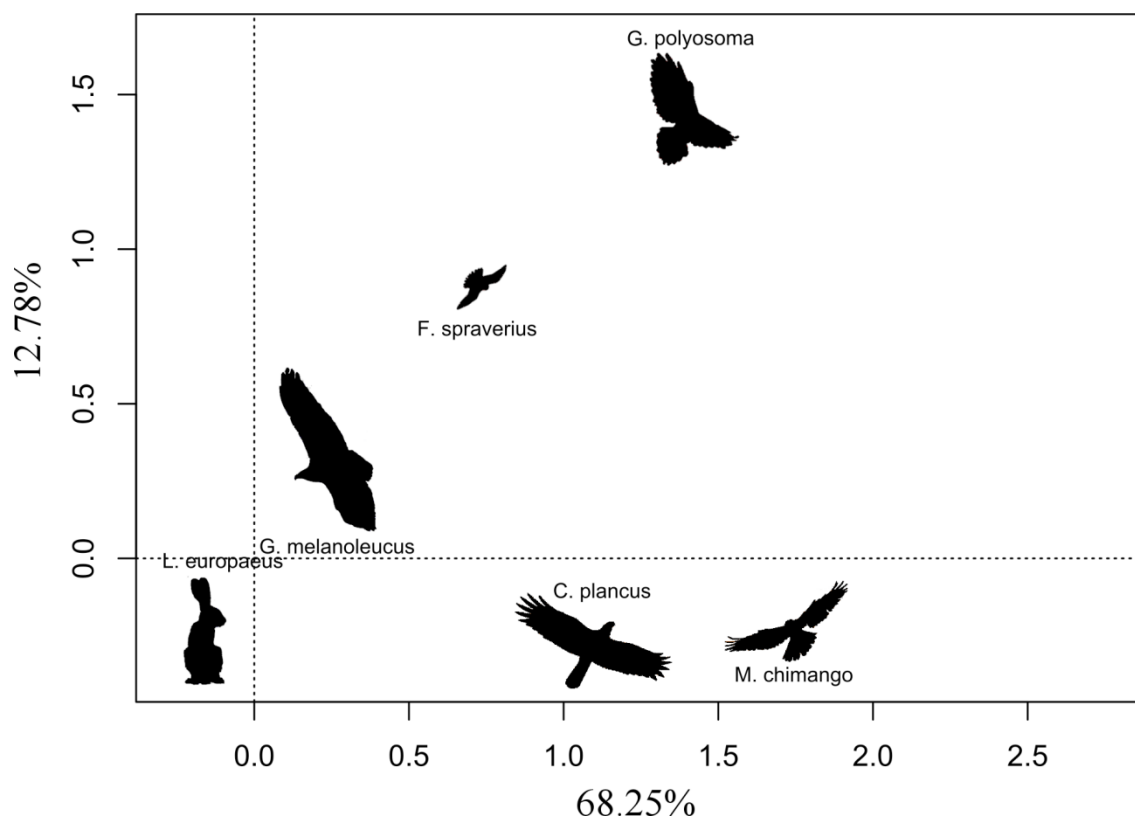
Transecta	<i>G. melanoluecus</i>	<i>G. polyosoma</i>	<i>C. plancus</i>	<i>M. chimango</i>	<i>F. sparverius</i>	<i>L. europaeus</i>
1	0,2137	0,0286	0,9452	1,8473	0,3584	26,1972
2	0,2489	0,2296	0,7981	4,4402	4,372	160,926
3	0,1038	0,0371	1,0714	0,5128	1,0446	26,1972
4	0,0823	0,1323	0,8646	3,6589	1,0352	0
5	0,7129	0,1389	1,5046	6,1609	6,9543	202,0931
6	0,145	0,1554	0,0802	0,0895	3,0399	16,8411
7	0	0,3264	0,3848	0,4298	0,2918	39,2959
8	0	0	0,0976	1,0355	0,3701	11,2274
9	0,8101	0,0694	2,2927	4,9608	2,2819	95,4328
10	0,1757	0,6904	2,2017	4,3391	4,5178	18,7123
11	0,8038	0,0907	3,9286	4,074	3,6884	249,2481
12	0,8884	0,204	1,9643	0,9401	4,4687	157,1835
13	0	0,0236	0,1952	2,289	0	89,8191
<b>Media</b>	<b>0,3219</b>	<b>0,1636</b>	<b>1,2561</b>	<b>2,6752</b>	<b>2,4941</b>	<b>84,0903</b>
<b>DS</b>	<b>0,3316</b>	<b>0,1768</b>	<b>1,0662</b>	<b>1,9438</b>	<b>2,1041</b>	<b>79,6609</b>

1245  
1246  
1247  
1248  
1249

**Tabla 2.1:** Modelos lineales generalizados sobre el efecto de la abundancia de liebres, aves rapaces, tipo de ambiente y disponibilidad de sitios para nidificar sobre la abundancia de águila mora.

Variable explicativa	Estimador (± ES)	p-valor
Abundancia de liebres	0,038 (± 0,012)	<b>0,047</b>
Disponibilidad de nidos	0,079 (± 0,216)	NS
Hábitat dominante	0,263 (± 0,177)	NS
Abundancia <i>G. polyosoma</i>	- 0,086 (± 0,185)	NS
Abundancia <i>C. plancus</i>	0,0083 (± 0,0,09)	NS
Abundancia <i>M. chimango</i>	0,042 (± 0,0067)	NS
Abundancia <i>F. sparverius</i>	0,128 (± 0,81)	NS

1250



1252

1253

1254

1255

1256

1257

1258

1259

1260

1261

1262

1263

1264

1265

**Figura 2.2:** Primeros dos ejes del análisis de correspondencia relacionando la abundancia de liebres con la abundancia de las cinco aves rapaces principales en el noroeste de la Patagonia que consumen liebre. Las distancias entre las siluetas representan la asociación entre la abundancia de especies por sitio. Distancias más cortas indican una asociación más cercana entre dos especies. Los porcentajes muestran la inercia total explicada por cada eje.

Las abundancias de los dos carroñeros facultativos, *C. plancus* y *M. chimango*, fueron similares entre sí en todos los sitios. Por otro lado, la especie que más se diferenció fue *G. polyosoma*, que si bien no presentó abundancias extremadamente bajas (reflejada en su densidad promedio de 0,16 ind./km<sup>2</sup>) presentó una tendencia a relacionarse negativamente con la abundancia de liebres y águilas (Figura. 2.2). En las dos zonas donde posteriormente busqué nidos de águila en forma activa, las densidades de liebre fueron altas. La densidad de liebres en la zona norte fue de 202,09 ind./km<sup>2</sup> ( $\pm 25,26$ ), mientras que en la zona sur fue de 249,25 ind./km<sup>2</sup> ( $\pm 22,65$ ). Además, la densidad de águilas reflejó estas

1266 abundancias con una media de 0,71 ( $\pm 0,18$ ) ind./km<sup>2</sup> en el norte y 0,83 ind./km<sup>2</sup>  
1267 ( $\pm 0,27$ ) en el sur.

1268

### 1269 **Vecinos más cercanos**

1270 Encontré un total 55 nidos activos. En la zona norte encontré 13 nidos en  
1271 ~2000 km<sup>2</sup>, mientras que en la zona sur encontré 42 nidos en los ~5000 km<sup>2</sup>  
1272 relevados). Los cálculos de NND resultaron en 3797 m ( $\pm 2477$ ) para la región norte  
1273 y 3723 m ( $\pm 2594$ ) para la zona sur.

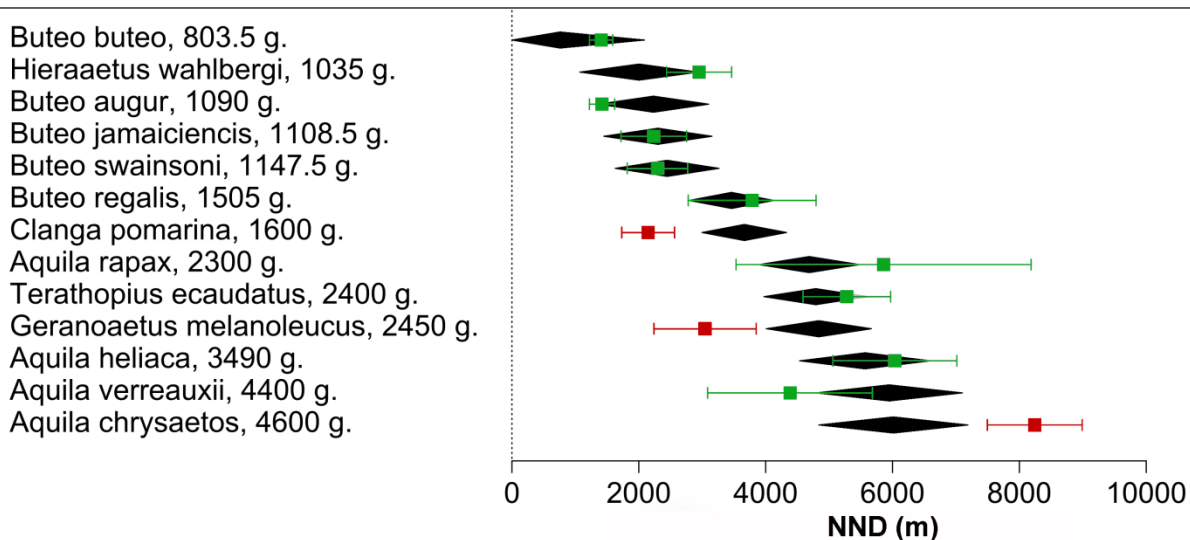
1274

### 1275 **Relaciones entre la NND y la masa corporal en rapaces**

1276 Encontré un total de 77 trabajos que reportaron NND para 13 especies  
1277 coincidentes con mi criterio, por lo que obtuve un total de 130 mediciones de NND.  
1278 Existió una relación positiva entre el Peso<sup>(-0.75)</sup> y NND medio (Estimador = -1087044  
1279  $\pm 224387$ ,  $p < 0.0001$ ) en la meta-regresión ( $r^2 = 67.96\%$ ;  $I^2 = 95.77\%$ ; Figura. 2.3).  
1280 De todas las especies incluidas en la meta-regresión solamente tres tuvieron valores  
1281 de NNDmedio que se desviaron significativamente de los valores de NND  
1282 esperados. El águila real (*Aquila chrysaetos*) presentó valores mayores (NND medio  
1283 = 8242 m. vs. NND estimado= 6013m), mientras que *Clanga pomarina* (NND medio  
1284 = 2147 m. vs. NND estimado= 3662m) y mi especie de estudio, el águila mora  
1285 presentaron valores menores (NND medio = 4838 m vs. NND estimado= 6013m;  
1286 Figura. 3) por lo cual en el área de estudio, las águilas tendieron a reducir la  
1287 distancia entre nidos.

1288

1289



1290

1291

**Figura 2.3:** Metaregresión de la distancia al vecino más cercano (NND medio) para cada Accipitrido en relación con su peso medio. Los diamantes negros son los estimadores (con un intervalo de confianza del 95%) del modelo para cada especie. Las NND media (con un intervalo de confianza del 95%) calculados a partir de las mediciones extraídas de cada estudio están representadas por los cuadrados. Las especies para las cuales la NND media difirió del valor estimado se encuentran en rojo.

1292

1293

1294

1295

## 1296 **Discusión**

1297

Encontré una de las mayores abundancias poblacionales halladas para un águila de más de 2 kg de peso en base a los resultados comparativos con otras 13 especies de águilas (Pedrini & Sergio 2001, Newton 2010). Además, la densidad de águila mora se reflejó en su distancia de nidificación, ya que tuvieron valores de NND más bajos que los esperados para rapaces de este tamaño. Estos resultados pueden ser explicados por una densidad extremadamente alta de la principal fuente alimenticia del águila: la liebre europea. En el área de estudio, dicha especie alcanza una de las densidades más altas registradas (más de 249 ind./km<sup>2</sup>), únicamente igualada por las registradas dentro de un aeródromo cercado de Francia, en una zona donde no hay depredadores (240 ind./km<sup>2</sup>; Flux & Angermann 1990). En consecuencia, mis resultados destacan como una fuente alimenticia introducida pero abundante puede modificar la distribución espacial y la abundancia

1298

1299

1300

1301

1302

1303

1304

1305

1306

1307

1308

1309 de un depredador tope, incluso cuando dicha introducción es relativamente reciente  
1310 (algo más de un siglo).

1311 El hecho de que el águila mora haya sido la especie más estrechamente  
1312 relacionada a las altas densidades de la liebre de todo el gremio de rapaces de  
1313 Patagonia, podría estar relacionado a que es la única capaz de cazar todas las  
1314 clases de edad de este herbívoro (Hiraldo *et al.*, 1995; Bustamante *et al.*, 1997).  
1315 Esto podría ser un importante desafío para las dos especies facultativas (*C. plancus*  
1316 y *M. chimango*) que dependen mayormente de carroña, en este caso de liebres  
1317 (Travaini *et al.* 1998). Es por eso que su abundancia dependerá de otros factores  
1318 ambientales y antrópicos que incrementan la disponibilidad de carroñas y de basura,  
1319 tales como la presencia de asentamientos urbanos (que producen recursos como  
1320 desechos domiciliarios) o caminos muy transitados (que cuentan con altas tasas de  
1321 atropellamiento de fauna) (Lambertucci *et al.* 2009a, Barbar *et al.* 2015). La  
1322 abundancia de la rapaz más pequeña, *F. sparverius*, no mostró ninguna relación con  
1323 la abundancia de liebres, como era esperado.

1324 Esto podría indicar que la presencia de liebres es suficiente para anular la  
1325 restricción energética teórica para especies de gran tamaño, lo que las proveería de  
1326 recursos suficientes para hacerse más abundantes que otras especies de menor  
1327 tamaño (Peters & Peters 1986). Finalmente, el aguilucho común (*G. polyosoma*) se  
1328 relacionó negativamente con la abundancia tanto de liebre como de águila mora. Al  
1329 tener hábitos alimenticios y patrones de selección de sitios de nidificación similares,  
1330 el aguilucho común y el águila mora son competidores directos (Schlatter *et al.*  
1331 1980, Jiménez 1995). Sin embargo, debido a su mayor tamaño, el águila se podría  
1332 encontrar en ventaja competitiva, y en consecuencia limitar la abundancia de las  
1333 especies de menor tamaño como el aguilucho. La menor abundancia de otras  
1334 rapaces donde la abundancia de águila mora es alta, podría estar influenciada  
1335 también por la depredación intragremio (Sergio & Hiraldo 2008, Treinys *et al.* 2011).  
1336 De hecho, existe evidencia de depredación de algunas de estas especies (por ej, *M.*  
1337 *chimango*, *F. sparverius*) por el águila mora (Hiraldo *et al.*, 1995) y también de  
1338 interacciones agonistas frecuentes con otras rapaces (principalmente con *G.*  
1339 *polyosoma*; Jiménez & Jaksic 1989).

1340 El águila mora estableció sus territorios a una menor distancia uno del otro de  
1341 lo esperado por su masa corporal, demostrando que no existe sólo una agregación  
1342 espacial de individuos que se alimentan, sino más bien de territorios de crianza. En  
1343 la meta-regresión que realicé, *C. pomarina* fue la única otra rapaz que mostró un  
1344 descenso en el tamaño de su territorio, distanciándose menos de lo esperado. Un  
1345 artículo relevante que examina NND medias describe un caso donde se encontró  
1346 que los parámetros reproductivos mejoran según la sincronicidad y la abundancia de  
1347 la presa (*Mycrotus* spp.; Treinys *et al.* 2017), apoyando de esta manera la hipótesis  
1348 de disponibilidad de recursos y el tamaño del territorio. Por otro lado, el águila real  
1349 fue la única especie que tuvo un NND mayor de lo esperado, lo que podría  
1350 relacionarse con su gran variabilidad de tamaño corporal. El peso promedio de la  
1351 especie es de 4,6 Kg, aunque se hayan registrado individuos que superan los 6,7 Kg  
1352 (Ferguson-Lees & Christie 2001), lo cual les representa un requerimiento energético  
1353 mucho mayor. Sin embargo, esta especie también responde a la presencia y  
1354 abundancia de sus principales presas (Clouet *et al.* 2017), donde la presencia de  
1355 conejos es suficiente para reducir sus NND de 12,9 a 8,6 km.

1356 En la Patagonia la NND para el águila mora fue menor de lo esperado en  
1357 base a su tamaño corporal y por comparación con el de las dos especies con  
1358 tamaños similares, *T. ecaudatus* y *A. rapax*, ambas más livianas. Dado que esta  
1359 última especie junto con *A. heliaca* cae dentro de los valores esperados, esto apoya  
1360 la idea de que la diferencia no se debe a ningún constructo estadístico cometido en  
1361 la meta-regresión, sino más bien en los mecanismos biológicos que estoy  
1362 testeando. Además, mis propias estimaciones de NND fueron sutilmente más altas  
1363 que otras halladas para esta misma especie en esta misma área de estudio 20 años  
1364 atrás (con una media de 2522 m, Hiraldo *et al.*, 1995 vs. 3760 en esta tesis). Esto  
1365 podría estar relacionado con el hecho de que las abundancias de liebre han  
1366 mostrado un leve descenso en las últimas dos décadas, como mostré en el capítulo  
1367 1, y eso las lleva a tener nidos más distanciados.

1368 Vale la pena mencionar que la NND se puede ver afectada por factores  
1369 extrínsecos no directamente establecidos en este trabajo, por ejemplo, la  
1370 disposición espacial del águila mora previa a la introducción de la liebre.  
1371 Desafortunadamente los estudios de este tipo comenzaron luego de que la liebre



1372 sea no sólo abundante sino además un conspicuo participante en el ecosistema  
1373 (Grigera & Rapoport, 1983; Barbar *et al.* 2016). En la presente tesis encontré que el  
1374 águila mora presenta valores NND más bajos que los esperados, y a la vez su presa  
1375 principal es extremadamente abundante. Esto sugiere que las águilas de gran  
1376 tamaño pueden agregarse más bajo circunstancias en las que los recursos sean  
1377 abundantes.

1378 También existen factores intrínsecos que afectan las NND, como algunos  
1379 rasgos comportamentales que hacen que las estimaciones de NND puedan ser ean  
1380 poco permeables a los cambios en los recursos alimenticios. Por ejemplo, estudios  
1381 previos con el águila mora demostraron que los adultos de esta especie tienden a  
1382 favorecer las áreas de nidificación más que los parches ricos en recursos  
1383 (Bustamante *et al.*, 1997). En este caso, la fidelidad al nido y los costos asociados  
1384 con la relocalización y la defensa de un territorio nuevo podrían estar enmascarando  
1385 el efecto de una escasez de alimentos (Saggese *et al.* 2018). Aunque la meta-  
1386 regresión que realicé entre los NND y la masa corporal de los depredadores me  
1387 permitió identificar que las águilas nidifican a menos distancia entre ellas que lo  
1388 esperado, son necesarios más estudios para entender completamente la relación  
1389 entre este depredador y las dispares abundancias de su presa principal.

1390 Dada esta gran densidad de territorios ocupados simultáneamente, donde la  
1391 NND media es más baja que lo esperado según el peso corporal, resulta interesante  
1392 estudiar cuales son los factores ambientales que determinan que las águilas mora  
1393 establezcan un territorio reproductivo en un determinado lugar. Este es el tema que  
1394 abordé en próximo capítulo de esta tesis.

1395

1396

1397

1398

1399

1400

## CAPÍTULO III

1401

### Selección de hábitat reproductivo del águila

1402

### mora a escalas múltiples en el noroeste

1403

### patagónico

1404



1405

1406

1407

## 1408 **Introducción**

1409 Las especies animales seleccionan los recursos de su hábitat a diferentes  
1410 escalas ya que la distribución de los mismos no es homogénea en todo el espacio  
1411 (Mayor *et al.* 2009). Por ejemplo, algunos recursos como los sitios de descanso o  
1412 nidificación requieren de una selección de hábitat a una escala más chica que la de  
1413 la búsqueda de alimento, determinando un uso del espacio en función de  
1414 requerimientos a distintas escalas por parte de los individuos (Thompson &  
1415 McGarigal 2002, Mayor *et al.* 2009). Los análisis multiescala de selección de hábitat  
1416 abarcan todas aquellas aproximaciones en las que se busca identificar la escala a la  
1417 que los animales interactúan con su ambiente para determinar si habitarán o no en  
1418 un determinado lugar (Mayor *et al.* 2009, McGarigal *et al.* 2016). Este tipo de  
1419 análisis permite identificar no solo los recursos que los animales están buscando,  
1420 sino también la resolución con la que perciben el ambiente (Kolasa & Rollo 1991).  
1421 Esto es particularmente interesante en especies de movilidad alta ya que pueden  
1422 seleccionar los recursos para suplir sus distintos requisitos en áreas mayores, y por  
1423 ende a una más amplia diversidad de escalas que especies con menor movilidad.

1424 Las aves rapaces son especies que presentan una gran movilidad (Penteriani  
1425 & Delgado 2009, Newton 2010), por lo que se han realizado numerosos estudios a  
1426 escalas múltiples para especies ecológicamente diferentes alrededor del mundo  
1427 (Thompson & McGarigal 2002, Zub *et al.* 2010, Crandall *et al.* 2015, Martínez-  
1428 Miranzo *et al.* 2016). Sin embargo, a pesar de proporcionar información útil para  
1429 conocer mejor a las especies y su ecología, no son muchos los estudios de  
1430 selección de hábitat a diferentes escalas sobre aves rapaces en Sudamérica (ver  
1431 por ej., Pérez-García *et al.* 2018). La selección de hábitat del águila mora ha sido  
1432 estudiada solo de manera descriptiva (Jiménez & Jaksi'c 1990) y en relación al uso  
1433 del espacio diferencial por parte de individuos adultos y juveniles (Bustamante *et al.*  
1434 1997).

1435 En este capítulo realicé el primer análisis a multiescala sobre los patrones de  
1436 selección de hábitat para el águila mora. Para ello, evalué cómo distintos tipos de  
1437 factores ambientales como la productividad, el tipo de cobertura, la topografía y  
1438 variables de origen antrópico como los caminos vehiculares pueden influir sobre la  
1439 probabilidad de que parejas de águilas establezcan sus territorios. Mi hipótesis es

1440 que las águilas seleccionan el hábitat reproductivo a distintas escalas espaciales en  
1441 función de sus necesidades de recursos tróficos y reproductivos. Como se trata de  
1442 una especie territorial que construye varios nidos en una zona acotada (Jiménez &  
1443 Jaksi'c 1990, Hiraldo *et al.* 1995, Saggese *et al.* 2018b) espero que la probabilidad  
1444 de establecimiento de territorios reproductivos sea más alta en sitios donde se  
1445 encuentren tanto ambientes productivos capaces de suministrar los recursos tróficos  
1446 necesarios, como una alta disponibilidad de sitios para construir nidos en un área  
1447 cercana. Luego, espero que estas dos características ambientales sean  
1448 seleccionadas a distintas escalas. Como las águilas son capaces de planear y  
1449 recorrer grandes distancias buscando alimento espero que seleccionen ambientes  
1450 productivos como mallines a una escala mayor que los sitios para nidificar, ya que  
1451 estos últimos deben proporcionar refugio y protección solo donde se encuentre el  
1452 nido. Asimismo espero que la presencia de caminos con mayor flujo vehicular sean  
1453 seleccionados positivamente ya que pueden funcionar como fuente de recursos  
1454 tróficos para las águilas (Lambertucci *et al.* 2009a, Barbar *et al.* 2018).

1455

## 1456 **Métodos**

### 1457 **Búsqueda de nidos activos**

1458 Para encontrar nidos activos recorrí rutas y caminos en vehículo durante las  
1459 temporadas reproductivas entre octubre y febrero de 2011, 2012 y 2013 (se escribe  
1460 el año en el cual comienza cada temporada reproductiva, ver más detalles en  
1461 Capítulos anteriores). Encontré los nidos al observar el comportamiento de las  
1462 águilas con la ayuda de binoculares 10x40. Una vez hallado un nido confirmé si  
1463 estaba activo al registrar adultos incubando huevos y/o pichones en el mismo.  
1464 Luego registré su posición mediante el uso de un Sistema de Posicionamiento  
1465 Global (GPS por sus siglas en inglés) acercándome hasta la base de la pared o  
1466 árbol, o al borde superior del acantilado donde estuviera construido..

1467 Dado que también busqué evaluar el efecto de los camino vehiculares sobre  
1468 la probabilidad de establecimiento de territorios reproductivos de las águilas,  
1469 incrementé el esfuerzo de muestreo en una sub-área dentro del área de estudio.  
1470 Esto lo hice en la estancia San Ramón ubicada al Este de la ciudad de San Carlos

1471 de Bariloche y que posee alrededor de 20 000 hectáreas, donde intenté encontrar  
1472 todos los nidos activos existentes. Para ello realicé recorridos intensos a pie  
1473 revisando todos los roquedales y otros posibles sitios de nidificación como árboles y  
1474 arbustos. De esta forma evité el sesgo de buscar nidos solo desde caminos, lo cual,  
1475 me permitió evaluar si la presencia de los mismos afecta a la selección de hábitat  
1476 reproductivo de las águilas.

1477

## 1478 **Sitios control**

1479 A fin de realizar modelos que permitieran distinguir aquellos factores  
1480 ambientales que expliquen la distribución de los territorios en el área, medí las  
1481 mismas variables en los territorios activos y en sitios al azar donde no hubiera  
1482 presencia de águilas nidificantes (Zub *et al.* 2010). Generé estos sitios utilizando el  
1483 software ArcGis 10.0, y procuré que no se localicen a menos de 1000 m del nido  
1484 activo más cercano. Por otro lado, no generé sitios control más allá de una franja de  
1485 2000m a cada lado de rutas y caminos salvo en la sub-área antes mencionada  
1486 donde se muestreó lejos de caminos para evaluar el efecto de los mismos en las  
1487 águilas. Visité cada uno de estos sitios al menos una vez para constatar que allí no  
1488 haya presencia de águilas. Permanecí en cada sitio al menos 60 minutos buscando  
1489 indicios de actividad reproductiva de águilas. Una vez transcurrido el tiempo sin  
1490 haber detectado actividad clasifiqué el sitio como inactivo (ausencia de águilas).  
1491 Cabe destacar que esta metodología acarrea el riesgo de generar falsos negativos  
1492 (sitios considerados como “ausencias” que en realidad son “presencias”) pero cuyo  
1493 efecto se vería compensado aumentando el tamaño de muestra factible de alcanzar.  
1494 No obstante se ha visto que en temporada reproductiva es raro que no esté  
1495 presente alguno de los adultos por más del tiempo que dediqué a buscarlos. De  
1496 hecho, llevar a cabo este procedimiento me permitió encontrar más territorios  
1497 activos ya que en algunas ocasiones durante los 60 minutos de monitoreo en los  
1498 sitios generados al azar detecté la presencia de águilas nidificantes, a las cuales  
1499 luego monitoreé hasta encontrar el sitio de nidificación.

1500

1501

1502 **Escalas y tamaño del territorio.**

1503 Utilicé el criterio propuesto por Johnson (1980) donde se organiza la  
1504 estructura jerárquica de la selección de hábitat en tres órdenes con el objeto de  
1505 estandarizar o unificar criterios a la hora de estudiar este proceso. El primer orden  
1506 de selección es el de escala más amplia, y se refiere al rango geográfico en el que  
1507 los organismos seleccionan los recursos. El segundo orden de selección se refiere  
1508 específicamente al área de acción (home range) del organismo en cuestión.  
1509 Finalmente el tercer orden de selección es a escala local y estudia los recursos a  
1510 una resolución más fina que los anteriores. Este criterio, con algunas modificaciones  
1511 puntuales en ciertos casos, ha sido utilizado para estudiar la selección de hábitat de  
1512 otras águilas del mundo (Thompson & McGarigal 2002, Zub *et al.* 2010, Crandall *et*  
1513 *al.* 2015).

1514 En este caso analicé la selección de hábitat reproductivo de las águilas a seis  
1515 escalas que van desde el tercer orden de selección (escala local) hasta el segundo  
1516 orden (escala de home range) pasando por cuatro escalas intermedias. Para ello,  
1517 generé áreas “buffer” circulares con centro en el sitio donde se ubica el nido con  
1518 radios de 120, 270, 480, 750, 1080 y 1470 m, dentro de las cuales medí todas las  
1519 variables que detallo más adelante. En el área de estudio la NND es de unos 2000  
1520 m. Por este motivo asumí como supuesto que hasta los 1080 m de radio  
1521 (aproximadamente la mitad de la NND) el buffer corresponde al territorio de cada  
1522 pareja (Zub *et al.* 2010). Sin embargo, también incluí un área buffer de mayor  
1523 diámetro (1470 m) ya que en el campo pude observar en numerosas ocasiones  
1524 individuos adultos a más de 1080 m de su propio nido y aproximarse a forrajear en  
1525 zonas más próximas al nido de su pareja vecina. Este método acarrea limitaciones  
1526 ya que idealmente el home range debería medirse por medio de datos de telemetría  
1527 (Martínez-Miranzo *et al.* 2016), los cuales no existen para esta especie, aunque el  
1528 método ha sido implementado exitosamente en trabajos sobre especies similares  
1529 (Zub *et al.* 2010). El alto número de territorios con el que trabajé compensarían el  
1530 potencial error que podría incurrirse usando esta metodología.

1531

1532

1533

1534 **Variables explicativas.**

1535 Utilicé Sistemas de Información geográfica (SIG) y el software ArcGIS 10.0 para  
1536 obtener variables ambientales que expliquen la probabilidad de establecimiento de  
1537 territorios de águila. Estas variables fueron las siguientes:

- 1538 • Índice normalizado diferencial de vegetación (NDVI por sus siglas en ingles)  
1539 el cual estima la productividad vegetal o productividad primaria del ambiente  
1540 y se asocia con la abundancia de alimento. En este caso el valor representa  
1541 el promedio del índice para el buffer, del tamaño que corresponda según la  
1542 escala, alrededor del nido.
- 1543 • Rugosidad: mide el porcentaje de pixeles del buffer con una inclinación a  
1544 mayor a 30° y se obtiene a partir de un modelo digital de elevación (DEM  
1545 por sus siglas en ingles). Con esta variable busqué estimar la disponibilidad  
1546 de sustratos de nidificación ya que en el área de estudio las zonas más  
1547 rugosas son las que presentan la mayor cantidad de afloramientos rocosos  
1548 donde las águilas construyen sus nidos.
- 1549 • Planicidad: está calculada a partir del mismo modelo de elevación que la  
1550 rugosidad pero en este caso representa el porcentaje de pixeles del buffer  
1551 que tienen una inclinación menor a 15°. Mi supuesto con esta variable es  
1552 que las áreas llanas, al tener menos afloramientos rocosos que las rugosas,  
1553 tendrán una menor disponibilidad de sitios donde las águilas puedan  
1554 construir sus nidos.
- 1555 • Porcentaje (%) de mallín: Es el porcentaje del área buffer cubierta por  
1556 mallines, que son ambientes que se ubican en el fondo de los valles y,  
1557 consecuentemente, acumulan una mayor cantidad de agua que la matriz  
1558 circundante. Esto conlleva a que presenten una vegetación distinta a la de la  
1559 estepa que los rodea, mucho más verde y cargada de humedad (Gaitán *et al.*  
1560 2011). Asimismo presentan una productividad vegetal más elevada que  
1561 la estepa, que varía según la precipitaciones a lo largo del año (Buono *et al.*  
1562 2010). Ellos ocupan entre un 1,5 y un 8% de la superficie del ambiente y  
1563 representan centros donde los recursos alimenticios son más abundantes  
1564 para muchas especies tanto domésticas como silvestres (Imberti & Barnet  
1565 2003, Buono *et al.* 2010, Pérez-García *et al.* 2018).

1566 Asimismo también medí variables de origen antrópico para evaluar su posible  
1567 impacto en la selección de hábitat reproductivo de las águilas.

1568 • **La ruta asfaltada más cercana:** los caminos vehiculares cuyo tránsito es  
1569 mayor al de los otros tipos de camino que distinguí. El tránsito medio diario  
1570 anual (TMDA) para estas rutas en el área de estudio van desde los 270 a  
1571 2050 vehículos por día (datos obtenidos del Observatorio nacional de tránsito  
1572 y transporte ([www.http://ondat.fra.utn.edu.ar/](http://ondat.fra.utn.edu.ar/))).

1573 • **La ruta de ripio más cercana:** caminos vehiculares que son rutas  
1574 provinciales o nacionales pero que carecen de asfalto. Suelen tener un  
1575 menor flujo vehicular que las rutas asfaltadas. En algunos tramos de estos  
1576 caminos circulan menos de 20 vehículos por día, mientras que en otros el  
1577 TMDA es de 170 vehículos por día.

1578 **El camino de ripio más cercano:** aquí tuve en cuenta solo aquellos  
1579 caminos que no tengan la categoría de ruta y sean de ripio o tierra. La  
1580 mayoría de estos son caminos dentro de estancias privadas o caminos  
1581 vecinales. Son los que más se adentran en los campos y son utilizados  
1582 principalmente por la gente que trabaja en ellos. Aquí el tránsito es menor  
1583 que en las categorías anteriores, pudiendo haber ausencia de vehículos por  
1584 más de un día.

1585

## 1586 **Análisis estadístico**

1587 Para evaluar si la respuesta de las águilas guarda relación con las variables  
1588 explicativas realicé Modelos Lineales Generalizados (GLM), con una distribución  
1589 binomial del error por tratarse de un análisis de presencia/ausencia. Para evaluar las  
1590 variables que mejor explican la probabilidad de establecimiento de territorios  
1591 reproductivos de águilas realicé una comparación de modelos, a los que ordené  
1592 según se ajusten mejor a los datos en base al criterio de información de Akaike  
1593 (Whittingham *et al.* 2006). Seleccioné los modelos con el menor valor de AIC y  
1594 aquellos que tuvieran una diferencia menor a 2 con respecto a este. Solo incluí las  
1595 variables que no estén fuertemente correlacionadas. Para ello utilicé como valor de  
1596 decisión una correlación del 0,55 o menor.

1597



## 1598 **Resultados**

1599            Encontré un total de 58 territorios reproductivos con sus respectivos nidos  
1600 (Figura 3.1) y 36 sitios control. Las variables topográficas tuvieron un efecto sobre la  
1601 probabilidad de establecimiento de territorios de águila en todos los modelos  
1602 evaluados a todas las escalas (Tabla 3.1). La planicidad tuvo un efecto negativo en  
1603 las escalas de 120 y 270m (Figura 3.2a, b) mientras que la rugosidad tuvo un efecto  
1604 positivo a todas las escalas evaluadas (Figura 2.2a, b, c, d, e, f). El NDVI no fue  
1605 representativo a ninguna escala (Tabla 3.1) aunque su efecto fue negativo negativo  
1606 a los 120 y 270 m (Figura 3.2a, b). El porcentaje cubierto por mallines fue  
1607 significativo para la escala de 270 m y marginalmente significativo para la escala de  
1608 120 m ( $p < 0.1$ , Tabla 3.1) teniendo un efecto positivo en las escalas de 120, 270 y  
1609 480m, (Figura 3.2 a, b, c) y negativo pero no significativo a partir de los 750m  
1610 (Figura 3.2d, e, f). En cuanto a los caminos, el modelo que mejor explicó la  
1611 distribución de las águilas en el área de estudio fue aquel que solamente incluyó a  
1612 los caminos secundarios de ripio, que afectó de manera significativa la probabilidad  
1613 de establecimiento de territorios con un coeficiente negativo, lo cual significa que a  
1614 medida que aumenta la distancia a este tipo de camino, disminuye la probabilidad  
1615 de establecimiento de territorios (Tabla 3.2).

1616

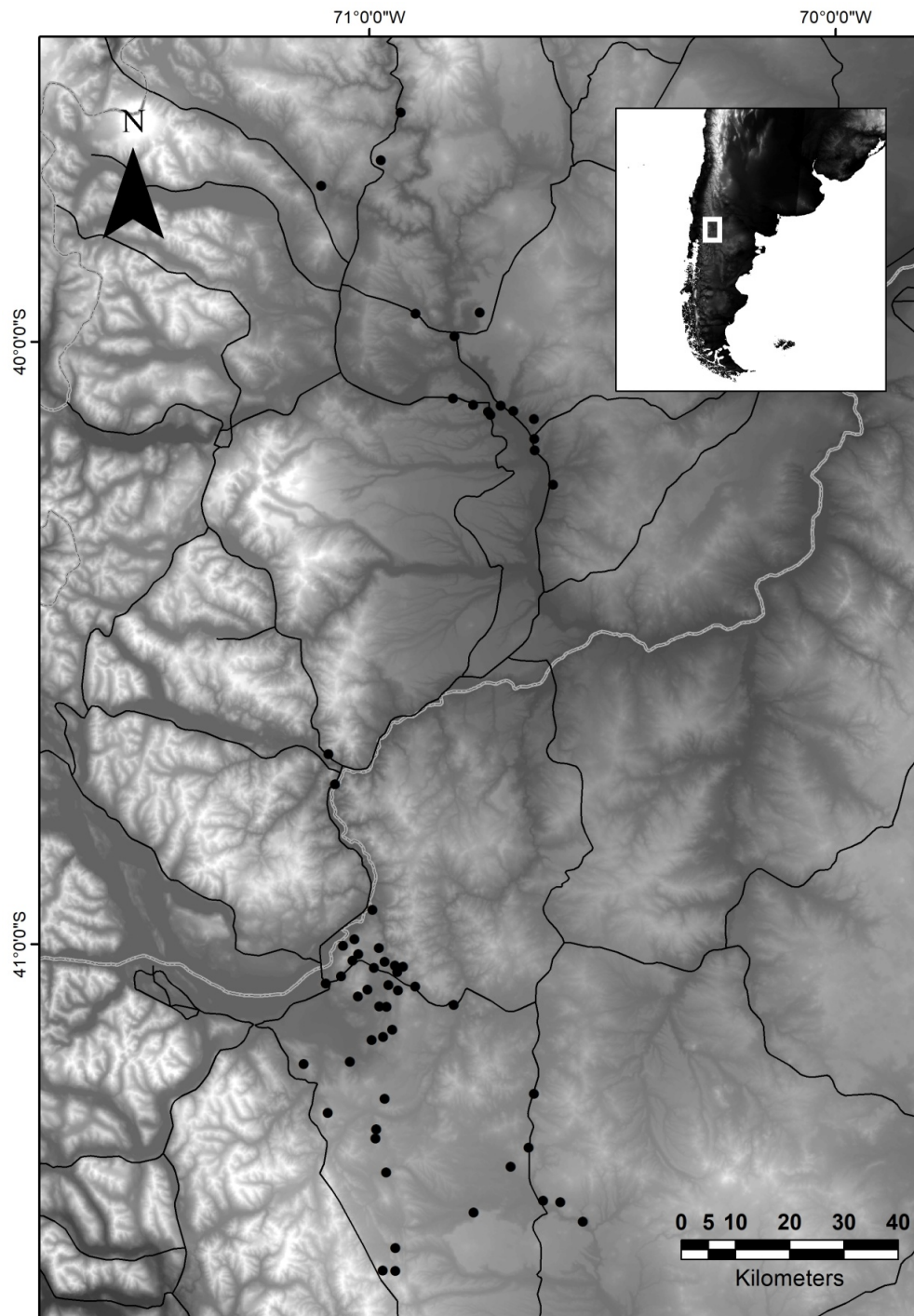
1617

1618

1619

1620

1621



1622

1623

1624

1625

1626

1627

**Figura 3.1.** Territorios activos de águila mora en el área de estudio. Los puntos ubicados en la zona norte corresponden al área de Junín de los Andes mientras que los puntos del sur corresponden a los del área de Bariloche.

**Tabla 3.1:** Resultados de los mejores modelos obtenidos a distintas escalas para la selección de hábitat reproductivo del águila mora en el Noroeste de la Patagonia.

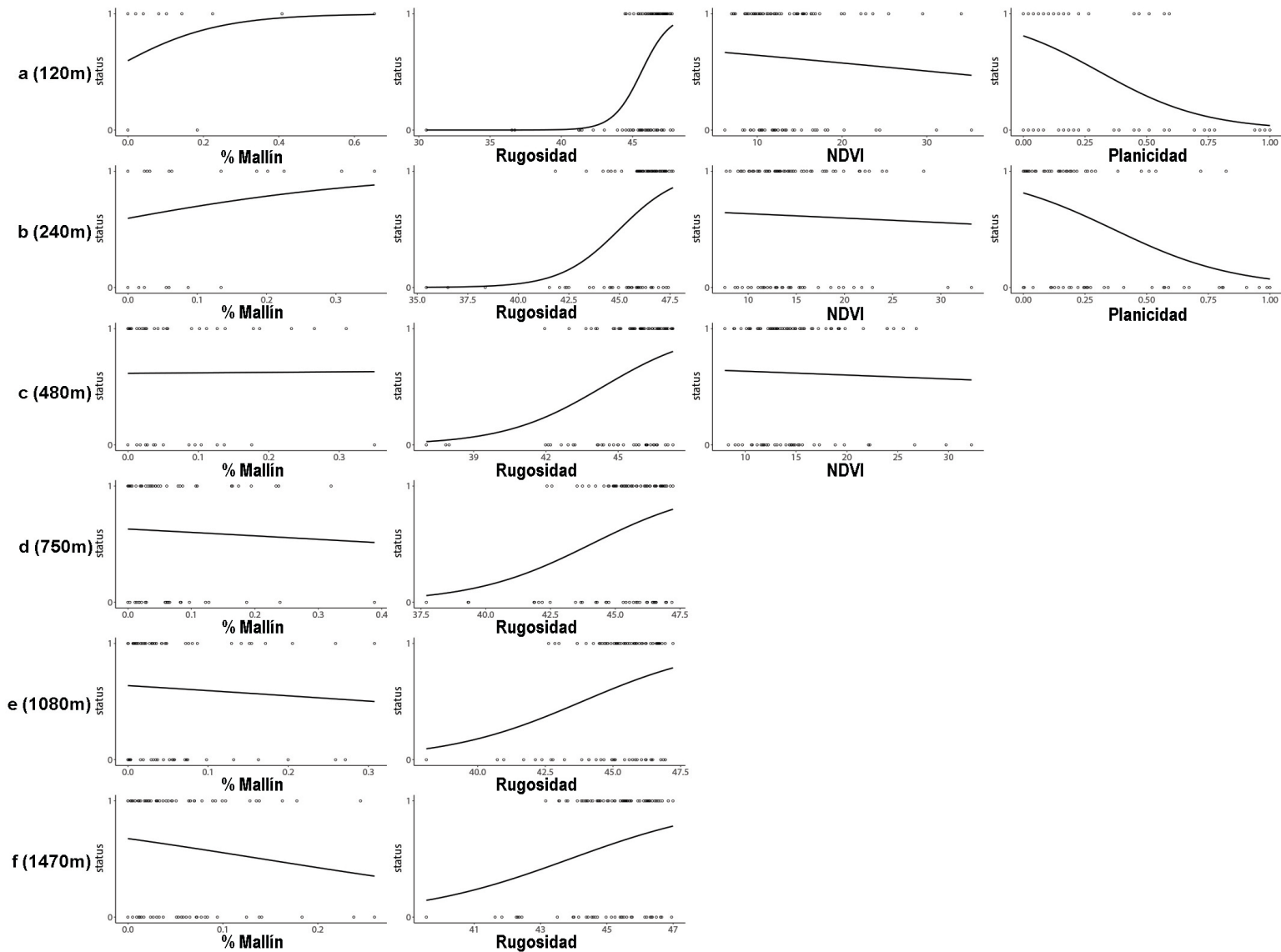
1628

1629

Radio del buffer (m)	Variables	AIC	$\Delta$ AIC
120	%mallín* + <b>rugosidad</b> - <b>planicidad</b> 3,25(±1,88) <b>3,33 (±1,24)</b> <b>-3,51(±0,1,49)</b>	89,54	0
	%mallín* + <b>rugosidad</b> - NDVI - <b>planicidad</b> 3,33(±1,95) <b>3,34 (±1,24)</b> -0,01(±0,07) <b>-3,45(±1,53)</b>	91,54	2
270	%mallín + <b>rugosidad</b> - <b>planicidad</b> 0,52(±1,24) <b>4,32(±1,67)</b> <b>-2,83(±1,41)</b>	98,74	0
	%mallín + <b>rugosidad</b> - NDVI - planicidad* <b>2,63(±0,31)</b> <b>4,41(±1,67)</b> -0,05(±0,07)    -2,65(±1,41)	100,11	1,37
480	%mallín + <b>rugosidad</b> 0,06(±0,05) <b>8,40(±2,14)</b>	105,73	0
	%mallín + <b>rugosidad</b> + NDVI 0,10(±0,06) <b>8,54(±2,16)</b> -0,06(±0,07)	106,8	1,07
750	<b>rugosidad</b> <b>8,45(±2,32)</b>	109,8	0
	<b>rugosidad</b> + %mallín <b>9,23(±2,49)</b> 0,02(±0,02)	110,69	0,89
1080	<b>rugosidad</b> <b>7,42(±2,40)</b>	116,32	0
	<b>rugosidad</b> + %mallín <b>7,97(±2,57)</b> 0,01(±0,01)	117,85	1,53
1470	<b>rugosidad</b> <b>5,90(±2,40)</b>	121,54	0
	<b>rugosidad</b> + %mallín <b>5,50(±2,49)</b> -0,01(±0,01)	123,23	1,69
	modelo nulo	127,11	

1630

1631 \* variables marginalmente significativas ( $p < 0,1$ )



**Figura 3.2:** Relación entre la probabilidad de establecimiento de territorios reproductivos de águila mora y las distintas variables ambientales: a. escala de 120m alrededor del nido, b. escala de 270m alrededor del nido, c. escala de 480m alrededor del nido, d. escala de 750m alrededor del nido, d escala de 1080m alrededor del nido, e. escala de 1470m alrededor del nido.

1633

1634 **Tabla 3.2:** Comparación de modelos lineales generalizados evaluando el efecto de  
1635 los distintos tipos de caminos sobre la selección de hábitat del águila mora en el  
1636 Noroeste de la Patagonia. En negrita se muestran los coeficientes significativos con  
1637 un p-valor < 0,05

Variables	AIC	$\Delta$ AIC
<b>- Camino ripio secundario</b> <b>-0,0005 (<math>\pm</math>0,0002)</b>	62,54	0
<b>- Camino ripio secundario</b> + ruta ripio <b>-0,0005 (<math>\pm</math>0,0002)</b> 0,000007 ( $\pm$ 0,00007)	64,53	1,99
modelo nulo	66,52	

1636

## 1637 **Discusión**

1638 Las águilas seleccionan diferentes factores a distintas escalas, siendo la  
1639 rugosidad importante en todas ellas. El porcentaje de cobertura por mallines,  
1640 una variable indirectamente relacionada con la disponibilidad de alimento para  
1641 las águilas, estuvo presente en los modelos finales a todas las escalas. Sin  
1642 embargo su efecto fue solo significativo y positivo a la escala de 270 m y  
1643 marginalmente significativo a la de 120 m. Asimismo, la rugosidad también fue  
1644 seleccionada por las águilas en todas las escalas. Por otro lado, la planicidad  
1645 fue importante solo en los modelos de escalas chicas, alrededor del nido. Esto  
1646 no concuerda totalmente con mi hipótesis, ya que según esta, esperaba que las  
1647 variables asociadas a la alimentación fueran más importantes a escalas  
1648 mayores y la rugosidad fuera importante principalmente a escalas chicas, solo  
1649 en las inmediaciones del nido (buffer de 120 m). Sin embargo, todas las  
1650 variables que evalué estuvieron representadas en los modelos a alguna escala,  
1651 lo cual implica que tanto la disponibilidad de alimento y de sustratos de  
1652 nidificación son factores relevantes para la selección de hábitat reproductivo de  
1653 esta población de águila mora, lo cual es consistente con lo que sucede  
1654 generalmente con las aves rapaces (Newton 2010).

1655           Otras especies de águilas de ambientes abiertos también seleccionan  
1656 sitios de nidificación en donde el área de forrajeo presente ambientes donde las  
1657 presas sean más abundantes que en el resto del paisaje. La selección de  
1658 hábitat reproductivo de las águilas reales (*Aquila chrysaetos*) en Montana,  
1659 Estados Unidos, se explica principalmente por variables asociadas con los  
1660 hábitats de sus presas (Crandall *et al.* 2015). Asimismo el águila pomerana  
1661 (*Clanga pomarina*) en Polonia selecciona sitios de nidificación principalmente  
1662 en función de la distancia al límite de los bosques donde habitan sus presas  
1663 (Zub *et al.* 2010). El águila mora nidifica en sitios donde hay buena cobertura  
1664 de mallines donde poder cazar a sus presas aunque, a diferencia de las águilas  
1665 antes mencionadas, este factor solo es positivo y significativo a escalas chicas,  
1666 dentro de un radio acotado alrededor del nido. Posiblemente la importancia de  
1667 los mallines en radios acotados alrededor del nido sea una consecuencia  
1668 denso dependiente y esté relacionada con la abundancia de territorios que hay  
1669 en el área de estudio (Hiraldo *et al.* 1995) (Capítulo 1, y 2).

1670           La rugosidad es un factor que las águilas seleccionaron positivamente  
1671 en todas las escalas que evalué. Aunque esto no refleja totalmente lo que  
1672 esperaba según mi hipótesis ya que esperaba que fuese importante sólo a  
1673 escalas menores, la otra variable topográfica que evalué, la planicidad, si  
1674 respondió según lo esperado. Esta fue seleccionada en contra en escalas  
1675 chicas, es decir, en las inmediaciones del nido y estuvo representada en los  
1676 mejores modelos para los radios a escala local, en el entorno del nido. Cada  
1677 pareja suele construir varios nidos alternativos que suelen estar dispersos en  
1678 un sector dentro del territorio (Jiménez & Jaksic 1990, Travaini *et al.* 1994,  
1679 Hiraldo *et al.* 1995, Saggese *et al.* 2018b). Debido a esto es posible que  
1680 seleccionen lugares escarpados no solo a escala del sitio del nido, sino en un  
1681 área algo más extensa. Según mis resultados esta área estaría entre el nido y  
1682 los 270 m de radio. Por otro lado, la rugosidad medida con la metodología que  
1683 utilicé posiblemente no refleje los requerimientos que el águila selecciona para  
1684 nidificar, y en cambio sea un factor que seleccionen para aumentar su  
1685 eficiencia al volar. La topografía rugosa puede generar corrientes de aire  
1686 ascendentes, llamadas dinámicas, de suma importancia para especies  
1687 planeadoras como el águila mora (Scacco *et al.* 2019).

1688            Cuando examiné el efecto de los caminos de distinto tipo en la  
1689            distribución de los nidos, encontré que disminuye la distancia a caminos  
1690            secundarios de ripio aumenta la probabilidad de que haya territorios de águilas.  
1691            En cambio las rutas asfaltadas y las rutas de ripio no afectaron la probabilidad  
1692            de que las águilas establezcan o no un territorio. La presencia de caminos en el  
1693            área podría tener varios efectos. Por un lado, los caminos facilitarían que  
1694            especies de aves rapaces tanto cazadoras como carroñeras encuentren  
1695            alimento debido al atropellamiento de animales y la existencia de espacios  
1696            abiertos en calzadas y banquinas, normalmente acompañados de postes que  
1697            funcionan como perchas “sit and wait” para las aves (Dean & Milton 2003,  
1698            Lambertucci *et al.* 2009a, Barbar *et al.* 2015). En este caso los datos no indican  
1699            que las águilas adultas tengan algún tipo de preferencia por establecer sus  
1700            territorios cerca de rutas, aunque esto no necesariamente indica que no vayan  
1701            hasta ellas a buscar alimento. Podría ser que la abundancia de recursos  
1702            tróficos en rutas y caminos no sea un atractor para el establecimiento de  
1703            territorios. Sin embargo, en caso de serlo, el riesgo de construir el nido cerca  
1704            de caminos no se ve compensado por el beneficio de una posible mayor  
1705            disponibilidad de comida. Por otro lado, también es posible que las trazas de  
1706            las rutas en el área de estudio estén construidas en zonas más planas. Dado  
1707            que las águilas no suelen nidificar en lugares planos, el hecho de que “eviten”  
1708            las rutas puede no estar relacionado con algún efecto de las mismas sino con  
1709            la topografía, lo cual debería ser considerado en estudios futuros.

1710            Los caminos vehiculares también pueden representar un disturbio por el  
1711            mismo caudal de vehículos y el sonido que estos generan, incluso pudiendo  
1712            generar un impacto con periodicidad temporal debido a incrementos y  
1713            descensos puntuales de tráfico como el “efecto fin de semana” (Bautista *et al.*  
1714            2004, Perona *et al.* 2019). Éste no pareciera ser el caso de las águilas mora ya  
1715            que las mismas suelen anidar cerca de rutas y caminos. De hecho encontré la  
1716            mayoría de los nidos activos de este estudio haciendo observaciones desde las  
1717            rutas. Inclusive, algunos de ellos se encuentran a distancias menores a 100 m  
1718            de la traza de rutas nacionales donde el flujo vehicular es intenso. Cabe  
1719            destacar que esta característica no significa que prefieran los caminos, sino  
1720            que la distancia a los mismos no estaría afectando la probabilidad de que se

1721 establezca o no un territorio. Luego, también resulta de interés ver qué tipo de  
1722 individuos, con qué personalidad, establecen los territorios cerca o lejos de  
1723 ambientes impactados como las rutas. El aspecto comportamental en relación  
1724 a la tolerancia de las águilas adultas a este tipo de disturbio es tema de análisis  
1725 del capítulo 4.

1726           La relación positiva entre la probabilidad de establecimiento de territorios  
1727 y la distancia a caminos de ripio secundarios no necesariamente indica que las  
1728 águilas seleccionen nidificar cerca de los mismos. La estructura del paisaje,  
1729 donde las laderas de los valles presentan roquedales que las águilas usan para  
1730 nidificar, también implica que el lugar con mayor facilidad para construir  
1731 caminos internos sea al pie esas laderas. Este tipo de camino suele ser menos  
1732 transitado que los otros y no presenta los mismos niveles de atropellamiento de  
1733 fauna que las rutas. En ese sentido se descartaría la posibilidad de que las  
1734 águilas las usen como fuente de obtención de carroña como varias rapaces lo  
1735 hacen en las rutas más transitadas (Lambertucci *et al.* 2009a). Lo que no  
1736 puedo descartar es que lo usen para poder cazar considerando que son  
1737 ambientes abiertos y largos en los cuales cualquier presa puede ser detectada  
1738 fácilmente.

1739           Todos estos resultados sugerirían que en el área de estudio las águilas  
1740 mora no se encuentran limitadas por los recursos tróficos, ni por la  
1741 disponibilidad de sitios para nidificar, aunque sí seleccionan los sitios a distintas  
1742 escalas. Su densidad poblacional es muy alta, con lo cual podrían estar  
1743 limitadas por el espacio para establecer territorios, lo que las forzaría a nidifican  
1744 independientemente de la distancia a los disturbios como caminos vehiculares.  
1745 Esto la hace una especie muy interesante para abordar preguntas sobre la  
1746 relación de aspectos comportamentales con la intensidad de los disturbios  
1747 antrópicos a la que los distintos individuos están expuestos. En el próximo y  
1748 último capítulo estudié el comportamiento de adultos reproductores y evalué si  
1749 las distintas repuestas en la conducta de los adultos reproductores guardan  
1750 relación con el grado de exposición al hombre en el que se encuentran.

1751



1752

## Capítulo IV

1753

**Respuesta comportamental de las águilas**

1754

**mora reproductoras en relación al disturbio**

1755

**antrópico**

1756



1757

1758

## 1759 **Introducción**

1760 El avance del ser humano sobre los ecosistemas terrestres es más  
1761 intenso que nunca, lo cual está produciendo fuertes impactos sobre los  
1762 ambientes y la biodiversidad (Ellis *et al.* 2010, Newbold *et al.* 2015). Frente a  
1763 esta situación, la respuesta de las distintas especies es muy variable, siendo  
1764 que algunas de ellas resultan más fácilmente adaptables a las nuevas  
1765 condiciones mientras que la mayoría tienden a desaparecer cuando el disturbio  
1766 es demasiado intenso (Stracey & Robinson 2012, Sol *et al.* 2014, Tella *et al.*  
1767 2014). En este contexto se ha prestado especial atención al rol que los distintos  
1768 comportamientos de los individuos de las poblaciones juegan a la hora de lidiar  
1769 con los nuevos cambios (Sih *et al.* 2011).

1770 Se ha encontrado que los individuos con comportamientos más audaces  
1771 y menos miedosos suelen ser aquellos que colonizan ambientes urbanos,  
1772 mientras que aquellos tímidos permanecen en áreas menos disturbadas (Evans  
1773 *et al.* 2010, Carrete & Tella 2017). Asimismo hay especies que encuentran  
1774 ciertas ventajas al habitar en ambientes antropizados o impactados con  
1775 respecto a ambientes agrestes (Rebolo-Ifrán *et al.* 2017). Esto denota cómo la  
1776 diversidad de respuestas comportamentales de los individuos de una población  
1777 podría favorecer las chances para que una especie se adapte a ambientes  
1778 cada vez más disturbados por el hombre (Dingemanse & Réale 2005, Smith &  
1779 Blumstein 2008).

1780 Entre los mecanismos que favorecen la existencia de distintos  
1781 comportamientos de los individuos de una población, se ha propuesto que la  
1782 habituación juega un rol fundamental (Martínez-Abraín *et al.* 2008, Smith &  
1783 Blumstein 2008, Rodríguez-Prieto *et al.* 2009). Muchas especies animales  
1784 alrededor del mundo están sometidas a una interacción con distintos disturbios  
1785 humanos cada vez más frecuentes e incluso constantes. Esto es producto no  
1786 solo de una urbanización creciente, sino también al hecho de que el hombre  
1787 realiza diversas actividades en los ambientes donde habitan los animales fuera  
1788 de las ciudades (Martínez-Abraín *et al.* 2008).

1789

1790 Si bien las aves rapaces tienen representantes que habitan tanto en  
1791 espacios urbanos como prístinos (Palomino & Carrascal 2007, Rullman &  
1792 Marzluff 2014), son pocos los estudios que se enfocan en el aspecto  
1793 comportamental asociado a ello (e.g., Carrete & Tella 2010, 2017, Arroyo *et al.*  
1794 2017). La población de águila mora del noroeste patagónico constituye un  
1795 sistema de estudio particularmente interesante en este marco. Por un lado se  
1796 trata de un águila muy abundante con una densidad poblacional alta (Hiraldo *et*  
1797 *al.* 1995, Barbar *et al.* 2018), lo cual brinda la oportunidad de tener un tamaño  
1798 muestral representativo. Por otro lado, habita desde ambientes muy prístinos  
1799 hasta ambientes relativamente antropizados donde están expuestas a una  
1800 intensidad de disturbio diversa (Jiménez & Jaksic 1990). Esto posibilita evaluar  
1801 conductas en esos contextos diferentes. Asimismo, en Patagonia actualmente  
1802 actividades humanas diversas producen impactos en ambientes que eran  
1803 prístinos hasta hace poco tiempo. A pesar de esto, el águila mora sigue siendo  
1804 abundante por lo que es interesante conocer de qué manera está respondiendo  
1805 a esta situación, en particular desde el punto de vista de su comportamiento.

1806 Mi objetivo principal en este capítulo es evaluar si la repuesta de los  
1807 individuos está relacionada con la intensidad del disturbio antrópico (eg.  
1808 distancia a puestos y caminos) al que están expuestos. Como objetivos  
1809 particulares me planteé determinar si la respuesta de individuos adultos de  
1810 distintos territorios a la aproximación humana al nido activo está relacionada  
1811 con el grado de exposición a la actividad humana en dicho sitio. Además,  
1812 busqué evaluar las diferencias en la respuesta de machos y hembras de un  
1813 mismo territorio ante la presencia de humanos en cercanías del nido. Mi  
1814 hipótesis es que las actividades antrópicas generan un acostumbamiento que  
1815 se ve reflejado en individuos menos sensibles a la presencia de humanos.  
1816 Espero que aquellas águilas que ocupen territorios con mayor exposición a  
1817 disturbios antrópicos presenten distancias de reacción menores ante la  
1818 presencia de humanos en cercanías de su nido que aquellas que ocupen  
1819 territorios menos disturbados. Asimismo, dado que las hembras son las que  
1820 mayoritariamente se encargan de la defensa del nido espero que las  
1821 respuestas de ambos sexos difieran, siendo las hembras más sensibles que los  
1822 machos ante la presencia de humanos en proximidad del nido.

## 1823 **Métodos**

### 1824 **Trabajo de campo**

1825 Realicé el trabajo de campo durante las temporadas reproductivas del  
1826 2011/2012, 2012/2013 y 2013/2014. Con la ayuda de un observador asistente  
1827 llevé a cabo aproximaciones a los nidos a pie en los territorios activos donde la  
1828 topografía lo permitió, y registré las respuestas comportamentales (ver detalle  
1829 más abajo) de las aves adultas a medida que se avanzaba (Carrete & Tella  
1830 2010, Arroyo *et al.* 2017, Nordell *et al.* 2017).

1831 Realicé las aproximaciones a los nidos con la siguiente metodología:  
1832 primero ambos observadores nos ubicábamos a una distancia mayor a 1000 m  
1833 del nido, distancia a la cual ningún águila mostró respuesta ante nuestra  
1834 presencia durante la realización del trabajo. Luego esperábamos a que al  
1835 menos uno de los adultos esté presente y a la vista. Preferentemente  
1836 esperamos a que ambos adultos estuvieran presentes para tener un tamaño  
1837 muestral lo más alto posible. Una vez que esto sucedía comenzábamos a  
1838 caminar a un ritmo constante hacia el nido mientras cada observador  
1839 monitoreaba el comportamiento de un individuo (uno al macho y otro a la  
1840 hembra). De esta forma cada individuo estaba siendo observado  
1841 constantemente mientras avanzábamos. Luego, cuando el individuo mostraba  
1842 alguna reacción ante nuestro avance registrábamos la distancia a la que nos  
1843 encontrábamos del nido utilizando un distanciómetro laser (Bushnell 1500 Elite  
1844 M320). Puntualmente medimos las siguientes respuestas para cada individuo:

1845

- 1846 • **Distancia de la primera reacción:** distancia al nido a la que nos  
1847 encontrábamos cuando el individuo mostraba alguna de las respuestas  
1848 descritas a continuación.
- 1849 • **Distancia de inicio de vuelo (DIV):** distancia al nido a la que nos  
1850 encontrábamos cuando el individuo despegaba desde la percha donde  
1851 se encontraba. Cabe aclarar que solo lo medí en los casos en los que  
1852 los individuos se encontraran perchados al momento de iniciar la  
1853 aproximación.

- 1854       • **Distancia de primer vuelo exploratorio:** distancia al nido a la que nos  
1855       encontrábamos cuando el individuo realizaba su primer vuelo  
1856       exploratorio. Consideré como vuelo exploratorio cuando el águila se  
1857       aproxima volando a 50 metros o menos de los observadores.
- 1858       • **Distancia de la primera vocalización:** distancia a la que nos  
1859       encontrábamos del nido cuando el individuo vocalizaba por primera vez.
- 1860       • **Número de vocalizaciones por minuto:** cantidad de veces que el  
1861       individuo vocalizó durante la aproximación sobre la cantidad de minutos  
1862       transcurridos. El tiempo se contabilizó desde que el ave emitiera su  
1863       primera vocalización.

1864       Realicé las aproximaciones sólo cuando alguna de las aves estaba a la  
1865       vista. No siempre fue posible esperar a que ambos miembros de la pareja  
1866       estén posados al iniciar el avance ya que en numerosas ocasiones esto  
1867       requería demasiado tiempo, lo que influía negativamente en el total de sitios  
1868       que podían visitarse y en el tamaño muestral. Esto significa que no registré  
1869       cada uno de los comportamientos para todos los individuos con los que trabajé.  
1870       Además, algunos individuos no llevaron a cabo todos los comportamientos,  
1871       encontrando incluso algunos que no realizaron ninguno. Para evaluar  
1872       consistencia en los comportamientos medidos repetí las aproximaciones en 10  
1873       territorios en días distintos de la misma temporada para obtener réplicas para  
1874       los individuos allí presentes.

1875

## 1876 **Variables explicativas**

1877       Para evaluar la relación de los comportamientos que registré en relación a la  
1878       exposición a los disturbios antrópicos medí una serie de distancias asociadas a  
1879       la presencia de humanos. Las distancias corresponden a la distancia de la  
1880       ubicación de cada nido (registrada con GPS) a:

- 1881       • **El camino vehicular más cercano:** distancia al camino vehicular con la  
1882       menor distancia al nido. En este caso no distinguí qué tipo de camino  
1883       era.
- 1884       • **El puesto más cercano:** edificaciones ubicadas en los campos que  
1885       pueden ser casas de campesinos, galpones, cascos de estancias, etc.

1886 • **La ciudad más cercana:** dentro del área de estudio hay tres centros  
1887 urbanos: Bariloche, Pilcaniyeu y Junín de los Andes. Medí la distancia  
1888 de cada nido al punto más cercano del centro urbano más cercano.

1889 Además, teniendo en cuenta que en el área de estudio existen diferentes  
1890 tipos de caminos vehiculares, realicé otros modelos donde distinguí tres  
1891 categorías para evaluar las respuestas de las águilas. Estas categorías  
1892 fueron:

1893 • **La ruta asfaltada más cercana:** los caminos vehiculares cuyo tránsito  
1894 es mayor al de los otros tipos de camino que distinguí.

1895 • **La ruta de ripio más cercana:** caminos vehiculares que son rutas  
1896 provinciales o nacionales pero que carecen de asfalto. Suelen tener un  
1897 menor flujo vehicular que las rutas asfaltadas.

1898 • **El camino de ripio más cercano:** aquí tuve en cuenta solo aquellos  
1899 caminos que no tengan la categoría de ruta y sean de ripio. La mayoría  
1900 de estos son caminos dentro de estancias privadas o caminos  
1901 vecinales. Ellos son los que más se adentran en los campos y son  
1902 utilizados principalmente por la gente que trabaja en esos campos.

1903

## 1904 **Análisis estadísticos**

1905 Para evaluar si la respuesta de las águilas guarda relación con las  
1906 variables explicativas realicé Modelos Lineales Generalizados Mixtos (GLMM),  
1907 con una distribución normal. Los datos fueron previamente logaritmizados ya  
1908 que las variables no eran normales previa a la transformación. A fin de evitar  
1909 los valores igual a 0, sumé 1 a todos los datos a logaritmizar ( $\text{Log}(x+1)$ ). Para  
1910 encontrar las variables que mejor expliquen las respuestas de las águilas  
1911 realicé una comparación de modelos, donde se ranquearon aquellos que mejor  
1912 se ajustan a los datos en base al criterio de información de Akaike  
1913 (Whittingham *et al.* 2006). Utilicé solo aquellos modelos con el valor más bajo  
1914 de AIC y consideré como equivalentes a los que tuvieron una diferencia en el  
1915 valor de AIC menor a 2. Cuando muchos modelos cumplían éstos requisitos  
1916 utilicé aquellos con la menor cantidad de parámetros no significativas (Arnold  
1917 2010) Utilicé la temporada y el territorio como factores aleatorios ya que los

1918 datos fueron tomados en tres temporadas reproductivas y que en cada territorio  
1919 se midió, de ser posible, la respuesta de los dos individuos.

1920 Para evaluar la diferencia entre la respuesta de machos y hembras de  
1921 cada territorio calculé el porcentaje de aproximaciones para los que la hembra  
1922 o el macho manifestaron cada comportamiento primero, como así también el  
1923 porcentaje de veces que reaccionan simultáneamente. Hice lo mismo para las  
1924 veces en la que la hembra o el macho vocalizaron más veces por minuto que  
1925 sus respectivas parejas. Asimismo realicé pruebas binomiales para evaluar las  
1926 diferencias en la distancia a la primera reacción, distancia de vuelo  
1927 exploratorio, distancia de primera vocalización y el número de vocalizaciones  
1928 por minuto entre machos y hembras. Como en esta y otras especies de águilas  
1929 son las hembras las que están más vinculadas con el nido y la defensa del  
1930 mismo, hice las pruebas bajo la premisa de que las hembras reaccionarían  
1931 primero, siendo el evento “éxito” cada vez que las hembras reaccionaron antes  
1932 que los machos. Apliqué el mismo criterio para las vocalizaciones por minuto,  
1933 esperando que las hembras vocalizaran más que los machos. Para estos  
1934 análisis utilicé los datos de aquellos territorios donde fue posible medir cada  
1935 comportamiento para ambos adultos. Para el caso de territorios donde hice  
1936 más de una aproximación en la misma temporada utilicé sólo los datos de la  
1937 primera vez que visité el territorio.

1938 Sólo usé los datos de la segunda aproximación para analizar la  
1939 consistencia de las respuestas de esos individuos con réplicas. Para ello,  
1940 realicé pruebas t de Student pareadas para la distancia de primera reacción,  
1941 distancia de vuelo exploratorio, distancia de primera vocalización y el número  
1942 de vocalizaciones por minuto para los individuos con réplicas. Todos los  
1943 análisis fueron realizados en el software R (RCore-Team 2013).

1944

1945

1946

1947

1948

## 1949 **Resultados**

1950 Realicé 52 aproximaciones a nidos de águila mora durante tres  
1951 temporadas reproductivas para 31 territorios. El número de territorios es menor  
1952 al de las aproximaciones porque a algunos de ellos los visité en más de una  
1953 temporada reproductiva (incluí la temporada como factor aleatorio en los  
1954 modelos). Obtuve datos de 75 eventos para los cuales medí las respuestas. No  
1955 me fue posible saber exactamente el número de individuos con los que trabajé  
1956 ya que, al no estar identificados con anillos o algún otro tipo de marca, no hubo  
1957 forma de asegurarme de que los individuos ocupantes de un territorio  
1958 determinado en una temporada sean los mismos de la siguiente temporada.  
1959 Esto fue posible únicamente para 16 individuos ocupantes de los 10 territorios  
1960 que visité dos veces en la misma temporada para evaluar consistencia en los  
1961 comportamientos.

1962 La distancia media de la primera reacción fue de 111 m, la distancia  
1963 media de la primera vocalización fue de 52 m, la de inicio de vuelo fue de 98 m  
1964 y la distancia media del primer vuelo exploratorio fue de 84 m. Asimismo la  
1965 cantidad media de vocalizaciones de los adultos durante las aproximaciones  
1966 fue de 1,5 vocalizaciones por minuto.

1967 Encontré que las variables explicativas evaluadas tienen influencia sobre  
1968 la respuesta de las águilas adultas. Los mejores modelos para la distancia de  
1969 primera reacción y de primera vocalización presentaron coeficientes  
1970 significativos para todas las variables incluidas (Tabla 4.1). La distancia al  
1971 camino más cercano fue la variable que estuvo presente en los mejores  
1972 modelos para la distancia de primera reacción y distancia de primera  
1973 vocalización (Tabla 4.1), teniendo una relación positiva ambas variables  
1974 respuesta (Figura 4.1a,c). La distancia al puesto más cercano tuvo efecto  
1975 significativo sobre la distancia de primera reacción, primera vocalización y  
1976 vocalizaciones por minuto (Tabla 4.1) (Figura 4.1b,d). Finalmente, la distancia a  
1977 la ciudad estuvo presente en el modelo para las vocalizaciones por minuto  
1978 (Tabla 4.1).

1979 En cuanto al efecto de los distintos tipos de camino sobre las respuestas  
1980 de las águilas, la distancia al camino de ripio más cercano tuvo un efecto

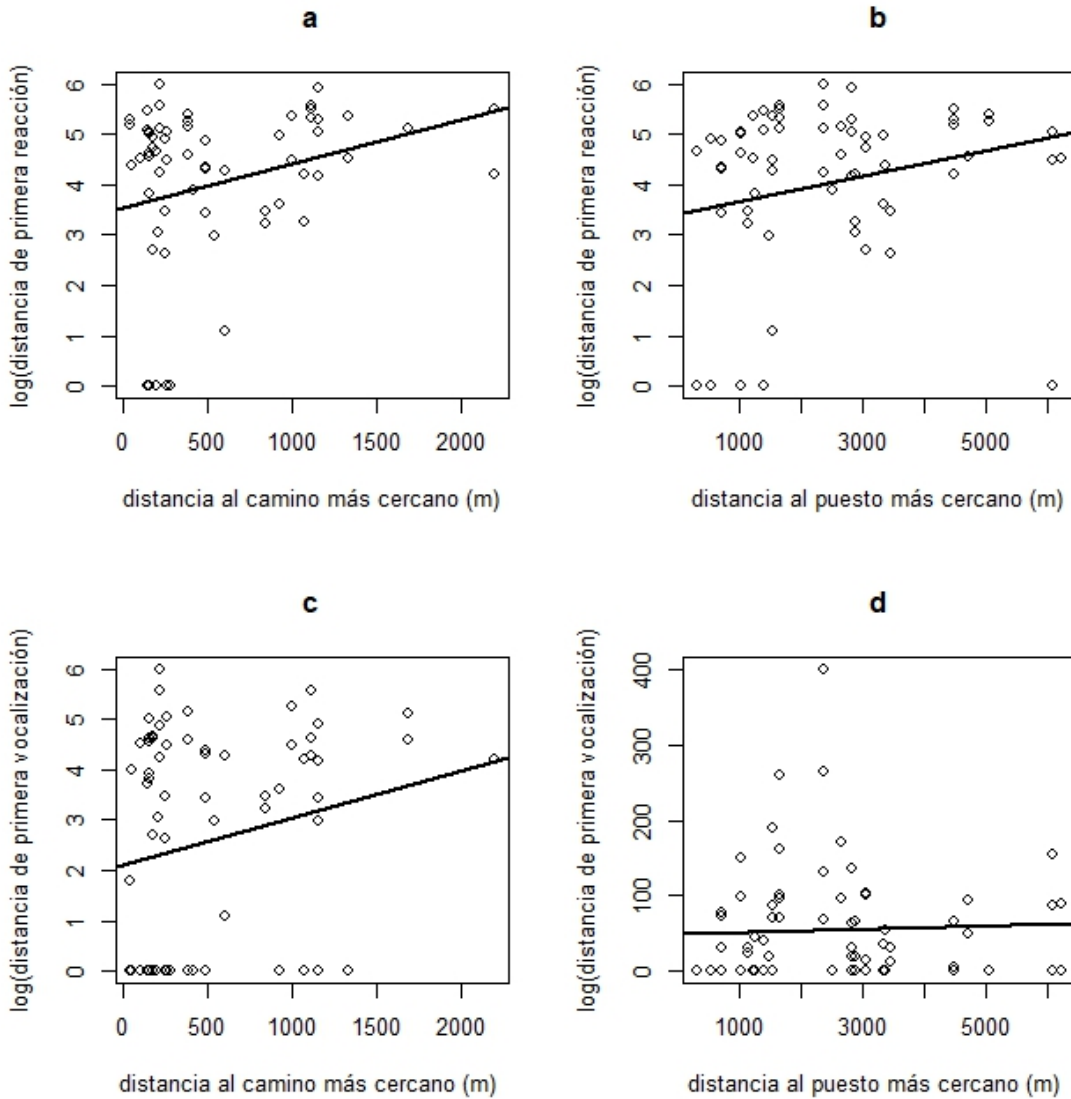


1981 significativo positivo sobre la distancia de primera reacción y las vocalizaciones  
1982 por minuto (Tabla 4.2) (Figura 4.2). Por su parte, distancia a las rutas de ripio  
1983 tuvo un efecto sobre la distancia de primera vocalización y las vocalizaciones  
1984 por minuto (Tabla 4.2). Finalmente la distancia a la ruta asfaltada más cercana  
1985 tuvo un efecto significativo negativo para la distancia de vuelo exploratorio.

**Tabla 4.1:** Modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) evaluando el efecto de la distancia a los distintos tipos de disturbios antrópicos sobre los distintos comportamientos medidos en las aproximaciones de los observadores a los nidos de águilas mora del noroeste de la Patagonia. AIC = Criterio de Información de Akaike,  $\Delta$ AIC = diferencia de AIC. Se muestran los modelos con el valor de AIC más bajo y el modelo nulo como referencia. Debajo de cada variable predictora se muestra el su coeficiente con el error estándar. Para cada variable respuesta también se muestra el modelo nulo. En negrita se resaltan las variables explicativas con estimadores significativos ( $p < 0,01$ ). La temporada y el territorio son factores aleatorios en todos los modelos.

Comportamiento	Variables		AIC	$\Delta$ AIC
Distancia de primera reacción	<b>Distancia camino</b> <b>0,0009(±0,0004)</b>	<b>Distancia puesto</b> <b>0,0003(±0,0001)</b>	268,04	0
	Modelo nulo		294,5	26,46
Distancia de Inicio de vuelo	Distancia puesto 0,0002(±0,0002)		145,63	0
	Modelo nulo		162	16,37
Distancia de vuelo exploratorio	Distancia puesto 0,0003(±0,0002)		291	0
	Modelo nulo		322,2	31,2
Distancia de primera vocalización	<b>Distancia camino</b> <b>0,0017(±0,0005)</b>	<b>Distancia puesto</b> <b>0,0005(±0,0001)</b>	321,13	0
	Modelo nulo		339,1	17,97
Vocalizaciones/min	<b>Distancia ciudad</b> <b>0,00001(±0,000004)</b>	<b>Distancia puesto</b> <b>0,00009(±0,00004)</b>	112,23	0
	Modelo nulo		142,2	29,97

1993



1994

1995

1996

1997

1998

1999

2000

2001

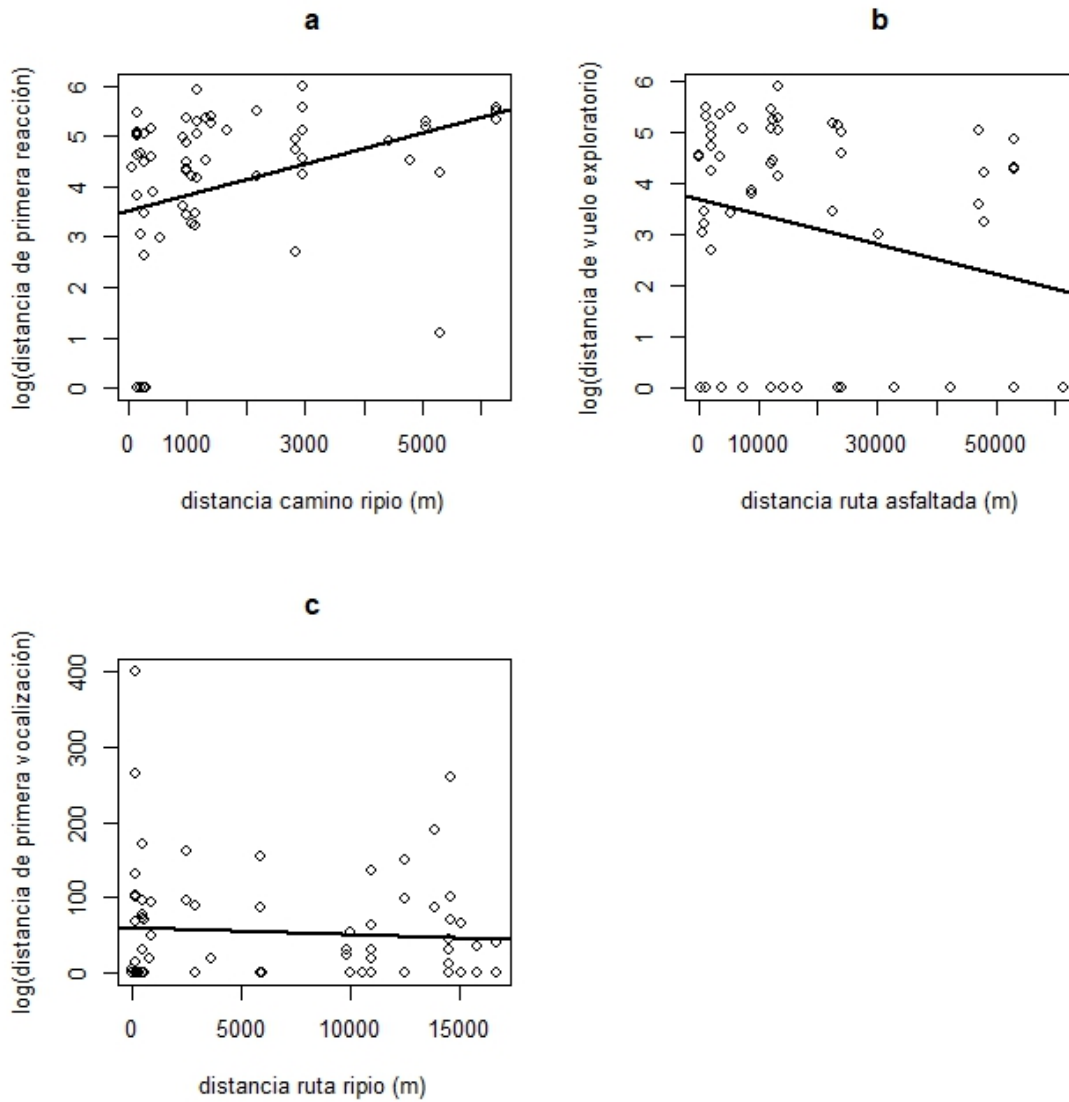
2002

2003

**Figura 4.1:** Distancias de reacción de las águilas mora evaluados durante el acercamiento de una persona en relación a las variables antrópicas que influyeron sobre las mismas. **a:** Distancia de la primera reacción en relación a la distancia al camino más cercano, **b:** Distancia de la primera reacción en relación a la distancia al puesto más cercano, **c:** Distancia de la primera vocalización en relación a la distancia al camino más cercano, **d:** Distancia de la primera vocalización en relación a la distancia al puesto más cercano.

**Tabla 4.2:** Modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) evaluando el efecto de la distancia a los distintos tipos de caminos sobre los distintos comportamientos medidos en las aproximaciones de los observadores a los nidos de águilas mora del noroeste de la Patagonia. AIC = Criterio de Información de Akaike,  $\Delta AIC$  = diferencia de AIC. Se muestran los modelos con el valor de AIC más bajo y el modelo nulo como referencia. Debajo de cada variable predictora se muestra el su coeficiente con el error estándar. Para cada variable respuesta también se muestra el modelo nulo. En negrita se resaltan las variables explicativas con estimadores significativos ( $p = 0,01$ ). La temporada y el territorio son factores aleatorios en todos los modelos.

Comportamiento	Variables	AIC	$\Delta AIC$
Distancia de primera reacción	<b>Distancia camino ripio</b> <b>0,0003 (<math>\pm 0,0001</math>)</b>	266,9	0
	Modelo nulo	294,5	27,6
Distancia de Inicio de vuelo	- Distancia ruta asfaltada 0,00003( $\pm 0,00002$ )	144,3	0
	Modelo nulo	162,2	17,9
Distancia de vuelo exploratorio	Distancia ruta ripio - <b>Distancia ruta asfaltada</b> 0,00007( $\pm 0,00005$ ) <b>-0,00003 (<math>\pm 0,00002</math>)</b>	290,5	0
	Modelo nulo	322,2	31,7
Distancia de primera vocalización	Distancia camino ripio <b>Distancia ruta ripio</b> Distancia ruta asfaltada 0,0006 ( $\pm 0,0015$ ) <b>0,0006 (<math>\pm 0,00004</math>)</b> 0,000024 ( $\pm 0,000016$ )	323,7	0
	Modelo nulo	339,1	15
Vocalizaciones/min	<b>Distancia camino ripio</b> <b>Distancia ruta ripio</b> Distancia ruta asfaltada <b>0,00011 (<math>\pm 0,00004</math>)</b> <b>0,00002 (<math>\pm 0,00001</math>)</b> 0,000006 ( $\pm 0,000004$ )	134,5	0
	Modelo nulo	142,2	7,7



2007

2008

2009

2010

2011

2012

2013

2014

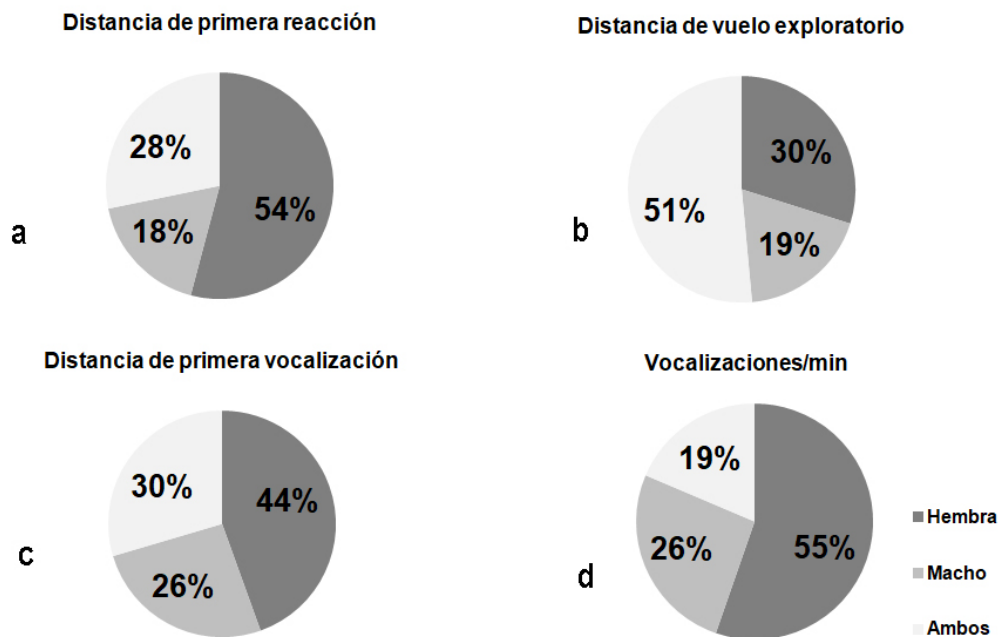
2015

2016

**Figura 4.2:** Distancias de reacción de las águilas mora durante el avance del observador en relación a la distancia de los tipos de camino que más efecto tuvieron sobre las mismas. **a:** Distancia de la primera reacción en relación al camino de ripio más cercano, **b:** Distancia de vuelo exploratorio en relación a la distancia a la ruta asfaltada más cercana, **c:** Distancia de la primera vocalización en relación a distancia a la ruta de ripio más cercana.

2017 En cuanto a los resultados de la consistencia de los comportamientos a  
 2018 distintas aproximaciones no encontré diferencias significativas en la distancia  
 2019 de la primera reacción ( $t = 0,11$ ,  $GL = 15$ ,  $p = 0,91$ ), en la distancia de vuelo  
 2020 exploratorio ( $t = 1,09$ ,  $GL = 15$ ,  $p = 0,29$ ), en la distancia de la primera  
 2021 vocalización ( $t = 0,04$ ,  $GL = 15$ ,  $p = 0,96$ ) ni en la cantidad de vocalizaciones  
 2022 por minuto ( $t = 1,81$ ,  $GL = 15$ ,  $p = 0,09$ ) para los 16 individuos para los que  
 2023 cuento con datos de dos aproximaciones en la misma temporada.

2024 Tanto la distancia de primera reacción, la distancia de vuelo exploratorio,  
 2025 la distancia de la primera vocalización y la cantidad de vocalizaciones fue  
 2026 mayor para las hembras en la mayoría de los territorios ( $n = 27$ , Figura 4.3).  
 2027 Encontré diferencias significativas en la distancia de primera reacción, donde  
 2028 las hembras reaccionaron primero que los machos ( $p = 0,03$ ). No hubo  
 2029 diferencias significativas entre machos y hembras para la distancia de vuelo  
 2030 exploratorio ( $p = 0,99$ ), distancia de primera vocalización ( $p = 0,78$ ) ni para la  
 2031 cantidad de vocalizaciones por minuto ( $p = 0,35$ ).



2032

2033

2034

**Figura 4.3:** Porcentajes de aproximaciones para cada comportamiento en los que cada sexo respondió antes que su pareja (para el caso de vocalizaciones por minuto, se muestra el porcentaje de veces que fue mayor para un sexo o el otro). También se muestra el porcentaje de veces que fue igual para ambos sexos ( $n = 27$ ).

## 2035 **Discusión**

2036            Encontré una relación entre las variables asociadas a disturbios  
2037 antrópicos y la respuesta de las águilas adultas reproductoras. Mis resultados  
2038 demuestran que la respuesta de las águilas al acercamiento de observadores  
2039 está relacionada con distancia a caminos y asentamientos humanos y la  
2040 exposición a humanos en cercanías de su nido. Existen variables de origen  
2041 antrópico que influyen el comportamiento de las águilas y,  
2042 consecuentemente, la respuesta que muestran los individuos ante los  
2043 observadores que se aproximen a sus nidos. Otras rapaces muestran  
2044 respuestas similares ante la exposición a diferentes disturbios antrópicos  
2045 (Holmes *et al.* 1993, Bautista *et al.* 2004, Nordell 2016). Esto sugiere que  
2046 existiría un proceso de habituación que resulta en individuos más sensibles que  
2047 otros según se encuentren nidificando en zonas con mayor o menor grado de  
2048 antropización.

2049            La distancia al camino más cercano es la variable antrópica presente en  
2050 los mejores modelos para la distancia de primera reacción y de primera  
2051 vocalización. Se ha visto cómo la abundancia, uso del espacio y distribución de  
2052 las aves rapaces se ve influenciada, tanto en Patagonia como en otras  
2053 regiones del mundo, por la presencia de caminos vehiculares y cómo ese  
2054 efecto varía según el hábito de cada especie (Bautista *et al.* 2004, Speziale *et*  
2055 *al.* 2008, Lambertucci *et al.* 2009, Barbar *et al.* 2015). El águila mora es más  
2056 abundante en cercanías de los caminos cuando se la compara con otras  
2057 rapaces (Barbar *et al.* 2015), aunque se alimenta también en zonas alejadas de  
2058 los caminos (Lambertucci *et al.* 2009). Este trabajo representa un aporte  
2059 novedoso ya que encontré que la distancia a la que se encuentran los nidos de  
2060 los caminos también afecta la conducta de esta especie.

2061            De los tres tipos de caminos que discriminé, los caminos de ripio  
2062 internos fueron los que influenciaron la distancia de primera reacción, inicio de  
2063 vuelo y vuelo exploratorio. Los resultados indican que a medida que aumenta la  
2064 distancia a la que las águilas anidan del camino de ripio más cercano, mayor es  
2065 su sensibilidad hacia el humano. Este tipo de caminos en su mayoría son  
2066 caminos internos de estancias privadas y presentan poco tránsito en relación a  
2067 las rutas. Sin embargo, son caminos usados por el personal de las estancias

2068 que suelen penetrar en sitios más adentrados en valles y mallines que los otros  
2069 tipos de camino (Barbar *et al.* 2015). Quienes los utilizan suelen realizar tareas  
2070 en el campo y por lo tanto su interacción con la fauna es más directa que la de  
2071 usuarios de rutas asfaltadas o de ripio que generalmente pasan rápido. Por lo  
2072 tanto, las águilas nidificantes en proximidad de este tipo de caminos rurales  
2073 estarían más expuestas a la presencia de humanos que aquellas que se  
2074 encuentren en cercanías de rutas de asfalto o ripio. Patrones similares en  
2075 cuanto a la distancia de inicio de vuelo fueron encontrados para *Buteo regalis*  
2076 nidificantes en Canadá (Nordell *et al.* 2017). En ese caso los aguiluchos  
2077 nidificantes también se mostraron más susceptibles en sitios donde los  
2078 caminos aledaños eran de ripio o tierra.

2079 Las rutas de ripio en cambio no tienen un efecto tan importante como los  
2080 caminos de ripio o rutas asfaltadas. Este tipo de camino podría interpretarse  
2081 como un intermedio entre las rutas asfaltadas y los caminos de ripio. No  
2082 presentan el tránsito de las rutas asfaltadas ni generarían una interacción tan  
2083 cercana entre campesinos y águilas como sucede para los caminos de ripio.  
2084 Esto explicaría, al menos en parte, por qué la respuesta de las águilas no se  
2085 vio tan afectada por la distancia a este tipo de camino.

2086 La distancia a rutas asfaltadas guarda una relación negativa con la  
2087 distancia a la que las águilas realizaron un vuelo exploratorio y la cantidad de  
2088 vocalizaciones por minuto. Esto indica una mayor sensibilidad en las águilas a  
2089 medida que nidifican a menor distancia de rutas asfaltadas. Este tipo de rutas  
2090 presenta el mayor flujo de tránsito lo cual podría generar habituación de las  
2091 aves a los vehículos que circulan (Nordell *et al.* 2017), pero no necesariamente  
2092 a la presencia de humanos en su ambiente. Los humanos que desciendan de  
2093 los vehículos y se adentren en el ambiente a pie podrían representar un  
2094 impacto menos frecuente con respecto a lo que sucede en los caminos de ripio  
2095 y, en consecuencia, algo novedoso que altere más a las águilas por falta de  
2096 habituación.

2097 La distancia a puestos influyó sobre la distancia de primera reacción, la  
2098 distancia de primera vocalización y en la cantidad de vocalizaciones por minuto  
2099 de las águilas, con una relación positiva. Esto significa que las águilas  
2100 nidificantes cerca de puestos fueron menos sensibles a la presencia de



2101 humanos que las que nidifican lejos. Al igual que los caminos de ripio, los  
2102 puestos representan una parte del ambiente donde la presencia de humanos  
2103 es más frecuente que en el resto del espacio y las águilas cercanas a estos  
2104 pueden estar habituadas. Por su parte, la distancia a la ciudad más cercana  
2105 tuvo un efecto en la cantidad de vocalizaciones por minuto. Tanto las ciudades  
2106 como los puestos representan distintos niveles de urbanización. Se ha visto  
2107 para otras especies que los individuos más audaces son capaces de colonizar  
2108 ambientes urbanos, mientras que los más tímidos permanecen en ambientes  
2109 agrestes (Bókony *et al.* 2012, Carrete & Tella 2017). El águila mora es una  
2110 especie versátil y en la población estudiada encontré individuos con distintos  
2111 temperamentos que le permiten nidificar en tanto en sitios alejados como  
2112 cercanos a los puestos. De hecho hay registros de águilas nidificando en  
2113 ambientes urbanos (Salvador Jr *et al.* 2008). Probablemente, la existencia de  
2114 diferentes tipos de respuesta en la población de águilas podría facilitarle a la  
2115 especie habitar ambientes con distinto grado de impacto antrópico.

2116

### 2117 **Consistencia y personalidades**

2118 A la hora de realizar el trabajo de campo busqué obtener datos para la  
2119 mayor cantidad de territorios posible, lo cual fue en detrimento de la cantidad  
2120 de territorios para los que pude repetir los muestreos. Con el fin de evaluar la  
2121 consistencia de los comportamientos hubiera sido apropiado repetir los  
2122 muestreos para más territorios. Sin embargo, como mencioné, por las  
2123 limitaciones temporales y logísticas esto hubiera comprometido la cantidad total  
2124 de territorios para los cuales hubiera tenido datos. De todos modos, analizando  
2125 las respuestas de los 16 individuos para los que obtuve medidas repetidas en  
2126 el tiempo no encontré diferencias significativas, sugiriendo que son  
2127 comportamientos consistentes. Por su parte, la información disponible en la  
2128 bibliografía con respecto a la consistencia apoya la idea de que este tipo de  
2129 respuestas suelen ser consistentes para cada individuo en otras especies  
2130 (Hollander *et al.* 2008, Carrete & Tella 2010, 2013). Esta repetibilidad en la  
2131 respuesta de las águilas indica que la susceptibilidad es constante y no fluctúa  
2132 a causa de otras condiciones externas. Si bien se ha visto que otras rapaces se  
2133 vuelven más sensibles ante repetidas visitas a sus nidos por observadores

2134 (Nordell *et al.* 2017), este no parece haber sido el caso para las águilas. Esto  
2135 podría deberse a que realicé solo dos aproximaciones durante toda la  
2136 temporada reproductiva, mientras que en el trabajo mencionado se realizaron  
2137 numerosas aproximaciones a cada nido en cada temporada. A lo mejor la  
2138 sensibilidad de los adultos aumenta con numerosas visitas y no es detectable  
2139 con sólo dos aproximaciones como fue el caso en mi sistema de estudio.

2140       Existen dos posibles explicaciones para la existencia de los diversos  
2141 tipos de respuestas consistentes que encontré. Por un lado las águilas podrían  
2142 habituarse a los disturbios que existen en su ambiente. Aquellas que habitan en  
2143 lugares cercanos a puestos y caminos estarían más habituadas a la presencia  
2144 de humanos y otros disturbios, por lo que manifiestan una mayor tolerancia  
2145 ante la presencia de observadores. La habituación juega un rol muy importante  
2146 en la capacidad que tienen algunas especies para adaptarse a ambientes cada  
2147 vez más impactados por el hombre y a otros disturbios como la presencia de  
2148 depredadores (Martínez-Abraín *et al.* 2008, Smith & Blumstein 2008,  
2149 Rodríguez-Prieto *et al.* 2009). Sin embargo también existen rasgos  
2150 comportamentales intrínsecos de los individuos que serían consistentes en  
2151 momentos y contextos diferentes que reciben el nombre de personalidades  
2152 animales (Sih *et al.* 2004, 2020, Dingemanse & Réale 2005, Réale *et al.* 2007,  
2153 Bókony *et al.* 2012, Kaiser & Müller 2021). La presencia de individuos con  
2154 diferentes personalidades en poblaciones silvestres puede facilitar la capacidad  
2155 de una especie para adaptarse a ambientes urbanos. Por ejemplo, las  
2156 lechucitas de las vizcacheras (*Athene cunicularia*) que habitan en zonas  
2157 urbanas presentan personalidades más audaces que aquellas que habitan en  
2158 zonas agrestes (Carrete & Tella 2017). Si bien el contexto ecológico y evolutivo  
2159 es diferente al de las águilas, ya que estas últimas no estarían colonizando  
2160 ambientes urbanos como las lechucitas, es probable que ciertos aspectos de  
2161 las diferentes respuestas que medí estén relacionados a la existencia de  
2162 diferentes personalidades.

2163       Actualmente, los mecanismos que moldean la personalidad están siendo  
2164 muy estudiados. Se ha visto que muchas de las diferencias en la conducta  
2165 entre individuos puede ser explicada por variaciones genéticas aditivas (Drent  
2166 *et al.* 2005). Sin embargo, existen otros procesos que afectan la personalidad

2167 del individuo (Oosten *et al.* 2010). Por ejemplo se encontró que la intensidad de  
2168 la competencia por el alimento en las etapas tempranas de la vida afecta la  
2169 fuerza de la correlación entre la agresividad y la exploración en el carbonero  
2170 común (*Parus major*) (Carere *et al.* 2005). La dinámica de los comportamientos  
2171 que manifiestan los individuos estarían causadas por las interacciones sociales,  
2172 diferencias genéticas y la habituación (Oosten *et al.* 2010). Por este motivo, se  
2173 puede inferir que las respuestas que medí en las águilas podrían estar  
2174 explicadas por un proceso de habituación que en última instancia, es uno de  
2175 los factores que moldea la personalidad de los individuos.

2176

### 2177 **Segregación de los roles de machos y hembras**

2178 Los resultados que obtuve con respecto a la división de los roles durante  
2179 la defensa del nido concuerdan con el patrón general para la mayoría de las  
2180 aves rapaces, donde la hembra es la principal encargada de la protección de  
2181 huevos y pichones (Wiklund 1990, Newton 2010). Varios estudios sobre la  
2182 conducta reproductiva del águila mora han encontrado que existe una división  
2183 de roles en cuanto a la incubación, llevada a cabo principalmente por las  
2184 hembras, y el aporte de alimento llevado a cabo principalmente por machos  
2185 (Pavez 2001, De Lucca & Saggese 2012). En la mayoría de las aproximaciones  
2186 fue más frecuente que las hembras respondan a mayor distancia que los  
2187 machos y, asimismo, fueron las que presentaron un mayor número de  
2188 vocalizaciones por minuto. Posiblemente estas diferencias fueran más  
2189 marcadas si hubiera contado con un mayor tamaño de muestras. Por otro lado,  
2190 en condiciones normales lo más probable que si un depredador o humano se  
2191 aproxima a un nido sea la hembra la primera en detectarlo ya que es la que  
2192 más tiempo pasa en esa zona, y defiende el nido, mientras el macho está lejos.  
2193 Dado que al hacer este análisis solo tuve en cuenta aquellas aproximaciones  
2194 en las que ambos padres estaban presentes, el resultado puede no denotar la  
2195 diferencia real en la conducta de defensa del nido. Además, se ha visto que la  
2196 respuesta de las rapaces en general ante humanos no es la misma que ante  
2197 otros depredadores (Newton 2010, Schoenjahn *et al.* 2020). Sin embargo, mis  
2198 resultados apuntan a que efectivamente existe una diferencia en la conducta de

2199 machos y hembras para ciertas variables, incluso cuando ambos están  
2200 presentes y defienden el nido.

2201 Resulta interesante evaluar la relación de la diferencia en la respuesta  
2202 de los sexos con el dimorfismo sexual inverso. Al igual que la mayoría de las  
2203 aves rapaces, las hembras de águila mora presentan un tamaño y masa  
2204 mayores que los machos (Jiménez & Jaksic 1990, Newton 2010). El origen de  
2205 este dimorfismo sexual inverso, presente en grupos de rapaces no  
2206 emparentadas (Falconiformes, Accipitriformes y Strigiformes), es motivo de  
2207 debate en el que se han postulado diversas explicaciones posibles. Las  
2208 principales hipótesis incluyen la idea de un mecanismo para evitar competencia  
2209 intraespecífica entre los sexos favoreciendo el consumo de presas de distinta  
2210 talla (Andersson & Norberg 1981, Massemin *et al.* 2000), o un achicamiento de  
2211 machos que aumentaría su agilidad y eficiencia al cazar durante la crianza de  
2212 pichones (Anderson & Norberg 1981, Mendelsohn 1986). Sin embargo, la  
2213 hipótesis con más aceptación es que las hembras hayan desarrollado un mayor  
2214 tamaño para ser más eficientes en la defensa de huevos y pichones, ya que  
2215 son ellas la que más tiempo permanecen en el nido y sus inmediaciones  
2216 mientras el macho busca alimento (hipótesis de la defensa del nido, Mueller &  
2217 Meyer 1985, Schoenjahn *et al.* 2020). En este escenario, el hecho de que en la  
2218 mayoría de las aproximaciones donde ambos adultos estuvieran presentes  
2219 hayan sido las hembras las más sensibles, apoya la hipótesis de la defensa del  
2220 nido. Posiblemente la diferencia en las respuestas de ambos sexos esté  
2221 relacionada con una percepción diferencial del riesgo entre machos y hembras  
2222 asociada a las actividades parentales en el nido.

2223 El águila mora es una especie ampliamente distribuida, capaz de habitar  
2224 ambientes diversos con distinto grado de antropización y muy abundante en la  
2225 Patagonia (Jiménez & Jaksic 1990, Hiraldo *et al.* 1995, Barbar *et al.* 2018).  
2226 Este puede ser el resultado de varios factores como tener una dieta generalista  
2227 y la capacidad de usar diversos sustratos para nidificar, todo esto acompañado  
2228 de una alta abundancia de recursos en el ambiente (Jiménez & Jaksic 1990,  
2229 Trejo *et al.* 2006, Barbar *et al.* 2018). Además es posible que, en comparación  
2230 con otras águilas, esta especie tenga más versatilidad en cuanto al  
2231 comportamiento que le permita habitar ambientes diversos. Posiblemente esta

2232 diversidad de respuestas en la conducta facilite que el águila mora se adapte a  
2233 ambientes con distinto grado de impacto humano. En última instancia esto  
2234 reflejaría que las diferencias individuales de comportamiento sean importantes  
2235 para el águila mora a la hora de lidiar con el avance del hombre sobre el  
2236 ambiente.  
2237





2238



## Conclusiones

2239

2240

2241



2242

2243

2244

2245

2246

2247

2248

2249

2250

2251

2252           Esta tesis representa un aporte sobre ciertos aspectos del águila mora  
2253 que no habían sido tenidos en cuenta en la bibliografía científica hasta el  
2254 momento. La mayoría de los trabajos publicados sobre esta especie abordan  
2255 temas más bien descriptivos sobre sus hábitos alimenticios, comportamiento y  
2256 biología reproductiva (Jiménez & Jaksic 1990, Travaini *et al.* 1994, Hiraldo *et al.*  
2257 1995, Saggese & De Lucca 2001b, Trejo *et al.* 2006, Saggese *et al.* 2018b).  
2258 Hasta el momento de inicio de esta tesis sólo se había realizado un trabajo que  
2259 estudiara aspectos ecológicos del águila mora donde no solo se buscara  
2260 describir, sino también explicar las diferencias en la selección de hábitat de  
2261 adultos e inmaduros (Bustamante *et al.* 1997). Esto resulta interesante también  
2262 teniendo en cuenta la abundancia que presenta esta especie, sobre todo en el  
2263 área de estudio. Otras aves rapaces del hemisferio norte que también  
2264 presentan abundancias locales altas han sido estudiadas desde hace décadas,  
2265 y a la fecha existen cientos de publicaciones en la literatura que analizan  
2266 aspectos biológicos, ecológicos y de su conservación. En este aspecto, el  
2267 águila mora está muy poco estudiada si se la compara con otras águilas del  
2268 mundo.

2269           Otra característica del águila mora que la convierte en un muy  
2270 interesante caso de estudio es su relación con los lagomorfos introducidos.  
2271 Como estudié en los capítulos 1 y 2, los lagomorfos introducidos,  
2272 especialmente la liebre europea, generan cambios tanto a escala temporal  
2273 como a escala espacial en la población de águilas. Al igual que con otras  
2274 rapaces que dependen de lagomorfos, donde cambios en la abundancia de  
2275 presas produjeron impactos en los parámetros poblacionales (Fernández 1993,  
2276 Martínez & Zuberogoitia 2001, Lees & Bell 2008, Moleón *et al.* 2009, 2012), las  
2277 águilas mora también se vieron afectadas por las fluctuaciones en las liebres  
2278 en mi área de estudio. Como vimos en el capítulo 1, los cambios a lo largo del  
2279 tiempo en la abundancia de liebres produjeron efectos sobre la dieta, el éxito  
2280 reproductivo, estructura de edades y densidad de territorios reproductivos  
2281 activos del águila mora. Asimismo, como demostré en el capítulo 2, la gran  
2282 abundancia de liebres parece favorecer a las águilas, generando una densidad  
2283 de territorios más alta de lo esperado para un ave de este porte. Estas



2284 características hacen que el águila mora sea interesante y útil para realizar  
2285 comparaciones con especies similares que se alimenten de lagomorfos que a  
2286 lo mejor tengan peores estados poblacionales y de conservación (Sánchez  
2287 2020).

2288 La alta densidad poblacional también implicó resultados interesantes al  
2289 estudiar los patrones de selección de hábitat del águila en el capítulo 3. En este  
2290 vi como, al igual que en la mayoría de las aves rapaces, el sustrato para  
2291 nidificar y los ambientes donde se encuentran las presas son los factores más  
2292 importantes que seleccionan los adultos para establecer territorios  
2293 reproductivos (Newton 2010). Las águilas seleccionaron lugares escarpados,  
2294 con alta disponibilidad de roquedales para nidificar, rodeados por mallines  
2295 donde la disponibilidad de recursos es alta (Buono *et al.* 2010, Gaitán *et al.*  
2296 2011). Sin embargo, mis resultados difieren de lo encontrado para otras águilas  
2297 similares que seleccionan la disponibilidad de sustratos para nidificar a escala  
2298 chica y los ambientes ricos en presas a una escala más amplia (Thompson &  
2299 McGarigal 2002, Zub *et al.* 2010, Martínez-Miranzo *et al.* 2016). Las águilas  
2300 mora seleccionaron los mallines a una escala más acotada de lo que esperaba.  
2301 Esto posiblemente sea una estrategia para evitar competir por las presas con  
2302 águilas vecinas como consecuencia de la alta densidad poblacional.

2303 En el cuarto y último capítulo evalué el comportamiento de las águilas  
2304 reproductoras en función de la exposición a disturbios humanos. Al igual que  
2305 otras aves rapaces abundantes en ambientes con distinto grado de  
2306 urbanización, las águilas mostraron diversos tipos de respuesta ante  
2307 observadores humanos que se aproximen a sus nidos (Carrete & Tella 2010,  
2308 2017, Nordell 2016). El factor que más influyó sobre la personalidad de las  
2309 águilas fueron los caminos de ripio secundarios. Mis resultados indican que las  
2310 águilas que nidifiquen cerca de este tipo de camino presentan una menor  
2311 sensibilidad ante la presencia de humanos que aquellas que lo hagan lejos. Los  
2312 caminos en áreas rurales pueden generar un aumento de la probabilidad de  
2313 encuentro con humanos y por ende aumentar la cantidad de eventos de  
2314 persecución hacia las aves. Estos caminos se ubican mayoritariamente dentro  
2315 de las estancias privadas del área de estudio y son utilizados por puesteros y  
2316 pobladores. No existen datos formales ni cuantificados sobre la intensidad de la

2317 persecución hacia esta especie para esta área, aunque como comenté en el  
2318 Capítulo 1 en una de las zonas estudiadas los estancieros decían que no la  
2319 perseguían. No obstante, es posible que la misma exista y sea más marcada  
2320 dentro de las estancias, donde no hay tanto control, que en rutas públicas  
2321 donde la probabilidad de que si alguien le dispara a un ave sea visto y  
2322 denunciado. Durante la realización de este trabajo encontré cuatro águilas  
2323 muertas por disparos, todos en la región sur. Uno de estos eventos  
2324 correspondió a una hembra adulta y tuvo lugar en un nido ubicado a 40 metros  
2325 en un camino de ripio secundario dentro de una estancia.

2326         Un aspecto importante a tener en cuenta sobre el águila mora es que,  
2327 aunque sea abundante y su estado de conservación es de “Preocupación  
2328 Menor” (UICN 2020), es una especie de larga vida con un ciclo reproductivo  
2329 largo. Estas características implican que ante fluctuaciones en los parámetros  
2330 demográficos las poblaciones pueden disminuir rápidamente y su recuperación  
2331 sea difícil (Carrete *et al.* 2009, Margalida *et al.* 2011). Asimismo, su abundancia  
2332 no es garantía de que la población no sea susceptible a impactos originados  
2333 por el hombre y que su población disminuya rápidamente. Por ejemplo, el  
2334 halconcito colorado (*Falco sparverius*), que posiblemente sea la rapaz más  
2335 abundante de América (Balgooyen & TG 1976), vio algunas de sus poblaciones  
2336 fuertemente disminuidas por el uso de agro tóxicos en las últimas décadas,  
2337 disminuyendo a niveles preocupantes (Smallwood *et al.* 2009). Para evitar  
2338 escenarios así, es fundamental invertir recursos y tiempo en estudiar más en  
2339 profundidad las poblaciones de especies depredadoras tope de larga vida  
2340 como el águila mora. Esto, aunque sea una especie abundante que no se  
2341 encuentre amenazada actualmente, ya que esto permitiría detectar posibles  
2342 amenazas con anticipación.

2343         Otro factor que podría tener un impacto negativo a largo plazo sobre el  
2344 águila mora en Patagonia es el cambio climático global. Esta región se ha visto  
2345 fuertemente afectada por sequías cada vez más severas que conllevan a la  
2346 pérdida de ambientes como lagunas y humedales, lo que está produciendo un  
2347 fenómeno de desertificación a gran escala (Le Houérou 1996, Del Valle *et al.*  
2348 1998, Mazzonia & Vazquez 2009). Mis resultados indican que las águilas mora  
2349 buscan establecen sus territorios reproductivos en base a la cobertura de

2350 mallines los cuales son el ambiente que más se ve afectado por la  
2351 desertificación. De hecho, dos territorios ubicados a unos 50 km al éste del  
2352 área de estudio solían estar ocupados todos los años por parejas de águilas.  
2353 Sin embargo, a partir de 2011 dichos territorios se encuentran vacíos a la vez  
2354 que se secaron las lagunas y mallines aledaños.

2355 Finalmente, en base a estos resultados y a los de estudios anteriores  
2356 (Barbar *et al.* 2016b) no queda duda de que la alta abundancia que presenta el  
2357 águila mora en el noroeste de la Patagonia depende de la liebre europea. Al  
2358 tratarse de un depredador tope, la abundancia de águilas puede estar  
2359 afectando a otras especies de las que también se alimenta (Barbar &  
2360 Lambertucci 2019). Esto hace que sea muy importante tener en cuenta que  
2361 cualquier manejo que se realice sobre las poblaciones de la liebre europea, o  
2362 incluso el conejo europeo, debe considerar los efectos directos e indirectos en  
2363 la red trófica, para mitigar el impactos. Todo ello, debe ser materia de estudios  
2364 pormenorizados a los cuales esta tesis aporta información de base.

2365  
2366



2367  
2368  
2369

## Bibliografía

- Aljetlawi, A.A., Sparrevik, E. & Leonardsson, K.** 2004. Prey–predator size-dependent functional response: derivation and rescaling to the real world. *Journal of Animal Ecology* **73**: 239–252.
- Allhoff, K. & Drossel, B.** 2016. Biodiversity and ecosystem functioning in evolving food webs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **371**: 20150281.
- Amarasekare, P.** 2002. Interference competition and species coexistence. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **269**: 2541–2550.
- Amarasekare, P.** 2003. Competitive coexistence in spatially structured environments: a synthesis. *Ecology letters* **6**: 1109–1122.
- Angelstam, P., Lindström, E. & Widén, P.** 1984. Role of predation in short-term population fluctuations of some birds and mammals in Fennoscandia. *Oecologia* **62**: 199–208.
- Balgooyen, T.G. & TG, B.** 1976. Behavior and ecology of the American Kestrel (*Falco sparverius* L.) in the Sierra Nevada of California.
- Barbar, F., Capdevielle, A. & Encabo, M.** 2016a. Direct persecution of Crowned Eagles (*Buteogallus coronatus*) in Argentina: a new call for their conservation. *Journal of Raptor Research* **50**: 115–120.
- Barbar, F., Hiraldo, F. & Lambertucci, S.A.** 2016b. Medium-sized exotic prey create novel food webs: the case of predators and scavengers consuming lagomorphs. *PeerJ* **4**: e2273.
- Barbar, F., Ignazi, G.O., Hiraldo, F. & Lambertucci, S.A.** 2018. Exotic lagomorph may influence eagle abundances and breeding spatial aggregations: a field study and meta-analysis on the nearest neighbor distance. *PeerJ* **6**: e4746.
- Barbar, F. & Lambertucci, S.A.** 2018. The roles of leporid species that have been translocated: a review of their ecosystem effects as native and exotic species. *Mammal Review* **48**: 245–260.
- Barbar, F. & Lambertucci, S.A.** 2019. Introduced lagomorph produce stronger potential apparent competition in invaded communities than any other species in a similar but native food web. *Biological Invasions* **21**: 3735–3740.
- Barbar, F., Werenkraut, V., Morales, J.M. & Lambertucci, S.A.** 2015. Emerging ecosystems change the spatial distribution of top carnivores even in poorly populated areas. *PloS one* **10**.
- Barnosky, A.D., Hadly, E.A., Bascompte, J., Berlow, E.L., Brown, J.H., Fortelius, M., Getz, W.M., Harte, J., Hastings, A. & Marquet, P.A.** 2012. Approaching a state shift in Earth’s biosphere. *Nature* **486**: 52–58.

- Bates, D., Maechler, M., Bolker, B., Walker, S., Christensen, R., Singmann, H. & Green, P.** 2014. Package “lme4.” R foundation for statistical computing, Vienna, 12.
- Bautista, L.M., García, J.T., Calmaestra, R.G., Palacín, C., Martín, C.A., Morales, M.B., Bonal, R. & Viñuela, J.** 2004. Effect of weekend road traffic on the use of space by raptors. *Conservation Biology* **18**: 726–732.
- Beekman, M. & Jordan, L.A.** 2017. Does the field of animal personality provide any new insights for behavioral ecology? *Behavioral Ecology* **28**: 617–623.
- Bivand, R., Lewin-Koh, N. & Pebesma, E.** 2015. R package maptools: Tools for Reading and Handling Spatial Objects, R package version 0.8–36.
- Block, W.M. & Brennan, L.A.** 1993. The habitat concept in ornithology. In: *Current ornithology*, pp. 35–91. Springer.
- Bókony, V., Kulcsár, A., Tóth, Z. & Liker, A.** 2012. Personality traits and behavioral syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (*Passer domesticus*). *PloS one* **7**.
- Bonino, N., Cossíos, D. & Menegheti, J.** 2010. Dispersal of the European hare, *Lepus europaeus* in South America. *Journal of Vertebrate Biology* **59**: 9–15.
- Brose, U.** 2010. Body-mass constraints on foraging behaviour determine population and food-web dynamics. *Functional Ecology* **24**: 28–34.
- Brose, U., Jonsson, T., Berlow, E.L., Warren, P., Banasek-Richter, C., Bersier, L.-F., Blanchard, J.L., Brey, T., Carpenter, S.R. & Blandenier, M.-F.C.** 2006. Consumer–resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology* **87**: 2411–2417.
- Buono, G., Oesterheld, M., Nakamatsu, V. & Paruelo, J.M.** 2010. Spatial and temporal variation of primary production of Patagonian wet meadows. *Journal of Arid Environments* **74**: 1257–1261.
- Bustamante, J., Donázar, J.A., Hiraldo, F., Ceballos, O. & Travaini, A.** 1997. Differential habitat selection by immature and adult Grey Eagle-buzzards *Geranoaetus melanoleucus*. *Ibis* **139**: 322–330.
- Bustamante, J. & Hiraldo, F.** 1990. Factors influencing family rupture and parent-offspring conflict in the Black Kite *Milvus migrans*. *Ibis* **132**: 58–67.
- Carere, C., Drent, P.J., Privitera, L., Koolhaas, J.M. & Groothuis, T.G.** 2005. Personalities in great tits, *Parus major*: stability and consistency. *Animal Behaviour* **70**: 795–805.
- Carrete, M., Sánchez-Zapata, J.A., Benítez, J.R., Lobón, M. & Donázar, J.A.** 2009. Large scale risk-assessment of wind-farms on population viability of a globally endangered long-lived raptor. *Biological Conservation* **142**: 2954–2961.

- Carrete, M. & Tella, J.L.** 2010. Individual consistency in flight initiation distances in burrowing owls: a new hypothesis on disturbance-induced habitat selection. *Biology Letters* **6**: 167–170.
- Carrete, M. & Tella, J.L.** 2017. Behavioral correlations associated with fear of humans differ between rural and urban burrowing owls. *Frontiers in Ecology and Evolution* **5**: 54.
- Caughley, G.** 1994. Directions in conservation biology. *Journal of Animal Ecology* **63**: 215–244.
- Chase, J.M. & Leibold, M.A.** 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Chehébar, C. & Martín, S.** 1989. Guía para el reconocimiento microscópico de los pelos de los mamíferos de la Patagonia. *Doñana Acta Vertebrata* **16**: 247–291.
- Clark, P.J. & Evans, F.C.** 1954. Distance to nearest neighbor as a measure of spatial relationships in populations. *Ecology* **35**: 445–453.
- Clouet, M., Gerard, J.-F., Goar, J.-L., Goulard, M., González, L., Rebours, I. & Faure, C.** 2017. Diet and breeding performance of the Golden eagle *Aquila chrysaetos* at the eastern and western extremities of the Pyrenees: an example of intra-population variability. *Ardeola* **64**: 347–361.
- Cody, M.L.** 1985. *Habitat selection in birds*. Academic Press.
- Crandall, R.H., Bedrosian, B.E. & Craighead, D.** 2015. Habitat selection and factors influencing nest survival of Golden Eagles in south-central Montana. *Journal of Raptor Research* **49**: 413–428.
- Dall, S.R., Houston, A.I. & McNamara, J.M.** 2004. The behavioural ecology of personality: consistent individual differences from an adaptive perspective. *Ecology letters* **7**: 734–739.
- Damuth, J.** 1981. Population density and body size in mammals. *Nature* **290**: 699–700.
- Damuth, J.** 2007. A macroevolutionary explanation for energy equivalence in the scaling of body size and population density. *The American Naturalist* **169**: 621–631.
- De Lucca, E.R. & Saggese, M.D.** 2012. Parental care and time-activity budget of a breeding pair of Black-chested Buzzard-eagles (*Geranoaetus melanoleucus*) in southern Patagonia, Argentina. *Ornitología Colombiana* **12**: 17–24.
- Dean, W. & Milton, S.** 2003. The importance of roads and road verges for raptors and crows in the Succulent and Nama-Karoo, South Africa. *Ostrich-Journal of African Ornithology* **74**: 181–186.
- Del Hoyo, J., Collar, N.J., Christie, D.A., Elliot, A. & Fishpool, L.** 2014. *Illustrated Checklist of the Birds of the World*. Lynx Edicions Barcelona.

- Del Valle, H., Elissalde, N., Gagliardini, D.A. & Milovich, J.** 1998. Status of desertification in the Patagonian region: Assessment and mapping from satellite imagery. *Arid Land Research and Management* **12**: 95–121.
- Dingemanse, N.J., Both, C., Drent, P.J. & Tinbergen, J.M.** 2004. Fitness consequences of avian personalities in a fluctuating environment. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **271**: 847–852.
- Dingemanse, N.J., Both, C., Drent, P.J., Van Oers, K. & Van Noordwijk, A.J.** 2002. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal behaviour* **64**: 929–938.
- Dingemanse, N.J., Both, C., Van Noordwijk, A.J., Rutten, A.L. & Drent, P.J.** 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270**: 741–747.
- Dingemanse, N.J. & Réale, D.** 2005. Natural selection and animal personality. *Behaviour* **142**: 1159–1184.
- Dormann, C., Gruber, B. & Fruend, J.** 2008. The bipartite package. Version 0.73. R project for Statistical Computing.
- Drent, P.J., van Noordwijk, A.J., van Oers, K., de Jong, G. & Kempenaers, B.** 2005. Contribution of genetics to the study of animal personalities: a review of case studies. *Behaviour* **142**: 1185–1206.
- Dupuy, G., Giraudoux, P. & Delattre, P.** 2009. Numerical and dietary responses of a predator community in a temperate zone of Europe. *Ecography* **32**: 277–290.
- Ferguson-Lees, J. & Christie, D.A.** 2001. *Raptors of the world*. Houghton Mifflin Harcourt.
- Fernández, C.** 1993. Effect of the viral haemorrhagic pneumonia of the wild rabbit on the diet and breeding success of the golden eagle *Aquila chrysaetos* (L.). *Revue d'écologie* **48**: 323–329.
- Flux, J.E. & Angermann, R.** 1990. The hares and jackrabbits. *Rabbits, hares and pikas. Status survey and conservation action plan* **4**: 61–94.
- Franklin, A.B., Anderson, D.R., Gutierrez, R.J. & Burnham, K.P.** 2000. Climate, habitat quality, and fitness in northern spotted owl populations in northwestern California. *Ecological Monographs* **70**: 539–590.
- Gaitán, J.J., López, C.R. & Bran, D.E.** 2011. Vegetation composition and its relationship with the environment in mallines of north Patagonia, Argentina. *Wetlands ecology and management* **19**: 121–130.
- Galende, G.I. & Trejo, A.** 2003. Depredación del águila mora (*Geranoaetus melanoleucus*) y el búho (*Bubo magellanicus*) sobre el chinchillón (*Lagidium viscacia*) en dos colonias del noroeste de Patagonia, Argentina. *Mastozoología Neotropical* **10**: 143–147.

- Garamszegi, L.Z., Rosivall, B., Hegyi, G., Szöllösi, E., Török, J. & Eens, M.** 2006. Determinants of male territorial behavior in a Hungarian collared flycatcher population: plumage traits of residents and challengers. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **60**: 663-671.
- Giacosa, R., Heredia, N., Césari, O., Zubia, M., González, R. & Faroux, A.** 2001. Descripción geológica de la Hoja 4172-IV, San Carlos de Bariloche, Provincias de Río Negro y Neuquén. *Servicio Geológico Minero Argentino, Instituto de Geología y Recursos Minerales, Boletín* **279**: 61.
- Griffin, J.N., De La Haye, K.L., Hawkins, S.J., Thompson, R.C. & Jenkins, S.R.** 2008. Predator diversity and ecosystem functioning: density modifies the effect of resource partitioning. *Ecology* **89**: 298–305.
- Grigera, D.E. & Rapoport, E.H.** 1983. Status and distribution of the European hare in South America. *Journal of Mammalogy* **64**: 163–166.
- Guisan, A. & Thuiller, W.** 2005. Predicting species distribution: offering more than simple habitat models. *Ecology Letters* **8**: 993–1009.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E.** 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling* **135**: 147–186.
- Harrison, X.A.** 2014. Using observation-level random effects to model overdispersion in count data in ecology and evolution. *PeerJ* **2**: e616.
- Higgins, J.P. & Thompson, S.G.** 2002. Quantifying heterogeneity in a meta-analysis. *Statistics in Medicine* **21**: 1539–1558.
- Hijmans, R.J.** 2017. geosphere: Spherical Trigonometry. R package version 1.5-7.
- Hiraldo, F., Donázar, J.A., Ceballos, O., Travaini, A., Bustamante, J. & Funes, M.** 1995. Breeding biology of a grey eagle-buzzard population in Patagonia. *The Wilson Bulletin* 675–685.
- Holmes, T.L., Knight, R.L., Stegall, L. & Craig, G.R.** 1993. Responses of wintering grassland raptors to human disturbance. *Wildlife Society Bulletin (1973-2006)* **21**: 461–468.
- Ignazi, G.O.** 2015. Ground nesting by black-chested Buzzard-Eagles (*Geranoaetus melanoleucus*). *Journal of Raptor Research* **49**: 101–103.
- Imberti, S. & Barnet, J.** 2003. La conservación de los mallines y zonas de inundación en la Patagonia extra andina como hábitat importante para la gallineta chica (*Rallus Antarcticus*). *Resúmenes, II Jornadas Patagónicas sobre Mallines y Humedales, Rio Gallegos*.
- Iriarte, J., Franklin, W. & Johnson, W.** 1990. Diets of sympatric raptors in southern Chile. *Journal of Raptor Research* **24**: 41–46.
- Jaksić, F.M.** 1989. Opportunism vs selectivity among carnivorous predators that eat mammalian prey: a statistical test of hypotheses. *Oikos* 427–430.



- Jaramillo, A., Burke, P. & Beadle, D.** 2003. *Birds of Chile*. Princeton University Press
- Jiménez, J. & Jaksic, F.** 1990. Historia natural del águila *Geranoaetus melanoleucus*: una revisión. *El Hornero* **13**: 097–110.
- Jiménez, J.E.** 1995. Historia natural del Aguilucho *Buteo polyosoma*: una revisión. *El Hornero* **14**: 1–8.
- Jiménez, J.E. & Jaksic, F.M.** 1989. Behavioral ecology of grey eagle-buzzards, *Geranoaetus melanoleucus*, in central Chile. *Condor* **91**: 913–921.
- Johnson, D.H.** 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resource preference. *Ecology* **61**: 65–71.
- Johnson, M.D.** 2007. Measuring habitat quality: a review. *The Condor* **109**: 489–504.
- Jones, J.** 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *The auk* **118**: 557–562.
- Kaiser, M.I. & Müller, C.** 2021. What is an animal personality? *Biology & Philosophy* **36**: 1–25.
- Kerbiriou, C., Gourmelon, F., Jiguet, F., Le Viol, I., Bioret, F. & Julliard, R.** 2006. Linking territory quality and reproductive success in the Red-billed Chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax*: implications for conservation management of an endangered population. *Ibis* **148**: 352–364.
- Kolasa, J. & Rollo, C.D.** 1991. Introduction: the heterogeneity of heterogeneity: a glossary. In: Kolasa J., Pickett S.T.A (eds.) *Ecological heterogeneity*, pp. 1–23. Springer.
- Kovacs, C.J.** 2006. *Manual ilustrado de las aves de la Patagonia: Antártida Argentina e Islas del Atlántico Sur*. Museo Ornitológico Patagónico.
- Lambertucci, S.A., Speziale, K.L., Rogers, T.E. & Morales, J.M.** 2009a. How do roads affect the habitat use of an assemblage of scavenging raptors? *Biodiversity and Conservation* **18**: 2063–2074.
- Lambertucci, S.A., Trejo, A., Di Martino, S., Sánchez-Zapata, J.A., Donazar, J.A. & Hiraldo, F.** 2009b. Spatial and temporal patterns in the diet of the Andean condor: ecological replacement of native fauna by exotic species. *Animal Conservation* **12**: 338–345.
- Le Houérou, H.N.** 1996. Climate change, drought and desertification. *Journal of Arid Environments* **34**: 133–185.
- Lees, A.C. & Bell, D.J.** 2008. A conservation paradox for the 21st century: the European wild rabbit *Oryctolagus cuniculus*, an invasive alien and an endangered native species. *Mammal Review* **38**: 304–320.

- León, R.J., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J.M. & Soriano, A.** 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecología Austral* **8**: 125–144.
- Lerner, H.R. & Mindell, D.P.** 2005. Phylogeny of eagles, Old World vultures, and other Accipitridae based on nuclear and mitochondrial DNA. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **37**: 327–346.
- López, C.M., Grande, J.M. & Orozco-Valor, P.M.** 2017. Unusual concentration of black-chested Buzzard-Eagles in Central Argentina. *Journal of Raptor Research* **51**: 489–491.
- Loreau, M. & Hector, A.** 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* **412**: 72–76.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S. & De Poorter, M.** 2000. *100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database*. Invasive Species Specialist Group Auckland.
- MacLean Jr, S. & Seastedt, T.** 1979. Avian territoriality: sufficient resources or interference competition. *The American Naturalist* **114**: 308–312.
- Margalida, A., Oro, D., Cortés-Avizanda, A., Heredia, R. & Donázar, J.A.** 2011. Misleading population estimates: biases and consistency of visual surveys and matrix modelling in the endangered bearded vulture. *PloS one* **6**: e26784.
- Marti, C.D., Bechard, M. & Jaksic, F.M.** 2007. Food Habits. En Bird, D.M. & Bildstein, K.L. (Eds). *Raptor research and management techniques*: 129-151. Hancock House Publishers.
- Marti, C.D., Korpimäki, E. & Jaksić, F.M.** 1993. Trophic structure of raptor communities: a three-continent comparison and synthesis. *Current ornithology* **10**: 47–137.
- Martin, T.E.** 1996. Fitness costs of resource overlap among coexisting bird species. *Nature* **380**: 338–340.
- Martínez, J.A. & Zuberogitia, I.** 2001. The response of the Eagle Owl (*Bubo bubo*) to an outbreak of the rabbit haemorrhagic disease. *Journal für Ornithologie* **142**: 204–211.
- Martínez-Abraín, A., Oro, D., Conesa, D. & JimENEz, J.** 2008. Compromise between seabird enjoyment and disturbance: the role of observed and observers. *Environmental Conservation* 104–108.
- Martínez-Miranzo, B., Banda, E.I. & Aguirre, J.I.** 2016. Multiscale analysis of habitat selection by Bonelli's eagle (*Aquila fasciata*) in NE Spain. *European Journal of Wildlife Research* **62**: 673–679.
- Mayor, S.J., Schneider, D.C., Schaefer, J.A. & Mahoney, S.P.** 2009. Habitat selection at multiple scales. *Écoscience* **16**: 238–247.

- Mazzonia, E. & Vazquez, M.** 2009. Desertification in Patagonia. *Developments in Earth Surface Processes* **13**: 351–377.
- McDonald, R.A.** 2002. Resource partitioning among British and Irish mustelids. *Journal of Animal Ecology* **71**: 185–200.
- McDonald, T., Nielson, R. & Carlisle, J.** 2015. Rdistance: distance sampling analyses. *R package version 1*.
- McGarigal, K., Wan, H.Y., Zeller, K.A., Timm, B.C. & Cushman, S.A.** 2016. Multi-scale habitat selection modeling: a review and outlook. *Landscape Ecology* **31**: 1161–1175.
- Mindell, D.P., Fuchs, J. & Johnson, J.A.** 2018. Phylogeny, Taxonomy, and Geographic Diversity of Diurnal Raptors: Falconiformes, Accipitriformes, and Cathartiformes. In: (Sarasola, J.H., Grande, J.M., Negro, J.J., Eds) *Birds of Prey*, pp. 3–32. Springer.
- Moleón, M., Sánchez-Zapata, J.A., Gil-Sánchez, J.M., Ballesteros-Duperón, E., Barea-Azcón, J.M. & Virgós, E.** 2012. Predator–prey relationships in a Mediterranean vertebrate system: Bonelli’s eagles, rabbits and partridges. *Oecologia* **168**: 679–689.
- Moleón, M., Sánchez-Zapata, J.A., Real, J., García-Charton, J.A., Gil-Sánchez, J.M., Palma, L., Bautista, J. & Bayle, P.** 2009. Large-scale spatio-temporal shifts in the diet of a predator mediated by an emerging infectious disease of its main prey. *Journal of Biogeography* **36**: 1502–1515.
- Monserrat, A.L., Funes, M.C. & Novaro, A.J.** 2005. Respuesta dietaria de tres rapaces frente a una presa introducida en Patagonia. *Revista Chilena de Historia Natural* **78**: 425–439.
- Moreno, S., Beltrán, J.F., Cotilla, I., Kuffner, B., Laffite, R., Jordán, G., Ayala, J., Quintero, C., Jiménez, A. & Castro, F.** 2008. Long-term decline of the European wild rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in south-western Spain. *Wildlife Research* **34**: 652–658.
- Narosky, T. & Yzurieta, D.** 1987. *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. Vazquez Mazzini.
- Negro, J.J., Hiraldo, F. & Donazar, J.A.** 1997. Causes of natal dispersal in the lesser kestrel: inbreeding avoidance or resource competition? *Journal of Animal Ecology* **66**: 640–648.
- Newbold, T., Hudson, L.N., Hill, S.L.L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R.A., Börger, L., Bennett, D.J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M.J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M.L.K., Alhousseini, T., Ingram, D.J., Itescu, Y., Kattge, J., Kemp, V., Kirkpatrick, L., Kleyer, M., Correia, D.L.P., Martin, C.D., Meiri, S., Novosolov, M., Pan, Y., Phillips, H.R.P., Purves, D.W., Robinson, A., Simpson, J., Tuck, S.L., Weiher, E., White, H.J., Ewers, R.M., Mace, G.M.,**

- Scharlemann, J.P.W. & Purvis, A.** 2015. Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature* **520**: 45-50.
- Newsome, T.M., Dellinger, J.A., Pavey, C.R., Ripple, W.J., Shores, C.R., Wirsing, A.J. & Dickman, C.R.** 2015. The ecological effects of providing resource subsidies to predators. *Global Ecology and Biogeography* **24**: 1–11.
- Newton, I.** 1989. *Lifetime reproduction in birds*. Academic Press.
- Newton, I.** 2010. *Population ecology of raptors*. A&C Black.
- Nordell, C.J.** 2016. Ferruginous Hawk (*Buteo regalis*) responses to human disturbance during the breeding season. M.Sc. Thesis. University of Alberta
- Nordell, C.J., Wellicome, T.I. & Bayne, E.M.** 2017. Flight initiation by Ferruginous Hawks depends on disturbance type, experience, and the anthropogenic landscape. *PloS one* **12**: e0177584.
- Novaro, A.J., Funes, M.C. & Walker, R.S.** 2000. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological Conservation* **92**: 25–33.
- Oksanen, J.** 2015. Vegan: an introduction to ordination. URL <http://cran.r-project.org/web/packages/vegan/vignettes/introvegan.pdf> **8**: 19.
- Oosten, J.E., Magnhagen, C. & Hemelrijk, C.K.** 2010. Boldness by habituation and social interactions: a model. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **64**: 793–802.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H.M., Aragón, R., Campanello, P.I., Prado, D., Oesterheld, M. & León, R.J.C.** 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral* **28**: 040–063.
- Palmqvist, P., Palomo, L., Pérez-Claros, J. & Vargas, J.M.** 1996. Relación entre peso corporal, tamaño del territorio, tamaño de puesta y tiempo de desarrollo en algunas rapaces del Paleártico occidental. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural* **92**: 47–54.
- Paruelo, J.M., Beltrán, A., Jobbágy, E., Sala, O.E. & Golluscio, R.A.** 1998. The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic processes. *Ecología Austral* **8**: 085–101.
- Pearson, O.** 1995. Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park, southern Argentina. *Journal of Neotropical Mammalogy* **2**: 99–148.
- Pedrini, P. & Sergio, F.** 2001. Golden Eagle *Aquila chrysaetos* density and productivity in relation to land abandonment and forest expansion in the Alps. *Bird study* **48**: 194–199.

- Peery, M.Z.** 2000. Factors affecting interspecies variation in home-range size of raptors. *The Auk* **117**: 511–517.
- Penteriani, V. & Delgado, M.M.** 2009. Thoughts on natal dispersal. *Journal of Raptor Research* **43**: 90–98.
- Penteriani, V. & Faivre, B.** 1997. Selection of common buzzards (*Buteo buteo*) in a mountain area (Abruzzo Apennines, Italy). *Journal of Raptor Research* **31**: 208–212.
- Pérez-García, J.M., Sánchez-Zapata, J.A., Lambertucci, S.A., Hiraldo, F. & Donazar, J.A.** 2018. Low-frequency, threatened habitats drive the large-scale distribution of Andean Condors in southern Patagonia. *Ibis* **160**: 647–658.
- Peters, R.H. & Peters, R.H.** 1986. *The ecological implications of body size*. Cambridge University Press.
- Réale, D., Reader, S.M., Sol, D., McDougall, P.T. & Dingemans, N.J.** 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* **82**: 291–318.
- Redpath, S.M., Clarke, R., Madders, M. & Thirgood, S.J.** 2001. Assessing raptor diet: comparing pellets, prey remains, and observational data at hen harrier nests. *The Condor* **103**: 184–188.
- Redpath, S.M. & Thirgood, S.J.** 1999. Numerical and functional responses in generalist predators: hen harriers and peregrines on Scottish grouse moors. *Journal of Animal Ecology* **68**: 879–892.
- Resano-Mayor, J., Real, J., Moleón, M., Sánchez-Zapata, J.A., Palma, L. & Hernández-Matías, A.** 2016. Diet–demography relationships in a long-lived predator: from territories to populations. *Oikos* **125**: 262–270.
- Riesing, M.J., Kruckenhauser, L., Gamauf, A. & Haring, E.** 2003. Molecular phylogeny of the genus *Buteo* (Aves: Accipitridae) based on mitochondrial marker sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **27**: 328–342.
- Rodríguez, J.P.** 2001. Exotic species introductions into South America: an underestimated threat? *Biodiversity & Conservation* **10**: 1983–1996.
- Rodríguez-Prieto, I., Fernández-Juricic, E., Martín, J. & Regis, Y.** 2009. Antipredator behavior in blackbirds: habituation complements risk allocation. *Behavioral Ecology* **20**: 371–377.
- Rohner, C.** 1996. The numerical response of great horned owls to the snowshoe hare cycle: Consequences of non-territorial floaters' on demography. *Journal of Animal Ecology* **65**: 359–370.
- Saggese, M.D. & De Lucca, E.R.** 2001b. Biología reproductiva del Aguila Mora (*Geranoaetus melanoleucus*) en la Patagonia sur, Argentina. *El Hornero* **16**: 077–084.

- Saggese, M.D., De Lucca, E.R., Quaglia, A.I., Nelson, R.W. & Ellis, D.H.** 2018. Long-term Nesting Territory Occupancy of Black-chested Buzzard-Eagles (*Geranoaetus melanoleucus*) in Patagonia, Argentina. *Journal of Raptor Research* **52**: 400–403.
- Sánchez, R., Margalida, A., Mariano González, L. & Oria, J.** 2009. Temporal and spatial differences in the feeding ecology of the Spanish Imperial Eagle *Aquila adalberti* during the non-breeding season: effects of the rabbit population crash. *Acta Ornithologica* **44**: 53–58.
- Sarasola, J. & Zanón-Martínez, J.** 2017. Electrocutación de aves en líneas eléctricas: la muerte silenciosa de las grandes rapaces. En: Di Pangrazio, A., Nápoli, A. & Garro Vidal, M. E. (Eds) *Informe Ambiental 2017* 219–230.
- Sarasola, J.H. & Maceda, J.J.** 2006. Past and current evidence of persecution of the endangered crowned eagle *Harpyhaliaetus coronatus* in Argentina. *Oryx* **40**: 347–350.
- Scacco, M., Flack, A., Duriez, O., Wikelski, M. & Safi, K.** 2019. Static landscape features predict uplift locations for soaring birds across Europe. *Royal Society Open Science* **6**: 181440.
- Schlatter, R.P., Yáñez, J.L. & Jaksić, F.M.** 1980. Food-niche relationships between Chilean Eagles and Red-backed Buzzards in central Chile. *The Auk* **97**: 897–898.
- Schoener, T.W.** 1968. Sizes of feeding territories among birds. *Ecology* **49**: 123–141.
- Schoener, T.W.** 1983. Simple models of optimal feeding-territory size: a reconciliation. *The American Naturalist* **121**: 608–629.
- Sergio, F. & Hiraldo, F.** 2008. Intraguild predation in raptor assemblages: a review. *Ibis* **150**: 132–145.
- Sih, A., Bell, A. & Johnson, J.C.** 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in ecology & evolution* **19**: 372–378.
- Sih, A., Ferrari, M.C. & Harris, D.J.** 2011. Evolution and behavioural responses to human-induced rapid environmental change. *Evolutionary applications* **4**: 367–387.
- Sih, A., Munson, A. & Pollack, L.** 2020. Animal personalities. *The Wiley Encyclopedia of Personality and Individual Differences: Models and Theories* 117–122.
- Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D.A., Aronson, J., Courchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E. & Pascal, M.** 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution* **28**: 58–66.
- Simberloff, D. & Von Holle, B.** 1999. Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological invasions* **1**: 21–32.

- Smallwood, J.A., Causey, M.F., Mossop, D.H., Klucsarits, J.R., Robertson, B., Robertson, S., Mason, J., Maurer, M.J., Melvin, R.J. & Dawson, R.D.** 2009. Why are American Kestrel (*Falco sparverius*) populations declining in North America? Evidence from nest-box programs. *Journal of Raptor Research* **43**: 274–282.
- Smith, B.R. & Blumstein, D.T.** 2008. Fitness consequences of personality: a meta-analysis. *Behavioral Ecology* **19**: 448–455.
- Sol, D., González-Lagos, C., Moreira, D., Maspons, J. & Lapiedra, O.** 2014. Urbanisation tolerance and the loss of avian diversity. *Ecology letters* **17**: 942–950.
- Solomon, M.** 1949. The natural control of animal populations. *The Journal of Animal Ecology* 1–35.
- Sonerud, G.A.** 1992. Functional responses of birds of prey: biases due to the load-size effect in central place foragers. *Oikos* 223–232.
- Stracey, C.M. & Robinson, S.K.** 2012. Are urban habitats ecological traps for a native songbird? Season-long productivity, apparent survival, and site fidelity in urban and rural habitats. *Journal of Avian Biology* **43**: 50–60.
- Tablado, Z., Tella, J.L., Sánchez-Zapata, J.A. & Hiraldo, F.** 2010. The paradox of the long-term positive effects of a North American crayfish on a European community of predators. *Conservation biology* **24**: 1230–1238.
- Tapia, L., Domínguez, J. & Rodríguez, L.** 2004. Modeling habitat use and distribution of hen harriers (*Circus cyaneus*) and Montagu's harrier (*Circus pygargus*) in a mountainous area in Galicia, northwestern Spain. *Journal of Raptor Research* **38**: 133–140.
- Team, R.C.** 2013. R: A language and environment for statistical computing.
- Tella, J.L., Canale, A., Carrete, M., Petracci, P. & Zalba, S.M.** 2014. Anthropogenic nesting sites allow urban breeding in burrowing parrots *Cyanoliseus patagonus*. *Ardeola* **61**: 311–321.
- Thompson, C.M. & McGarigal, K.** 2002. The influence of research scale on bald eagle habitat selection along the lower Hudson River, New York (USA). *Landscape Ecology* **17**: 569–586.
- Tilman, D.** 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: a search for general principles. *Ecology* **80**: 1455–1474.
- Travaini, A., Donazar, J.A., Rodríguez, A., Bustamante, J., Delibes, M., Hiraldo, F., Ceballos, O. & Funes, M.** 1994. Nest-site characteristics of four raptor species in the Argentinian Patagonia. *The Wilson Bulletin* **106**: 753–757.
- Travaini, A., Donazar, J.A., Rodríguez, A., Ceballos, O., Funes, M., Delibes, M. & Hiraldo, F.** 1998. Use of European hare (*Lepus europaeus*) carcasses by an avian scavenging assemblage in Patagonia. *Journal of Zoology* **246**: 175–181.

- Travaini, A., Santillán, M.A. & Zapata, S.C.** 2012. Diet of the Red-backed Hawk (*Buteo polyosoma*) in two environmentally contrasting areas of Patagonia. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **47**: 25–32.
- Treinsys, R., Bergmanis, U. & Väli, Ü.** 2017. Strong territoriality and weak density-dependent reproduction in Lesser Spotted Eagles *Clanga pomarina*. *Ibis* **159**: 343–351.
- Treinsys, R., Dementavičius, D., Mozgeris, G., Skuja, S., Rumbutis, S. & Stončius, D.** 2011. Coexistence of protected avian predators: does a recovering population of White-tailed Eagle threaten to exclude other avian predators? *European Journal of Wildlife Research* **57**: 1165–1174.
- Trejo, A., Kun, M. & Seijas, S.** 2006. Dieta del Águila Mora (*Geranoaetus melanoleucus*) en una transecta oeste-este en el ecotono norpatagónico. *El Hornero* **21**: 31–36.
- Tylianakis, J.M., Didham, R.K., Bascompte, J. & Wardle, D.A.** 2008. Global change and species interactions in terrestrial ecosystems. *Ecology Letters* **11**: 1351–1363.
- Vickery, P.D., Hunter Jr, M.L. & Wells Jr, J.V.** 1992. Use of a new reproductive index to evaluate relationship between habitat quality and breeding success. *The Auk* **109**: 697–705.
- Viechtbauer, W.** 2010. Conducting meta-analyses in R with the metafor package. *Journal of Statistical Software* **36**: 1–48.
- Viñuela, J. & Veiga, J.P.** 1992. Importance of rabbits in the diet and reproductive success of Black Kites in southwestern Spain. *Ornis Scandinavica* 132–138.
- Vitousek, P.M.** 1990. Biological invasions and ecosystem processes: towards an integration of population biology and ecosystem studies. *Oikos* **57**: 7–13.
- Vitousek, P.M., D'antonio, C.M., Loope, L.L., Rejmanek, M. & Westbrooks, R.** 1997. Introduced species: a significant component of human-caused global change. *New Zealand Journal of Ecology* 1–16.
- Vitousek, P.M., D'Antonio, C.M., Loope, L.L. & Westbrooks, R.** 1996. Biological invasions as global environmental change. *American scientist* **84**: 468.
- White, E.P., Ernest, S.M., Kerkhoff, A.J. & Enquist, B.J.** 2007. Relationships between body size and abundance in ecology. *Trends in Ecology & Evolution* **22**: 323–330.
- Whittingham, M.J., Stephens, P.A., Bradbury, R.B. & Freckleton, R.P.** 2006. Why do we still use stepwise modelling in ecology and behaviour? *Journal of Animal Ecology* **75**: 1182–1189.
- Widén, P.** 1994. Habitat quality for raptors: a field experiment. *Journal of Avian Biology* **25**: 219–223.



**Wilson, T., Cole, J., Stewart, C., Cronin, S. & Johnston, D.** 2011. Ash storms: impacts of wind-remobilised volcanic ash on rural communities and agriculture following the 1991 Hudson eruption, southern Patagonia, Chile. *Bulletin of Volcanology* **73**: 223–239.

**Zub, K., Pugacewicz, E., Jędrzejewska, B. & Jędrzejewski, W.** 2010. Factors affecting habitat selection by breeding Lesser Spotted Eagles *Aquila pomarina* in northeastern Poland. *Acta Ornithologica* **45**: 105–114.

