



**Universidad Nacional del Comahue
Centro Regional Universitario Bariloche**

**Determinantes del movimiento en
inmaduros de una especie de larga vida,
el Cóndor Andino (*Vultur gryphus*)**

Trabajo de Tesis para optar al grado de Doctora en Biología.



Lic. Guido, Jorgelina María

Director: Dr. Lambertucci, Sergio Agustín

2020

A mis 6 abuelos

ÍNDICE

RESUMEN	5
ABSTRACT	7
INTRODUCCIÓN GENERAL	9
OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS	12
MARCO DE ESTUDIO Y MÉTODOS GENERALES	13
Área de estudio	13
Especie de estudio	16
Captura de ejemplares y colocación de transmisores	20
CAPÍTULO I: Diferencias en el <i>home range</i> entre edades y temporadas durante el período de dispersión en una especie carroñera de larga vida	26
Introducción	27
Métodos	29
<i>Procesado de datos</i>	29
<i>Tamaño del home range</i>	30
<i>Uso del home range</i>	31
<i>Análisis estadísticos</i>	32
Resultados	33
<i>Tamaño del home range</i>	33
<i>Uso del home range</i>	39
Discusión	42
Apéndice	45
CAPÍTULO II: Comparación de parámetros de movimiento de dispersión de buitres del mundo	48
Introducción	49
Métodos	51
Resultados y Discusión	51
<i>Dispersión natal</i>	54
<i>Patrones de movimiento</i>	57
<i>Estacionalidad</i>	64
<i>Comparaciones entre sexos y edades</i>	65
<i>Subsidios de alimentos</i>	67
<i>Reintroducciones</i>	69
Conclusión	72
Apéndice	73

CAPÍTULO III: Factores internos y externos que afectan el movimiento durante el período de dispersión	80
Introducción	81
<i>Factores internos</i>	81
<i>Factores externos</i>	83
Métodos	86
<i>Procesado de datos</i>	86
<i>Patrones de movimiento</i>	86
<i>Factores internos</i>	87
Parámetros fisiológicos	87
Parámetros morfométricos	88
Personalidades	88
<i>Factores externos</i>	89
<i>Análisis de datos</i>	91
Resultados	92
<i>Factores internos</i>	92
Parámetros fisiológicos	92
Parámetros morfométricos	98
Personalidades	101
<i>Factores externos</i>	103
Discusión	103
<i>Factores internos</i>	104
Parámetros fisiológicos	104
Parámetros morfométricos	106
Personalidades	107
<i>Factores externos</i>	108
Conclusión	109
Apéndice	111
CAPÍTULO IV: El uso de las Reservas de Biósfera por una especie carroñera de amplio rango indica un alto potencial para la conservación	113
Introducción	114
Métodos	117
<i>Procesado de datos</i>	117
<i>Análisis estadísticos</i>	119
Resultados	121
Discusión	126
Apéndices	131
SÍNTESIS	138
BIBLIOGRAFÍA	142

AGRADECIMIENTOS	160
TRABAJO DE RESPALDO	162

RESUMEN:

El proceso de dispersión tiene importantes consecuencias tanto para el individuo como para la población, su conocimiento resulta fundamental para el entendimiento integral de la dinámica poblacional de una especie. Durante este proceso, los individuos evalúan espacial y temporalmente los recursos, lo que es esencial para la mayoría de las especies que viven en ambientes cambiantes o que poseen amplias áreas de acción, como las aves planeadoras. Los movimientos de los individuos durante la dispersión pueden verse afectados tanto por factores internos (ej., estado de salud, tamaño corporal y personalidad) como por factores externos (ej., variaciones climáticas y actividades antrópicas). Las grandes aves voladoras realizan enormes desplazamientos y poseen una longevidad extendida con períodos de inmadurez prolongados, volviéndolas muy atractivas para el estudio del movimiento durante el período de dispersión.

En esta tesis, mediante el estudio de la dinámica del movimiento y de los rasgos de historia de vida del Cóndor Andino (*Vultur gryphus*), se evaluó cómo el estado interno de los individuos y ciertos factores externos afectan las decisiones de movimiento de individuos inmaduros durante el período de dispersión. De esta manera se buscó comprender el uso del espacio, y particularmente de las áreas protegidas, y predecir sus respuestas ante determinados cambios en el ambiente. A su vez, se comparó estos patrones de movimiento con los reportados para buitres inmaduros del mundo. Este estudio se llevó a cabo en el noroeste de la Patagonia de Argentina y de Chile empleando técnicas de seguimiento satelital.

En el primer capítulo se aportó información que permite comprender el comportamiento de movimiento de los individuos a lo largo de diferentes momentos del período de dispersión. Para esto se estudiaron los patrones de movimiento de los individuos a partir del análisis de su *home range*, y se caracterizó el área de acción en función de su tamaño (área del *home range*) y de los patrones de uso (distancias de vuelos diarios y por hora). Además, se exploró si estos parámetros difieren con la edad, sexo y estación. Se encontró un efecto marcado de la estación tanto en el tamaño como en el patrón de uso del *home range*, siendo la temporada cálida aquella en la cual los animales presentan mayor movimiento. A su vez, este patrón se vio influenciado por la edad, siendo mayor en individuos sub-adultos. El sexo de los individuos influenció únicamente la distancia volada por hora, pero este patrón de movimiento depende tanto de la estación como de la edad de los individuos.

En el segundo capítulo se comparó, mediante una revisión bibliográfica, los patrones de movimiento de los cóndores inmaduros obtenidos en el capítulo previo con los movimientos reportados para buitres inmaduros del mundo mediante el uso de telemetría satelital. De las 23 especies de buitres, solo en 8 estudiaron los movimientos de inmaduros, y principalmente en buitres del Viejo Mundo. Para las especies más estudiadas, se encontró una gran variabilidad en los patrones de movimiento, dependiendo principalmente del área de estudio. El *home range* de los inmaduros de Cóndor Andino es el más grande reportado entre las aves no migradoras. Entre otras cosas, esto podría deberse a que en algunos sitios las poblaciones de buitres quedaron muy reducidas, y ligadas a sitios con suplemento de alimento conocidos como muladares o “*vulture restaurants*”, donde la disponibilidad de alimento es parcialmente predecible, actuando como atractores del movimiento hacia esos sitios específicos.

En el tercer capítulo se evaluó cómo los patrones de movimiento de los cóndores se ven afectados por factores internos y externos. Dentro de los factores internos que pueden afectar el movimiento se estudió si alteraciones en el estado de salud limitan la capacidad de desplazamiento de los cóndores, y si estos patrones de movimiento varían dependiendo del tamaño corporal, sexo, edad y personalidad de cada individuo. Los resultados sugieren que el incremento de los valores normales de glóbulos blancos podría limitar los patrones de movimiento, y que a su vez, las aves de mayor tamaño corporal pero menor envergadura usan áreas más grandes. No se encontró un efecto de la personalidad del individuo, medida a partir de la reacción a la captura, que expliquen diferencias en los patrones de movimiento de los cóndores inmaduros. Como factores externos, se analizó si las actividades antrópicas y las características del paisaje determinan el uso del hábitat. Se encontró que los cóndores utilizan más las áreas con mayor densidad ganadera, pero alejadas de las rutas, y que las condiciones climáticas y geomorfológicas determinaron por donde se movieron estas aves. Es decir que, tanto los factores internos como externos determinaron el patrón de movimiento resultante en inmaduros de Cóndor Andino.

En el cuarto y último capítulo se evaluó el uso del espacio en función de la presencia de áreas protegidas y su utilidad como estrategia de conservación para la especie. Para ello, se evaluó la superposición entre los movimientos del cóndor y el nivel de protección de cada área. Para esto se calculó el *home range* de todos los individuos juntos, y se clasificó las áreas protegidas según el nivel de protección comparando cómo utilizan cada categoría y si prefieren o no un área en particular mediante un modelo de preferencia de hábitat utilizando un diseño de uso-disponibilidad. Los cóndores inmaduros utilizaron más sitios sin protección, lo cual es esperable considerando la gran extensión de su *home range*. Sin embargo, prefirieron utilizar las Reservas de Biósfera sobre el resto de las áreas disponibles, resaltando así la importancia de estas reservas para proteger especies como el cóndor y otros buitres cuya alimentación está relacionada con las actividades humanas.

Los resultados de esta tesis son el primer estudio sobre las decisiones de movimientos en individuos inmaduros de Cóndor Andino. Estos ayudan a interpretar y predecir las respuestas potenciales ante los cambios ambientales en distintas etapas durante su dispersión. Finalmente, esta tesis proporciona datos que mejoran la comprensión de la dinámica poblacional de la especie, generando bases a partir de las cuales se pueden mejorar las políticas de conservación para el cóndor y los ambientes que esta ave ocupa.

ABSTRACT

The dispersal process has important consequences both for individuals and populations and is essential for a complete understanding of population dynamics. During this process, individuals evaluate resources both spatially and temporarily, which is of key importance for long-lived and wide-ranging species living in changing environments, like soaring birds. The movements of individuals during dispersal behavior can be affected by internal factors (ie., health status, size, and personality) and external factors (ie., climate changes and anthropic activities). Large soaring birds perform great displacements and have extended longevity with long periods as immatures, which make them attractive for the study of movement during dispersal.

This thesis, through the study of the movement dynamics and life-history traits of immature Andean Condor (*Vultur gryphus*) individuals, evaluated how internal and external factors affect the movement decisions of this long-lived bird species during the dispersal period. The main goal of this thesis was to understand the use of space, particularly within protected areas, and to predict their responses to certain environmental changes. Also, movement patterns were compared with those reported for immature vultures in other parts of the world. This study was carried out in Northwestern Patagonia in Argentina and Chile using satellite tracking techniques.

The first chapter provided information that allows a comprehensive understanding of the movement behavior of individuals during different moments of the dispersal period. Movement patterns were studied through home range analysis, and were characterized according to their size (home range area) and use patterns (maximum and mean daily and hourly flying distances). Additionally, it was explored if these patterns differed with the age, and sex of individuals, and the season studied. A strong effect of the season was found both for the size and use patterns of the home range, being the warm season the period when birds moved the most. Also, this pattern was influenced by the age of the individuals, being higher for sub-adults. Finally, the sex of individuals influenced only the distance flown per hour, depending on the season and the age of individuals.

In the second chapter, a bibliographic review was performed to compare the movement patterns of immature Andean Condors obtained in the previous chapter, with the movement patterns reported for immature vultures around the world, through the use of satellite telemetry. The movements of immature individuals were studied in only 8 of the 23 vulture extant species, and mainly in Old World vultures. For the most studied species, an important variability in the movement patterns was found and this variability depended mainly on the study area. The immature Andean Condor's home range was the largest reported among non-migratory vultures. Among other things, this may be because in some areas vultures populations were reduced and are currently linked to places with feeding supplies known as "vultures restaurants", where food availability is partially predictable, acting as attractors of individuals to those specific places.

The third chapter studied how condors' movement patterns are affected by internal and external factors. Among the internal factors, it was studied if changes in the health status can limit the displacement ability of condors and if these movement patterns change depending on the individual's body size, sex, age, and personality. The results suggested the increase in the normal values of white blood cells could be limiting movement patterns. In addition, birds with larger body size but with smaller wingspan used larger areas. No

effect was found of individuals' personalities, measured as the reaction to capture, that explain differences in Condors' movement patterns. As external factors, it was analyzed whether anthropogenic activities and landscape characteristics determining habitat use. It was found that Condors use areas with higher livestock density more, but those away from the roads, and that climatic and geomorphological conditions largely determine where they move. This chapter showed that both internal and external factors determine the movement patterns of the immature Andean Condors.

The fourth and last chapter studied the use of space by immature individuals according to the presence of protected areas and evaluated its usefulness as a conservation strategy for the species. The overlap between the Condors' movements and the level of protection of each area was evaluated. For this, the home range of all individuals together was calculated, and protected areas were classified according to the level of protection. Then it was analyzed how immatures used each protected area in relation to its category and whether or not they preferred a particular area, using a habitat preference model through a use-availability design. Immature Condors used unprotected areas more, which are expected considering the large extent of their home range. However, they preferred to use the Biosphere Reserves over other available areas. This highlights the importance of these reserves to protect species as Andean condors and other vultures whose foraging behavior is related to human activities.

The results of this thesis are the first on the movement decisions of immature Andean Condors being of key importance for the interpretation and prediction of their potential responses to environmental changes at different stages during the dispersal period. Furthermore, it provides data that improves the understanding of the population dynamics of the species, which is fundamental for creating basic knowledge for the development and improvement of conservation policies for the Andean Condor and the environments that this bird occupies.

INTRODUCCIÓN GENERAL

Comprender el proceso de dispersión de los individuos -es decir, el movimiento de los individuos desde su lugar natal hasta el sitio donde se reproducen por primera vez- de una especie resulta importante para el entendimiento integral de la dinámica poblacional de esa especie (Clobert et al., 2009; Penteriani et al., 2011). Este proceso le permite a los individuos la evaluación espacial y temporal de los recursos, y resulta esencial para la mayoría de las especies que viven en ambientes cambiantes o que poseen una amplia área de acción (*home range*) (Ronce, 2007; Clobert et al., 2009). Debido a que los adultos y los inmaduros de una misma especie no siempre tienen los mismos requerimientos, el movimiento entre estos dos grupos etarios podría ser muy diferente (Delgado et al., 2009a; Penteriani et al., 2011). No obstante, hasta el momento los patrones de movimiento de los individuos inmaduros han sido poco estudiados en comparación con los adultos, especialmente en especies de larga vida y que realizan grandes desplazamientos (Alarcón & Lambertucci, 2018b). La escasez de información sobre el período de inmadurez puede deberse a que, por un lado, el acceso al área natal y particularmente a los nidos de algunas de estas especies es muy complicado, reduciendo así la posibilidad de marcado de individuos juveniles (Penteriani et al., 2011). Por otro lado, el intervalo de tiempo a seguir individuos inmaduros suele ser prolongado y, en general, la magnitud de los movimientos puede ser muy grande en comparación con la de los adultos por lo cual la tecnología necesaria para esto es muy reciente (Morrison & Wood, 2009; Penteriani et al., 2011). Sumado a esto, esas tecnologías de seguimiento son muy costosas, y tienen un potencial de pérdida mucho mayor en juveniles que adultos por sus comportamientos y porque suelen tener mortalidades mayores a los adultos. Por otro lado, se suele estudiar a los adultos porque permite evaluar la reproducción la cual es esencial para mantener las poblaciones sanas. Desde el punto de vista de la conservación, estudiarlos permite identificar los sitios de nidificación asegurando la viabilidad de las poblaciones. Por este motivo, las poblaciones adultas reproductivas concentran los mayores esfuerzos de seguimiento (Morrison & Wood, 2009; Penteriani & Delgado, 2009; Alarcón & Lambertucci, 2018b).

La inclusión de individuos inmaduros en estudios ecológicos los ha llevado a alcanzar un mayor entendimiento de la población y su dinámica (Penteriani & Delgado, 2009; Penteriani et al., 2011). Los estudios poblacionales en general, y en particular los análisis de viabilidad poblacional y de riesgos de extinción habitualmente ignoran las dinámicas de movimiento de los juveniles (Morrison & Wood, 2009; Penteriani et al.,

2011). Recientemente se ha reconocido a los inmaduros como elementos esenciales en la regulación de la estructura poblacional, su distribución espacio-temporal y su estabilidad. Incluso se ha resaltado que cumplirían un rol importante disminuyendo el riesgo de extinción de una población (de la Puente et al., 2011; Penteriani et al., 2011). Debido a que las áreas por donde se mueven los juveniles durante el proceso de dispersión son desconocidas, todos los esfuerzos de conservación de las especies suelen pasar por alto estas zonas (Krüger et al., 2014). La falta de información de esta porción de la población puede derivar en acciones de conservación inapropiadas o inefectivas (Penteriani et al., 2005; Oro et al., 2008; Penteriani et al., 2011). Es por ello que su estudio es importante para poder comprender de manera más integrada la dinámica de las poblaciones (Morrison & Wood, 2009; de la Puente et al., 2011; Krüger et al., 2014). En particular, a través del estudio del movimiento de los individuos inmaduros es posible evaluar varios de los factores que influyen en esta dinámica (por ejemplo, el comportamiento exploratorio; Clobert et al., 2009; Morales et al., 2010).

El proceso de dispersión se puede subdividir en tres fases secuenciales: (1) la fase de *salida*, que es cuando un individuo abandona su lugar de nacimiento; (2) la fase *errante o transitoria*, que es el período durante el cual el animal que está dispersando busca y explora nuevos sitios antes de asentarse; y (3) la fase de *asentamiento o finalización*, que es cuando un individuo se instala temporalmente en un área durante un período prolongado de tiempo o hasta que adquiere un territorio reproductivo (Bowler & Benton, 2005). Los movimientos de los individuos en las distintas fases de dispersión se ven afectados tanto por los factores externos, como por el estado interno de los mismos (Bowler & Benton, 2005; Nathan et al., 2008; Clobert et al., 2009; Delgado et al., 2010). Entre los factores externos están, por ejemplo, la estocasticidad ambiental, las variables climáticas, la geomorfología del lugar, la competencia inter e intraespecífica, el riesgo de depredación y la elección de pareja (Bowler & Benton, 2005; Mandel et al., 2008; Cote et al., 2010; Delgado et al., 2010). Ellos afectan tanto la disponibilidad de alimento como de refugio para los individuos, determinando los movimientos en búsqueda de sitios de alimentación y de descanso o protección (Van Dyck & Baguette, 2005; Lambertucci & Ruggiero, 2013). Por otro lado, entre los factores internos tanto la fisiología como la morfología de los individuos afectan sus patrones de movimiento; por ejemplo, el estado sanitario y la capacidad de vuelo debida al tamaño y forma del ala, determinan el grado de movilidad de un individuo (Delgado et al., 2010; Jachowski & Singh, 2015).

Por último, entre los factores internos que pueden afectar el movimiento la personalidad de cada individuo puede generar síndromes de dispersión diferentes, los cuales son importantes en el proceso de estructuración de la dinámica poblacional de una especie (Dingemanse et al., 2003; Delgado & Penteriani, 2008; Clobert et al., 2009; Ingley & Johnson, 2014). La personalidad es generalmente definida como diferencias consistentes en el comportamiento de los individuos (Sih & Bell, 2008; Réale & Dingemanse, 2012; Ingley & Johnson, 2014). Cuando estas diferencias son relativamente predecibles en diferentes situaciones, se dice que los animales presentan “diferencias en las personalidades” (Dingemanse et al., 2010; Réale & Dingemanse, 2012). De este modo, al observar a un individuo que expresa un tipo de comportamiento podemos predecir cómo se comportará para otro rasgo (Réale & Dingemanse, 2012). Durante el período de dispersión los animales se ven expuestos a numerosas situaciones, sobre todo en aquellas especies que se mueven grandes distancias y por ambientes muy cambiantes, los cuales pueden llegar a ser muy hostiles (Bowler & Benton, 2005; Clobert et al., 2009; Bonte et al., 2012). Los individuos con diferentes tipos de personalidades pueden moverse de manera diferente, enfrentando a las situaciones de riesgo de diferente manera (Réale & Dingemanse, 2012; Wey et al., 2015; Spiegel et al., 2017). Comprender estas diferencias resulta útil para predecir los patrones de dispersión, la selección de hábitat, el uso del espacio, la historia de vida, la alimentación y la estructura de la comunidad entre otros (Réale & Dingemanse, 2012; Ingley & Johnson, 2014; Spiegel et al., 2017). Por lo tanto, el estudio de las personalidades es una herramienta importante en la interpretación de los procesos de dispersión y de la ecología de una especie.

Existen varias características que hacen que una especie pueda ser utilizada como un buen modelo de estudio en investigaciones que relacionen fases de dispersión, la ecología espacial y los patrones de movimiento. Algunas de estas son: realizar grandes desplazamientos, poseer una longevidad extendida con períodos de inmadurez prolongados, contar con densidades poblacionales altas y ser relativamente conspicua (ver por ejemplo: Mandel et al., 2008; Margalida et al., 2013; Penteriani et al., 2015). Es por eso que en esta tesis se evaluó cómo el estado interno de los individuos y los factores externos afectan en las decisiones de movimiento de inmaduros de Cóndor Andino (*Vultur gryphus*) una especie que cuenta con varias de las características mencionadas (del Hoyo et al., 1994; Lambertucci et al., 2014). Su extrema longevidad (más de 70 años en cautiverio), baja tasa reproductiva (1 cría cada 2 años), largos períodos de inmadurez

(hasta 6 años) y el largo período de dependencia de sus progenitores (> 1 año), son algunas de sus características biológicas y ecológicas particulares (Lambertucci, 2007; Lambertucci & Mastrantuoni, 2008), las cuales acentúan su valor como especie modelo en esta clase de estudios. Esta tesis permitirá, mediante el análisis de las decisiones de movimiento durante el período de dispersión, una mayor comprensión de la dinámica poblacional de la especie, la cual debería ser considerada para mejorar las medidas de conservación de la especie. Además, aportará información sobre los ambientes que son relevantes para la conservación de la especie, considerando si ya cuentan o no con algún grado de protección.

OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS:

El objetivo general de esta tesis es estudiar los patrones de movimiento y cómo estos se pueden ver afectados por los factores tanto internos como externos, para comprender el uso del espacio y en particular de las áreas protegidas de individuos inmaduros de una especie de ave de larga vida durante el período de dispersión. A su vez, se busca comparar estos patrones de movimiento con los reportados para buitres inmaduros del mundo.

La hipótesis general de esta tesis es que el compromiso entre el estado interno (ej. estado de salud y la forma del cuerpo de los animales), las características del ambiente (ej. clima, altitud y actividades antrópicas), la edad y el sexo de los individuos, determina el uso del hábitat de los inmaduros de Cóndor Andino debido al comportamiento exploratorio innato, a la experiencia dada por la edad y a la competencia entre sexos. Una segunda hipótesis es que las Reservas de Biósfera aumentan la superficie de las áreas protegidas y se convierten en áreas de gran importancia para los cóndores inmaduros, ya que protegen las tierras que incluyen las actividades humanas como la ganadería sostenible de la cual se alimentan los cóndores.

A lo largo de la tesis y, mediante el análisis de la dinámica del movimiento y los rasgos de historia de vida se busca comprender los patrones de movimiento de individuos inmaduros de Cóndor Andino, para predecir sus respuestas ante determinados cambios en el ambiente. En el capítulo I se describen los patrones de movimiento durante el período de dispersión de los inmaduros a partir de variables descriptivas, como por ejemplo el área de acción y las distancias de vuelo. En el capítulo II se comparan los patrones de movimiento

de los inmaduros de Cóndor Andino con los movimientos reportados para inmaduros de otros buitres del mundo. En el capítulo III se interpreta cómo los patrones de movimiento de los cóndores son afectados por factores internos (ej. parámetros bioquímicos, plomo y diferencias en personalidades) y externos (ej. disponibilidad de alimento y clima). En el capítulo IV se estudia el uso del espacio por los inmaduros y se determina cómo utilizan las áreas protegidas evaluando su utilidad como estrategia de conservación para la especie. Finalmente, en la sección de síntesis se resumen los principales resultados y se discute las implicancias. A continuación, se describe el marco de estudio y los aspectos metodológicos comunes a toda la tesis.

MARCO DE ESTUDIO Y MÉTODOS GENERALES:

Área de estudio

Esta tesis se llevó a cabo en el noroeste de la Patagonia de Argentina y Chile (Fig. 1). No obstante, el área específica fue determinada por los patrones de movimiento de las aves marcadas que cubrieron una gran parte de la Patagonia Andina, incluyendo las provincias de Mendoza, Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz en Argentina, y las regiones del Maule, Araucanía, Los Lagos y Aisén en Chile (33-50.5°S / 68-72.5°O). Las características principales de este ambiente están determinadas por la presencia de la Cordillera de los Andes (Paruelo et al., 1998). De Norte a Sur, la Cordillera actúa como una barrera topográfica para las masas de aire húmedas que se originan en el Océano Pacífico, dando lugar a una variedad de fenómenos climáticos a escala regional y local. Esto genera que las grandes masas de aire húmedo se concentren principalmente del lado chileno, mientras que hacia el lado argentino de la Cordillera los vientos comienzan a ser más secos y calientes (Paruelo et al., 1998). Además, debido a que las masas de aire provenientes del Océano Pacífico se encuentran con la gran barrera que generan las altas montañas, dispuestas de forma paralela a la costa del Océano, se genera un fuerte gradiente de precipitaciones de Oeste-Este a lo largo de la región, siendo predominantes del lado chileno (Barros et al., 1983; Paruelo et al., 1998). Este patrón de precipitaciones facilitó la formación de un gradiente que va desde la línea costera en Chile al Oeste, a través de los bosques húmedos valdivianos al pie de la cordillera, cruzando los ambientes de alta

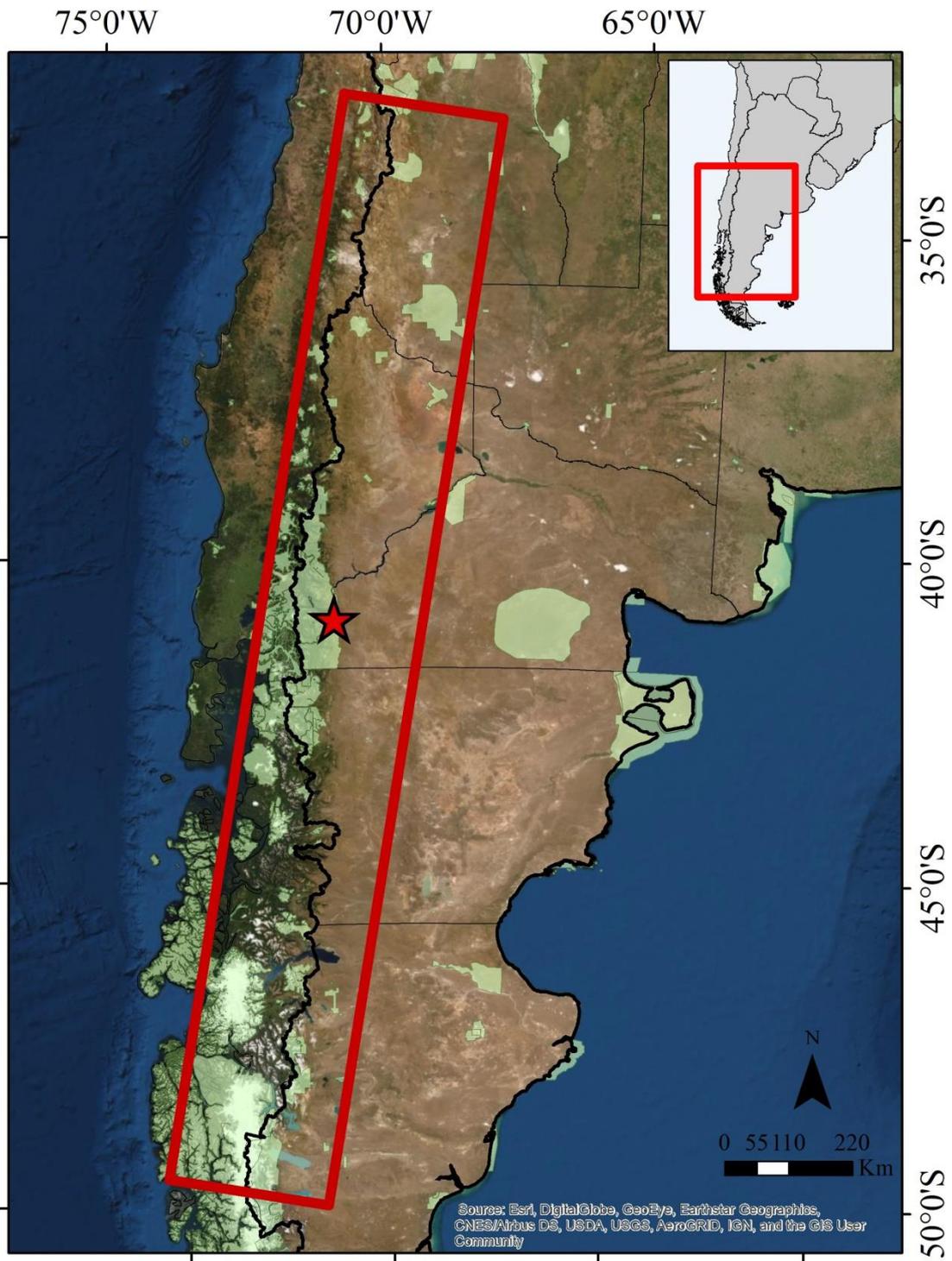


Figura 1: Localización del área de estudio marcada con el rectángulo rojo. El área comprende la porción cordillerana de la Patagonia en las provincias de Mendoza, Neuquén, Río Negro, Chubut y Santa Cruz en Argentina. Y las regiones del Maule, Araucanía, Los Lagos y Aisén en Chile. En verde se muestra la delimitación de las áreas protegidas; la estrella en rojo se muestra la ubicación del sitio de muestreo en la estancia “El Cóndor” donde se realizaron las capturas de los individuos monitoreados en la tesis.

montaña y bosques templados, hasta la zona de pasturas y estepas arbustivas al Este (Paruelo et al., 1998).

La Cordillera de los Andes está ubicada por todo el Oeste de América del Sur y posee alturas que promedian los 4000 m.s.n.m. En el área de estudio, a lo largo de la cordillera predomina el Bosque Andino Patagónico. Este cordón montañoso se vuelve más plano hacia el Este convirtiéndose primero en un área de transición o “ecotono” entre las distintas ecorregiones. Luego incluye las ecorregiones de Monte en la distribución más al Norte, y la Estepa Patagónica en la distribución Sur (Paruelo et al., 1998; Dinerstein et al., 2017). La Patagonia es considerada una región de clima templado, o frío-templado, con una fuerte predominancia de vientos del Oeste, que pueden alcanzar velocidades medias anuales de entre 15 y 22 km/h, siendo mayores las velocidades en los meses cálidos (entre septiembre y enero) y menores durante el invierno (Beltrán, 1997; Paruelo et al., 1998).

Dada la retracción poblacional que la mayoría de las especies herbívoras nativas han sufrido, los cóndores comúnmente utilizan las áreas más planas del ecotono y la estepa para alimentarse de ganado doméstico (principalmente ovejas y vacas) y de herbívoros silvestres (liebres y ciervos) (Lambertucci et al., 2009). La sobre-explotación de la fauna marina por parte de los humanos en la costa chilena, ha contribuido a los cambios en la dieta del Cóndor Andino, ya que se redujo drásticamente la disponibilidad de presas tales como los mamíferos marinos. La predominancia de bosques valdivianos con vegetación cerrada en el Oeste de la Cordillera de los Andes, sumada a la baja disponibilidad de alimento, hizo que los cóndores dejaran de alimentarse en esas áreas (Lambertucci et al., 2018). Por su parte, la zona montañosa entre Chile y Argentina es utilizada principalmente como sitios de descanso o nidificación (Lambertucci et al., 2014 & 2018).

El área de estudio incluye zonas con distintos grados de protección. Las áreas protegidas de mayor jerarquía están representadas por Parques Nacionales, y Reservas tanto nacionales como provinciales y municipales. Estas, se concentran a lo largo de la cordillera, protegiendo principalmente las zonas de bosques sub-Antárticos. Las áreas protegidas presentan numerosos acantilados que son utilizados por el cóndor como nidos o dormitorios. A pesar de la presencia de áreas protegidas, solo el 4% del Monte y la Estepa está protegida, siendo que menos del 1% corresponde a áreas de protección estricta como son los Parques Nacionales (Brown et al., 2006). Mientras que, en la zona de bosque en la Cordillera de los Andes, el 10% en Chile y el 34% en Argentina está protegido (Lara et al.,

1996; Brown et al., 2006). Por otro lado, en los últimos años se han creado en la Patagonia dos Reservas de Biósfera, la “Reserva de Biósfera Andino Norpatagónica” y la “Reserva de Biósfera Bosques Templados Lluviosos de los Andes Australes”. Las cuales son zonas compuestas por diversos ecosistemas e incluyen una o más áreas protegidas por la UICN, y las zonas de transición entre estas, las cuales son reconocidas por el Programa del Hombre y la Biósfera de la UNESCO (UNESCO, 1996). El área de estudio incluye estas dos grandes Reservas de la Biósfera, las cuales han incrementado en más de un 10% el paisaje protegido de la estepa patagónica (RBANP, 2007).

Especie de estudio

En esta tesis se estudiaron individuos inmaduros de Cóndor Andino. Esta ave pertenece a la familia Cathartidae junto con el Cóndor Californiano (*Gymnogyps californianus*), el Jote Real (*Sarcoramphus papa*), el Jote de Cabeza Colorada (*Cathartes aura*), el Jote de Cabeza Amarilla chico (*Cathartes burrovianus*), el Jote de Cabeza Amarilla grande (*Cathartes melambrotus*) y el Jote de Cabeza Negra (*Coragyps atratus*) en América (del Hoyo et al., 1994). Los registros paleontológicos de la especie indican que durante el Plioceno había representantes del género *Vultur* en la provincia de Buenos Aires en Argentina, y que incluso alcanzaron la costa atlántica durante el Pleistoceno (Cuello, 1988).

Actualmente, el Cóndor Andino se distribuye a lo largo de la Cordillera de los Andes, entre Venezuela y Tierra del Fuego e Islas de los Estados en el Sur de Argentina y Chile, y se extiende a las zonas bajas adyacentes (Ferguson-Lees & Christie, 2001; Lambertucci, 2007). Esta especie está considerada a nivel mundial como Cercana a la Amenaza (“*Near Threatened*”) y está incluida en el Apéndice I de CITES (Birdlife International, 2017). A lo largo de su distribución, las poblaciones enfrentan distintos grados de conservación, siendo las poblaciones del Norte las que presentan estados más críticos (Lambertucci, 2007) mientras que, en Argentina donde están las poblaciones más grandes (Lambertucci, 2010) esta especie esta categorizada como Amenazada (MAyDS & AA, 2017). Las causas de la reducción en el número de cóndores son directa o indirectamente de origen antrópico, y se destacan el envenenamiento con plomo y cebos tóxicos, la caza directa y la colisión con tendidos eléctricos, entre otros (Lambertucci,

2007; Lambertucci & Speziale, 2009; Lambertucci et al., 2011; Wiemeyer et al., 2017; Alarcón & Lambertucci, 2018a).

El Cóndor Andino está entre las aves voladoras más grandes del mundo, y presenta un marcado dimorfismo sexual (Fig. 2), siendo los machos adultos hasta un 50% más grandes que las hembras juveniles. Un macho adulto puede alcanzar una envergadura de 3 m y un peso de 16 kg, en tanto que las hembras adultas promedian los 11 kg (del Hoyo et al., 1994; Alarcón et al., 2017). Además del tamaño, otra clara diferencia morfológica entre sexos es la presencia de una cresta en los machos (del Hoyo et al., 1994). Otra característica que permite identificar entre sexos, pero que se diferencia solo al alcanzar la edad adulta, es la coloración del iris, siendo marrón en los machos, y rojo en las hembras. Al igual que en la mayoría de las aves, las diferencias etarias se manifiestan principalmente en la coloración del plumaje (Ferguson-Lees & Christie, 2001). Durante los primeros meses de vida el pichón tiene un denso plumón marrón claro, que luego se va oscureciendo. A partir de los tres meses de vida empiezan a aparecer las verdaderas plumas (cobertoras, remeras y timoneras), estas permanecen de color marrón durante la etapa juvenil, es decir hasta los 3 años de edad aproximadamente. Entre el tercer y cuarto año los individuos pasan a ser sub-adultos. A partir de esta edad, las mudas sucesivas incorporan tonalidades blanco-grisáceas en el cuello y en la parte dorsal de las alas, y al mismo tiempo el resto del plumaje se va a oscureciendo. A partir del sexto año, momento en el cual adquieren la madurez sexual, comienzan a adquirir la coloración característica de los adultos. Es decir, con plumas del collar y la parte dorsal de las alas de color blanco, que se distinguen del color negro del resto del plumaje (Wallace & Temple, 1988; Ferguson-Lees & Christie, 2001).



Figura 2: Diferencias entre sexos y edades. (A) hembra juvenil, (B) macho juvenil, (C) hembra sub-adulta, (D) macho sub-adulto, (E) hembra adulta, (F) macho adulto.

Al ser una especie voladora de gran tamaño posee restricciones en el uso del espacio, ya que necesita de condiciones ambientales específicas que le permitan volar sin realizar grandes gastos energéticos, aprovechando principalmente la energía provista por el ambiente en forma de corrientes ascendentes convectivas (“térmicas”) y de vientos de ladera (“dinámicas”) para desplazarse (Shepard et al., 2011 & 2013; Shepard & Lambertucci, 2013). Incluso presenta serias dificultades para remontar vuelo en terrenos con poca pendiente o cuando las condiciones de vuelo (térmicas o dinámicas) no son las adecuadas (Pennycuik & Scholey, 1984; Donázar et al., 1999). Sin embargo, tiene capacidades de desplazamiento muy grandes, que pueden cubrir varias regiones, siendo el máximo *home range* estimado en un adulto de 77.309 km² (Alarcón, 2016), incluso realizan movimientos diarios entre dos países (Lambertucci et al., 2014; Pavez, 2014). El Cóndor Andino es una especie de ave carroñera obligada, que se alimenta principalmente de carroñas de mamíferos (del Hoyo et al., 1994). Dada la retracción poblacional que sufrieron la mayoría de las especies de herbívoros nativos terrestres particularmente en Patagonia, las poblaciones de Cóndor Andino actualmente tienen como principal fuente de alimentación al ganado doméstico y otras especies silvestres exóticas que han remplazado a la fauna nativa, como por ejemplo el ciervo colorado y la liebre (del Hoyo et al., 1994; Lambertucci et al., 2009 & 2018).

Estas aves muestran un comportamiento social complejo. Los individuos se reúnen en dormideros comunales, comúnmente llamados “condoreras”, que son roquedales de pendiente abrupta con repisas donde las aves se perchan y son utilizadas como sitios de descanso diurno y pernocte, y para protegerse de las inclemencias del clima y de los depredadores (Lambertucci et al., 2008; Lambertucci & Ruggiero, 2013). Un mismo dormidero comunal puede alojar decenas de individuos de todas clases de edad y sexo, y su uso varía dependiendo de la estación y del clima (Lambertucci et al., 2008; Lambertucci & Ruggiero, 2013). Entre los individuos se establecen marcadas jerarquías por sexo y edad, que suelen ser dominadas por los machos adultos, lo que resulta en patrones asimétricos de uso de hábitat y explotación de los recursos (Wallace & Temple, 1988; Donázar et al., 1999). Si bien son gregarios al momento de pernoctar y forrajear, los cóndores no crían comunalmente, y generalmente los nidos están separados de los dormideros (del Hoyo et al., 1994). Las tasas de mortalidad suelen ser bajas, en particular en adultos (Wallace y Temple 1988). A su vez, su estrategia reproductiva es una de las más lentas que existen ya que pone un solo huevo cada dos años, las crías permanecen

dentro del nido hasta los 6 meses y pueden estar junto a sus padres en la zona del nido hasta los 15 meses de vida (Lambertucci, 2007, Lambertucci & Mastrantuoni, 2008, Lambertucci & Speziale, 2009). En Patagonia, el ciclo reproductivo comienza durante los meses de invierno y finaliza hacia el verano del año siguiente (Lambertucci & Mastrantuoni, 2008). Estos individuos continúan como inmaduros hasta los 6 años (Lambertucci, 2007).

Captura de ejemplares y colocación de transmisores

Se capturaron un total de 26 individuos inmaduros de Cóndor Andino (14 hembras y 12 machos) en estado silvestre, de un rango etario que varía entre más de 1 año y los 5 años de vida. Todos los individuos fueron capturados en la estancia “El Cóndor”, a unos 20 km de la ciudad de Bariloche (41°11'S, 71°4'O) provincia de Río Negro (Fig. 1), mediante el uso de redes de cañón (Fig. 3). Esta técnica consiste en desplegar una red con control a distancia por encima de las aves al momento que se encuentran en el suelo. En este caso, se utilizó una red de 13 x 18 m y ovejas faenadas como cebo para las aves (Fig. 3). Para capturar el total de las aves incluidas en esta tesis se realizaron 11 eventos de capturas en 4 años diferentes, durante la primavera de 2011 se realizó una captura, 5 en 2013, 2 en 2014 y 3 en 2018. Todos los procedimientos fueron debidamente autorizados por la Secretaría de Medio Ambiente de la Provincia de Río Negro (Exp. 132730-DF-2010, Disposición N° 018/13 y 018/16).

Posteriormente a la captura, las aves fueron monitoreadas por médicos veterinarios para comprobar el estado de salud del animal. Además, se le realizaron los siguientes procedimientos: 1) Auscultamiento, electrocardiograma, y toma de muestras biológicas (sangre, hisopados y plumas) a cargo del equipo de veterinarios; 2) determinación del sexo, edad y registro de medidas morfométricas (ej. peso y envergadura), 3) colocación de transmisores satelitales (Fig. 4), posteriormente las aves fueron liberadas en el mismo sitio de captura (Fig. 5). Todas las aves respondieron de manera adecuada a los procedimientos realizados, siendo que el proceso de manipulación de cada ave fue de 30 min.



Figura 3: Secuencia de captura: (A) preparación de la red de cañón, (B) trampa y cebo listos para iniciar un evento de captura, (C) cóndores y jotes alimentándose de la carroña momentos antes de la captura, (D) equipo recuperando las aves capturadas.



Figura 4: Secuencia de trabajo en el campo (A) monitoreo del estado de cada ave por parte del veterinario, en este caso realización de un electrocardiograma, (B) toma de medidas morfométricas de cada animal, en este caso envergadura, y (C) colocación de transmisores satelitales.



Figura 5: Hembra sub-adulta liberada en el sitio de captura, volando con el transmisor en la espalda.

Durante las temporadas de captura de los años 2013 y 2014, un total de 17 individuos fueron equipados con transmisores 100-g solar GPS-GSM CTT de la firma NorthStar Science and Technology - VektorTek LLC (<https://www.northstarst.com/>). En estas mismas temporadas, un total de 4 individuos fueron equipados con transmisores 90-g solar CTT[®]-1090 GPS-GSM de la firma “Cellular Tracking Technologies” (<http://celltracktech.com>). Mientras que en 2018 los 5 individuos restantes, fueron equipados con transmisores 75-g solar CTT[®]-1000-BT3-Series GPS-GSM 3rd Gen (Cellular Tracking Technologies). Todos los dispositivos son abastecidos por un panel solar, tienen un peso de entre 75 y 100 gramos dependiendo de la tecnología (<1% del peso del ave) y se fijan a la espalda del ave mediante un arnés de teflón (Fig. 3). Dicha tecnología utiliza la red de telefonía celular para transmitir la posición geográfica, velocidad y altura (obtenidas por el GPS -*Global Positioning System*) a la cual se encuentra el animal en intervalos de 15 minutos durante el período del día con presencia de luz solar. Para cada posición registrada, esta tecnología además provee información sobre la fecha, la hora, la localización (latitud y longitud), el ángulo de giro (únicamente los equipos de la empresa NorthStar-VektorTek), la altitud (m.s.n.m.) y la velocidad (km/h)

con la que se desplaza el individuo. Esta información se registra independientemente de que el animal se encuentre dentro o fuera de las áreas de cobertura celular, pero es descargada sólo cuando el animal se encuentra dentro de una de ellas. A su vez, cada dato registrado presenta un valor de precisión basado en el factor de precisión de dilución horizontal o HDOP (*horizontal dilution of precision*). Únicamente los valores de HDOP menores que 10 fueron sugeridos como adecuados por los fabricantes. Por último, la información fue transmitida a través del sistema GSM (*Global System for Mobile communications*) del que dependen las redes de telefonía móvil. La información obtenida por cada uno de los transmisores fue automáticamente cargada a servidores remotos a los cuales se accedió a través de una página Web.

Es importante aclarar que hasta el momento de la redacción de esta tesis solo los transmisores colocados durante el año 2018 continúan transmitiendo datos, los demás transmisores dejaron de trabajar en diferentes momentos (Tabla 1). Es por ello que el período de monitoreo, es decir el lapso de tiempo en que los transmisores de cada ave enviaron datos, difiere entre los individuos. Debido a que la tecnología utilizada envía datos cuando hay señal de GSM, una vez que el transmisor dejó de funcionar si lo hizo en un área sin cobertura (que son las más comunes en la zona) no se pudo detectar si la falta de información corresponde a fallas internas de los transmisores, a la pérdida del dispositivo o a la muerte del animal. Sin embargo, en otros estudios de telemetría se han reportado frecuencia con errores similares (Hofman et al., 2019).

Tabla 1: Detalles de los inmaduros de Cóndor Andino marcados. Se reporta la identificación de cada individuo (ID), transmisor utilizado, fecha de captura y de última conexión del transmisor satelital

ID	Transmisor	Fecha de Captura	Fecha última conexión
CT4072	CTT [®] -1090	06/12/2011	15/03/2016
NT113CZS	NT-VKT	26/10/2013	13/11/2013
BPAZIT	NT-VKT	26/10/2013	03/12/2013
CT8654	CTT [®] -1090	26/10/2013	02/01/2014
DCJ0MT	NT-VKT	26/10/2013	07/04/2016
VFE3F9	NT-VKT	29/10/2013	05/11/2013
U0MLYR	NT-VKT	29/10/2013	17/12/2015
RK2GX6	NT-VKT	02/11/2013	04/12/2013
TWFXZJ	NT-VKT	02/11/2013	16/01/2014
N6M1M6	NT-VKT	02/11/2013	20/04/2014
O4WOMJ	NT-VKT	02/11/2013	14/01/2017
IHWEY8	NT-VKT	04/11/2013	02/01/2014
CT9563	CTT [®] -1090	04/11/2013	06/06/2015
JA5W9H	NT-VKT	18/12/2013	30/12/2013
TP1PYG	NT-VKT	18/12/2013	08/01/2014
BM27B3_a	NT-VKT	18/12/2013	15/01/2014
NT12VG3Y	NT-VKT	18/12/2013	19/01/2014
CT9058	CTT [®] -1090	19/01/2014	16/03/2014
BM27B3_b	NT-VKT	14/11/2014	06/07/2016
VHSRLQ	NT-VKT	19/11/2014	04/12/2014
BLANCA	CTT [®] -1000-BT3-Series	13/01/2018	continúa transmitiendo
CHITA	CTT [®] -1000-BT3-Series	13/01/2018	continúa transmitiendo
HECTOR	CTT [®] -1000-BT3-Series	13/01/2018	continúa transmitiendo
PEPO	CTT [®] -1000-BT3-Series	25/01/2018	continúa transmitiendo
TOTO	CTT [®] -1000-BT3-Series	27/01/2018	continúa transmitiendo

CAPÍTULO I

Diferencias en el área de acción entre temporadas, sexo y edades durante el período de dispersión en una especie carroñera de larga vida



Gonzalo Iguaqui

INTRODUCCIÓN

Conocer cómo las especies se mueven ha sido uno de los principales objetivos de estudios ecológicos en los últimos años, principalmente porque estos estudios son fundamentales para el diseño de estrategias de manejo y conservación adecuadas de las especies (Nathan et al., 2008; Fraser et al., 2018). El movimiento de los individuos es una característica esencial en la vida de los animales que subyace a muchos procesos ecológicos que pueden estar actuando a múltiples escalas, tanto espaciales como temporales (Nathan et al., 2008; Morales et al., 2010). Gracias a los avances en las tecnologías de rastreo y a la incorporación del estudio del movimiento en las investigaciones sobre la biodiversidad, el entendimiento sobre cómo las especies utilizan el espacio ha incrementado notablemente, mejorando así nuestra percepción con respecto a que hábitats son importantes para los animales de vida silvestre, especialmente para las especies que tienen grandes áreas de acción (Penteriani & Delgado, 2009; Penteriani et al., 2011). Sin embargo, dentro de la misma especie puede haber diferencias en el uso del espacio según la etapa de la vida (Krüger et al., 2014; Margalida et al., 2016).

El uso del espacio puede variar espacial y temporalmente, dependiendo del momento del año (estacionalidad), el sexo y la edad de los individuos (Morrison & Wood, 2009). De esta manera, conocer cómo estos factores afectan el comportamiento de movimiento podría resultar clave para el diseño de estrategias de conservación adecuadas (Morrison & Wood, 2009; Penteriani et al., 2011). Por ejemplo, durante el período de dispersión en aves los individuos inmaduros pueden viajar distancias más largas que los adultos (Péron & Grémillet, 2013; Krüger et al., 2014) atravesando diferentes paisajes, explorando continuamente nuevas áreas en busca de recursos, como pueden ser sitios donde descansar y alimentarse, lo que los expone a múltiples riesgos tales como la persecución directa (Ogada et al., 2012) o el envenenamiento (Oaks et al., 2004; Wiemeyer et al., 2017; Alarcón & Lambertucci, 2018a). Para mitigar estas amenazas y proteger de manera adecuada a una especie es necesario conocer cómo los individuos utilizan el espacio. Sin embargo, debido a la falta de conocimiento sobre el proceso de dispersión en inmaduros (ver detalles en la introducción general), los esfuerzos de conservación de las especies se focalizan principalmente en las áreas reproductivas, y suelen pasar por alto las áreas que utilizan los individuos dispersantes (Morrison & Wood, 2009; Penteriani & Delgado, 2009; Penteriani et al., 2011). Es por eso, que comprender el comportamiento de

movimiento de esta porción de la población puede jugar un rol fundamental en el desarrollo de estrategias de conservación poblacionales efectivas, especialmente en especies que pasan mucho tiempo como inmaduros explorando nuevas áreas, hasta alcanzar la edad reproductiva.

Debido al gran potencial de las nuevas tecnologías de seguimiento satelital, las especies que presentan grandes capacidades de desplazamiento, atravesando diferentes paisajes, que son longevas y presentan largos períodos de inmadurez, con grandes tamaños corporales, sumado a ser conspicuas y de gran interés para la conservación, han sido uno de los principales focos de estudio en investigaciones de ecología del movimiento (ver por ejemplo, Mandel et al., 2008; Margalida et al., 2013; Alarcón & Lambertucci, 2018b). Es por esto que en las últimas décadas gran parte de las investigaciones en ecología de movimiento se han focalizado principalmente en el estudio de los buitres y cóndores (Alarcón & Lambertucci, 2018b). Sin embargo, proteger especies que tienen rangos de acción muy amplios es un gran desafío, principalmente debido a la falta de información de la población en su conjunto (Penteriani et al., 2011). De hecho, de las 23 especies vivientes de buitres alrededor del mundo, solo existe información para 14 de ellas acerca de cómo se mueven, de las cuales solo 8 especies incluyen a los individuos inmaduros como parte de sus estudios. Además, la mayor parte de estas investigaciones fueron realizados en especies de buitres del Viejo Mundo (Alarcón & Lambertucci, 2018b), y poco se sabe sobre la ecología del movimiento en buitres del Nuevo Mundo.

El Cóndor Andino es un ave carroñera de gran tamaño, considerada a nivel mundial como “cercana a la amenaza”, sin embargo, está declinando en algunas partes de su distribución (Birdlife International, 2017). A pesar de ser una especie de especial interés para la conservación, hasta el momento no hay conocimiento suficiente sobre los patrones de movimiento de inmaduros de Cóndor Andino como para ser incluidos en las estrategias de conservación. Por lo tanto, el objetivo de este capítulo es proveer una comprensión integrada del comportamiento de movimiento de los cóndores inmaduros a lo largo de diferentes momentos del período de dispersión. La hipótesis general de este capítulo es que los patrones de uso del espacio de individuos inmaduros varían entre las estaciones cálidas y frías, debido al inicio de la temporada reproductiva en adultos, y esa variabilidad en la dispersión queda determinada por las jerarquías entre edades y sexos. Se predice que los individuos sub-adultos van a presentar mayores tamaños del *home range* y mayores distancias de vuelo que los individuos juveniles, siendo más marcada esta diferencia

durante la temporada cálida ya que, al ser percibidos como posibles competidores, los individuos sub-adultos serían expulsados de los mejores sitios por los adultos, mientras los juveniles no son tan relegados del grupo por no representar una competencia directa durante ese período. A su vez, debido a la marcada jerarquía entre sexos, los machos sub-adultos van a ser desplazados de los mejores sitios, presentando así mayores desplazamientos que las hembras en búsqueda de sitios donde alimentarse y pernoctar.

Para desarrollar este capítulo se utilizó información proveniente de individuos marcados con transmisores satelitales durante diferentes estaciones. Se estudió el movimiento de 26 cóndores entre los años 2011 y 2019, y se describió el tamaño y el uso (es decir, distancias diarias y por hora) del *home range* de los individuos, y se analizó si estos parámetros diferían con la edad (juvenil o sub-adulto), el sexo y época del año (temporadas cálidas o frías). Además, se comparó estos resultados con la información obtenida en estudios previos para adultos de la misma especie en la misma área de estudio.

MÉTODOS

Procesado de datos:

Para este capítulo se obtuvo un total de 247.169 localizaciones de GPS de los 26 individuos marcados, desde el momento en que cada animal fue liberado hasta el 1 de Julio de 2019, o hasta que el transmisor dejó de funcionar. Debido a que los transmisores fallaron en diferentes momentos, el tiempo de monitoreo varía entre los animales (Apéndice 1.1). Por lo tanto, para estandarizar el intervalo de tiempo entre localizaciones de GPS sucesivas, y utilizar intervalos comparables con la información publicada en adultos de Cóndor Andino y de otras especies de buitres del mundo, se utilizó un subconjunto del set de datos completo que incluía sólo la primera localización de GPS para cada hora.

Para los análisis espaciales se proyectaron las localizaciones de GPS al sistema de coordenadas UTM (WGS-1984 UTM Zona 19S) para ser utilizadas tanto en el software R v.3.6.0 (R Core Team, 2019) como en ArcGis v.10.3 (ESRI, Inc. USA). Para los análisis temporales, se separó la información obtenida para cada individuo por mes y por año. En base a eso, se realizó una combinación de cálculos del área de acción para cada uno de los meses. Para garantizar que el set de datos por mes para cada individuo cubriera el rango

completo del comportamiento de las aves marcadas, se consideró el valor promedio de las localizaciones a la cual los individuos alcanzaron más del 75% del máximo *home range* estimado para cada grupo etario, considerando el sexo y la estación (ver detalle Tabla 1.1). Por lo tanto, para los análisis que incluyen comparaciones estacionales se utilizaron únicamente los valores estimados de *home range* de aquellos meses e individuos que registraron el valor mínimo de localizaciones de GPS correspondiente a cada edad, sexo y estación (Tabla 1.1). O sea se buscó que se alcanzara el valor cercano a la asíntota del *home range* en un mes entero (Apéndice 1.1). Además, para los análisis temporales en base al número de horas de luz diarias, se realizó una comparación entre dos estaciones: “Cálida” (1 de octubre a 31 de marzo) y “Fría” (1 de abril a 31 de septiembre). Por lo tanto, cada uno de los valores de los *home range* mensuales estuvo asociado a una temporada (Tabla 1.1.).

Tabla 1.1: Detalle del valor promedio necesario para alcanzar la asíntota del *home range* dependiendo de la edad, el sexo y la temporada de los individuos.

Edad	Sexo	Temporada	Número localizaciones
Juvenil	Macho	Cálida	> 100
		Fría	> 100
	Hembra	Cálida	> 100
		Fría	> 100
Sub-Adulto	Macho	Cálida	> 182
		Fría	> 100
	Hembra	Cálida	> 209
		Fría	> 152

Tamaño del Home range:

Para describir el área de acción total y mensual de los inmaduros de Cóndor Andino marcados, se ajustó una combinación de estimadores de *home range* utilizando el total de las localizaciones de GPS obtenidas para cada individuo, y los subconjuntos de localizaciones de cada individuo para cada mes (Fieberg & Bo, 2012; Walter et al., 2015). En cada caso se consideró la edad, el sexo y la estación del año. Los estimadores de *home range* se basaron en Polígonos Convexos Mínimos (MCPs – *Minimum Convex Polygons*)

del 100%, el cual abarca todas las localizaciones de GPS obtenidas por el individuo. Si bien se ha visto que el MCP tiende a sobreestimar el área real ocupada por un individuo, este método proporciona una estimación de las zonas donde un individuo exploró, pero también del área de alimentación total. Además, hasta el momento es el estimador más comúnmente usado en estudios de movimiento animal, facilitando así la comparación con otras especies (Laver & Kelly, 2008; Powell & Mitchell, 2012). También se estimaron contornos de volumen del 99%, 95% y 50%, mediante Estimadores de Densidad de Kernel (KDE – *Kernel Density Estimators*), para calcular el área total utilizada (99%), la mayoría de las áreas del *home range* (95%) y las áreas centrales de uso intensivo (50%). Para determinar los contornos del kernel se utilizó una grilla de tamaño de 10.000 m de lado, mientras que el factor de suavizado (*h - smoothing parameter*) utilizado fue de 7.000 siguiendo los criterios *ad hoc* sugeridos por Laver, (2005). Todas estas estimaciones fueron realizadas utilizando los paquetes “adehabitatHR” y “rgdal” en R (R Core Team, 2019).

Uso del home range

Para cuantificar la extensión de los movimientos de los inmaduros de Cóndor Andino, se determinó la distancia recorrida en intervalos de tiempo de una hora para cada una de las aves marcadas. Las distancias por hora fueron calculadas como la distancia en línea recta entre dos puntos sucesivos, separadas entre sí por un intervalo de tiempo de una hora en un mismo día. Las distancias diarias fueron calculadas como la sumatoria de las distancias de todas las localizaciones por hora consecutivas en un mismo día para cada individuo. Para los análisis se consideraron únicamente los días que tuvieron al menos un 75% de las localizaciones por hora con respecto al máximo de horas de luz por día. Para las temporadas cálidas, el máximo de horas de luz por día es de 16 horas, mientras que en las temporadas frías es de 12 horas (Alarcón et al., 2017). Por lo tanto, en la temporada cálida, sólo se consideraron los días en los cuales hubo al menos 12 localizaciones en un mismo día, mientras que en la temporada fría se consideraron únicamente los días que alcanzaron al menos unas 9 localizaciones en un mismo día.

Análisis estadísticos

El *home range* mensual de un animal puede variar por múltiples factores tanto externos (como diferencias en las precipitaciones anuales o diferencias en las temperaturas medias), como intrínsecos del animal. Por ello, se realizaron estimaciones del *home range* por mes, y se trabajó con el conjunto de estimaciones mensuales agrupado por estación, con el objetivo de observar si hay un efecto de la temporada, el sexo, la edad, o una combinación de estas variables en el uso del espacio. Como se mencionó anteriormente, los transmisores fallaron en diferentes momentos, lo que generó gran variabilidad de datos entre individuos, e incluso dentro de un mismo individuo en diferentes momentos del año. Por este motivo, en algunos individuos no se obtuvo información suficiente para alcanzar la asíntota del *home range* mensual y, por ende, estos no fueron considerados en los análisis. Por otro lado, en el caso de los individuos que alcanzaron el mínimo de datos requerido para la estimación del área de acción, la información obtenida no fue igual para todos los meses especialmente en los meses fríos donde se registra la mayor pérdida de datos (ver detalle en Apéndice 1.1 y 1.2).

Primero, para explorar las diferencias en el tamaño y el uso del *home range* se realizaron gráficos exploratorios para ver cómo los diferentes estimadores del área de acción varían por mes a lo largo del año. Luego, para evaluar cómo el movimiento de los inmaduros de Cóndor Andino se puede ver afectado por la temporada (cálida o fría), la edad (juvenil o sub-adulto) o el sexo, se realizaron modelos que contemplan el uso de las medidas repetidas. En este sentido, se estimaron Modelos Lineales de Efecto Mixto (LME –*Linear Mixed-Effects*) utilizando el método de estimación por máxima verosimilitud (Zuur et al. 2009). Se realizó una transformación logarítmica de los parámetros de movimiento para cumplir con los supuestos del modelo. Se incluyó el logaritmo de: i) el tamaño del *home range* y ii) el uso (las distancias de vuelo) como variables respuesta. Se consideró: i) la temporada, ii) la edad, iii) el sexo, y sus interacciones correspondientes como efectos fijos. Dado que tanto el tamaño como el uso del *home range* pueden tener una variabilidad intrínseca, propia de cada individuo y de cada año, se incluyeron en los modelos la identidad de cada individuo (ID) y el año como variables aleatorias. En todos los casos, se probaron los modelos con interacciones entre todos los factores fijos, pero se reportan únicamente los modelos de mejor ajuste utilizando el criterio de Akaike (AIC - *Akaike's Information Criterion*) considerando como mejor modelo aquel que tiene el valor

mínimo de AIC (Burnham & Anderson, 2002). Además, se realizó un análisis de varianzas, test de ANOVA con suma de cuadrados tipo II para los modelos de mejor ajuste según AIC, y comparaciones *a posteriori* utilizando el test de Tukey para ver las diferencias significativas entre los factores. Los análisis fueron realizados utilizando los paquetes “lme4” y “car” del software R (R Core Team, 2019).

RESULTADOS

Tamaño del home range

De los 26 cóndores inmaduros marcados se obtuvieron un total de 49.910 localizaciones de GPS. Sin embargo, para los análisis del tamaño del *home range*, se trabajó con 41.005 localizaciones de GPS para un total de 17 individuos (7 hembras y 10 machos) que fueron los que alcanzaron el valor asintótico de las curvas de *home range*. Cabe destacar que 5 de los individuos juveniles también fueron monitoreados durante un breve período de tiempo de la etapa de sub-adulta (ver detalle Tabla 1.2 y Apéndice 1.1). Independientemente del estimador, el tamaño de las áreas de acción mostró gran variabilidad entre los individuos (Apéndice 1.1 y 1.2). El máximo *home range* total de un inmaduro de cóndor fue registrado en un cóndor macho sub-adulto (ID: Héctor) de 183.847,6 km² MCP (ID Héctor: KDE 99%= 110.642,1 km², KDE 95%= 70.319,8 km²; ID Pepo: KDE 50%= 11.564,2 km²) (Apéndice 1.1). Durante la temporada cálida, el máximo *home range* encontrado también fue para el macho sub-adulto ID: Héctor, cuyo máximo valor de MCP fue de 183.374,3 km² (ID Héctor: KDE 99%=114.311,8 km², KDE 95%= 76.484,8 km²; ID Pepo: KDE 50%= 9.901,1 km²), mientras que en la temporada “fría” el valor máximo fue para una hembra juvenil ID: BM27B3_b, cuyo máximo valor estimado de MCP fue de 80.003,2 km² (ID BM27B3_b: KDE 99%= 57.013,2 km², KDE 95%= 40.265,4 km²; ID O4WOMJ: KDE 50%= 6.148,2 km²) (Apéndice 1.2).

Los resultados muestran que independientemente del estimador utilizado, el tamaño del *home range* difiere entre las estaciones (ANOVA: **MCP**= Chi²= 53,01; g.l.=1; p <0,001; **KDE 99**= Chi²= 53,31; g.l.=1; p <0,001; **KDE 95**= Chi²= 48,62; g.l.=1; p <0,001; **KDE 50**= Chi²= 20,26; g.l.=1; p <0,001), siendo menor durante los meses más fríos, y mayor durante los meses más cálidos (Fig. 1.1 y 1.2 y Tabla 1.3.A). En la figura 1.1 se puede observar la tendencia a lo largo del año en como varían los tamaños de las

áreas utilizadas por las aves marcadas. El marcado patrón estacional de reducción del área de acción durante los meses más fríos, especialmente entre mayo y julio se mantiene tanto si se evalúa en función del total de las localizaciones (MCP y KDE 99%; Fig. 1.1.A y 1.1.B respectivamente), de la mayor parte de las localizaciones, es decir solo dejando fuera localizaciones extremas (KDE 95%; Fig. 1.1.C), o del área de mayor intensidad de uso (KDE 50%; Fig. 1.1.D). Además, los resultados muestran un efecto de la edad independientemente del estimador del área de acción analizado (ANOVA: **MCP**= $\text{Chi}^2= 4,07$; g.l.=1; $p = 0,04$; **KDE 99**= $\text{Chi}^2= 7,94$; g.l.=1; $p =0,005$; **KDE 95**= $\text{Chi}^2= 10,65$; g.l.=1; $p =0,001$; **KDE 50**= $\text{Chi}^2= 18,08$; g.l.=1; $p <0.001$), siendo que los sub-adultos presentaron mayores *home ranges* que los juveniles (Fig 1.2 y Tabla 1.3.A). A pesar de observarse una tendencia a diferir en los movimientos entre machos y hembras entre las temporadas, este efecto no fue significativo (ANOVA: **MCP**= $\text{Chi}^2= 0,58$; g.l.=1; $p = 0,45$; **KDE 99**= $\text{Chi}^2= 1,11$; g.l.=1; $p =0,29$; **KDE 95**= $\text{Chi}^2= 1,31$; g.l.=1; $p =0,25$; **KDE 50**= $\text{Chi}^2= 1,47$; g.l.=1; $p =0,23$) (Fig 1.2 y Tabla 1.3.A).

Tabla 1.2: Descripción de cada uno de los cóndores marcados con transmisores de GPS. Se reporta la identificación de cada individuo (ID), el sexo, la edad, el número de meses muestreados para cada una de las estaciones que alcanzaron el criterio establecido y que por lo tanto fueron utilizados en los análisis de *home range*.

ID	Sexo	Edad	N° meses	
			Cálida	Fría
BLANCA	H	Sub-adulta	5	6
BM27B3_b	H	Juvenil	4	2
	H	Sub-adulta	1	
CHITA	H	Juvenil	5	6
	H	Sub-adulta	4	3
CT4072	M	Sub-adulto	2	1
CT8654	M	Juvenil	2	
CT9058	M	Sub-adulto	1	
CT9563	M	Juvenil	3	1
	M	Sub-adulto	1	2
DCJ0MT	H	Sub-adulta	11	5
HECTOR	M	Sub-adulto	8	6
N6M1M6	M	Sub-adulto	4	
NT12VG3Y	M	Juvenil	1	
O4WOMJ	M	Sub-adulto	15	12
PEPO	M	Sub-adulto	8	5
RK2GX6	H	Sub-adulta	1	
TOTO	M	Juvenil	4	4
	M	Sub-adulto	4	2
U0MLYR	H	Juvenil	5	3
	H	Sub-adulta	1	1
VHSRLQ	H	Juvenil	1	

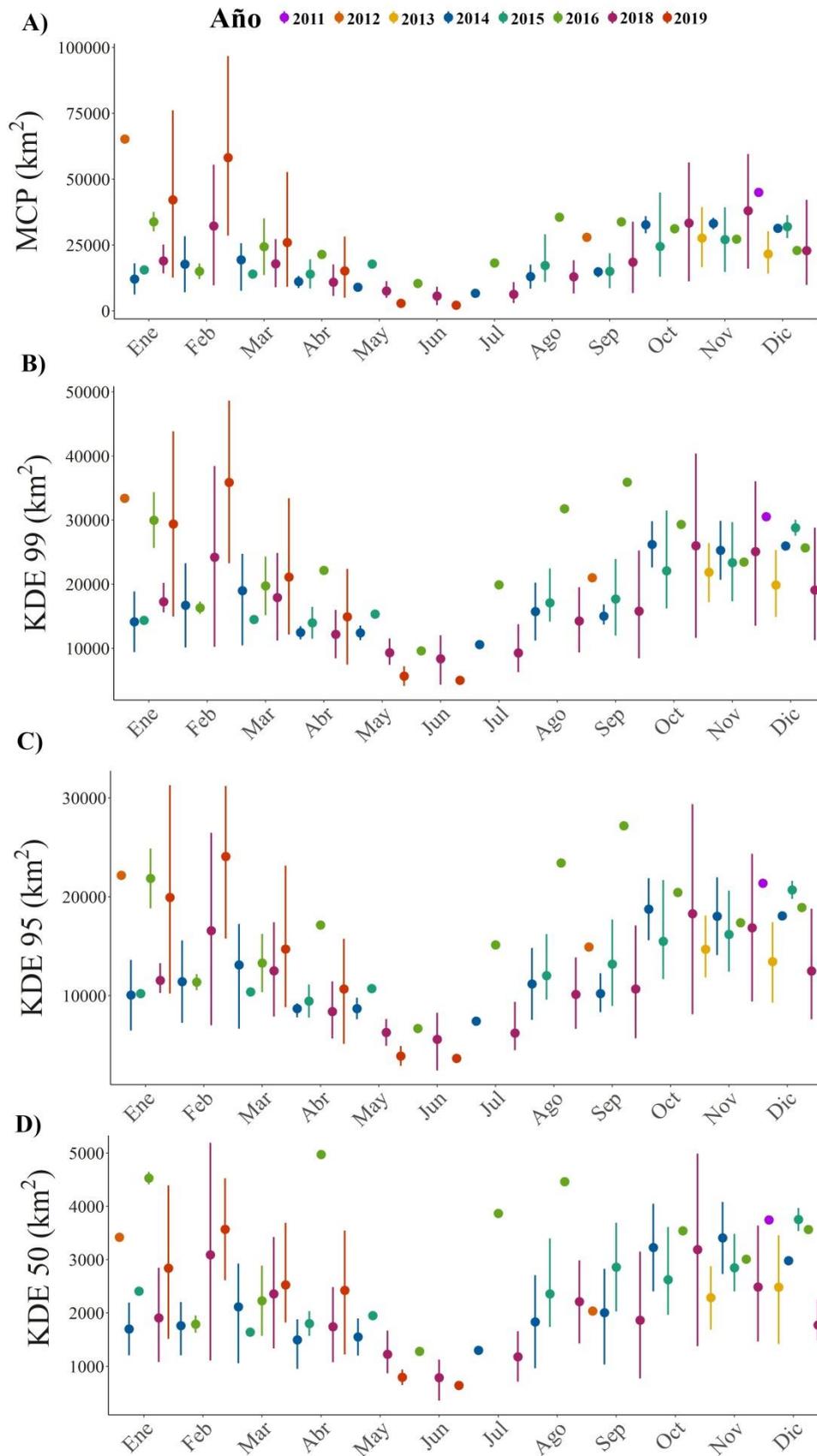


Figura 1.1: Tendencia a lo largo del año en el tamaño del *home range* para los diferentes estimadores: A) Mínimo Polígono Convexo (MCP), B) Estimador de Densidad de Kernel (KDE) del 99% del contorno, C) KDE del 95% del contorno y D) KDE del 50% del contorno.

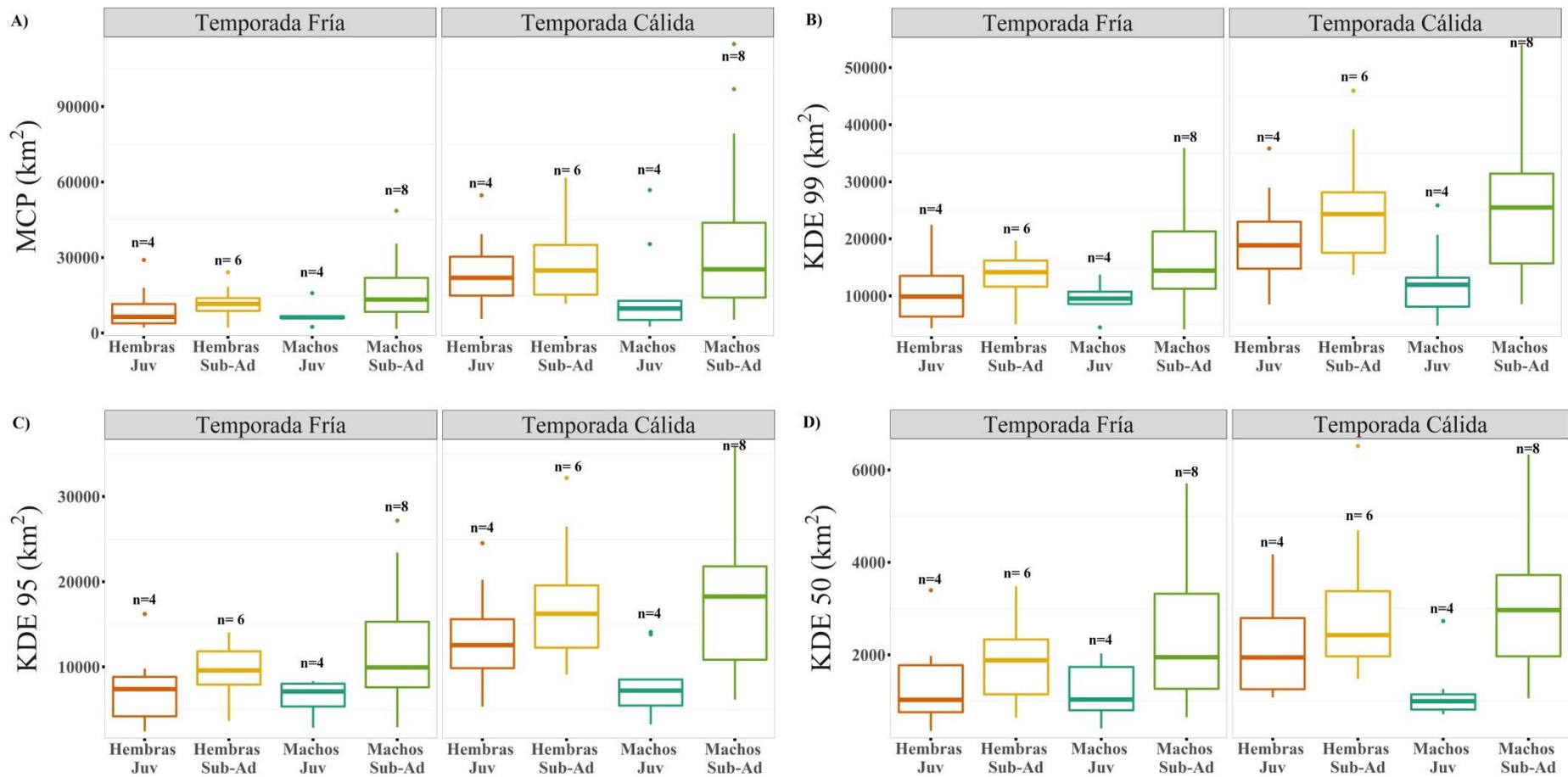


Figura 1.2: Diferencias entre sexos y edades por temporada para los diferentes estimadores: A) Mínimo Polígono Convexo (MCP), B) Estimador de Densidad de Kernel (KDE) del 99% del contorno, C) KDE del 95% del contorno y D) KDE del 50% del contorno. La línea central de la caja representa el valor de la mediana, mientras que el 50% de los valores centrales están representados por el área de la caja. Los bigotes representan los cuartiles superiores e inferiores, mientras que los puntos representan los valores extremos estimados por defecto como 1,5 veces el rango intercuartil.

Tabla 1.3: Resultado del test de Tukey para los modelos lineales de efectos mixtos ajustado por máxima verosimilitud, para los modelos estimados para tamaño y el uso del *home range*.

MODELOS		Variable	Diferencia	Menor	Mayor	valor – p
A) Tamaño	MCP	<i>Temporada:</i> Cálida – Fría	0.746	0.503	0.989	< 0.001 *
		<i>Edad:</i> Sub-adulto – Juvenil	0.543	0.274	0.811	< 0.001 *
		<i>Sexo:</i> Macho – Hembra	-0.040	-0.280	0.201	0.744
	KDE 99%	<i>Temporada:</i> Cálida – Fría	0.479	0.326	0.632	< 0.001 *
		<i>Edad:</i> Sub-adulto – Juvenil	0.427	0.258	0.596	< 0.001 *
		<i>Sexo:</i> Macho – Hembra	-0.051	-0.202	0.100	0.506
	KDE 95%	<i>Temporada:</i> Cálida – Fría	0.470	0.314	0.625	< 0.001 *
		<i>Edad:</i> Sub-adulto – Juvenil	0.478	0.306	0.650	< 0.001 *
		<i>Sexo:</i> Macho – Hembra	-0.057	-0.212	0.097	0.463
	KDE 50%	<i>Temporada:</i> Cálida – Fría	0.340	0.174	0.506	< 0.001 *
		<i>Edad:</i> Sub-adulto – Juvenil	0.576	0.393	0.759	< 0.001 *
		<i>Sexo:</i> Macho – Hembra	-0.052	-0.216	0.113	0.536
B) Uso	Distancia diaria	<i>Temporada:</i> Cálida – Fría	0.423	0.329	0.517	< 0.001 *
		<i>Edad:</i> Sub-adulto – Juvenil	0.351	0.255	0.446	< 0.001 *
		<i>Sexo:</i> Macho – Hembra	0.067	-0.025	0.160	0.154
	Distancia por hora	<i>Temporada:</i> Cálida – Fría	0.423	0.329	0.517	< 0.001 *
		<i>Edad:</i> Sub-adulto – Juvenil	0.351	0.255	0.446	< 0.001 *
		<i>Sexo:</i> Macho – Hembra	0.067	-0.025	0.159	0.154
		<i>Temporada:Sexo:</i> Cálida:Hembra - Fría:Hembra	0.422	0.249	0.596	< 0.001 *
		Fría:Macho - Fría:Hembra	0.072	-0.118	0.263	0.764
		Cálida:Macho - Fría:Hembra	0.486	0.318	0.655	< 0.001 *
		Fría:Macho - Cálida:Hembra	-0.350	-0.531	-0.169	< 0.001 *
		Cálida:Macho - Cálida:Hembra	0.064	-0.093	0.222	0.719
		Cálida:Macho - Fría:Macho	0.414	0.238	0.590	< 0.001 *
		<i>Edad:Sexo:</i> Sub-adulto:Hembra - Juvenil:Hembra	0.233	0.057	0.409	0.004 *
		Juvenil:Macho - Juvenil:Hembra	-0.074	-0.272	0.124	0.769
		Sub-adulto:Macho - Juvenil:Hembra	0.389	0.217	0.562	< 0.001 *
		Juvenil:Macho - Sub-adulto:Hembra	-0.307	-0.488	-0.126	< 0.001 *
		Sub-adulto:Macho - Sub-adulto:Hembra	0.156	0.003	0.309	0.043 *
		Sub-adulto:Macho - Juvenil:Macho	0.464	0.286	0.641	< 0.001 *

Uso del home range

Para el cálculo de las distancias diarias se obtuvo un subconjunto de datos de 1.369 valores de distancias por día. Mientras que para el cálculo de las distancias voladas por hora se obtuvo un total 38.799 localizaciones de GPS separadas por intervalos de una hora en un mismo día (Apéndice 1.2). Al igual que para el tamaño, los gráficos exploratorios muestran una gran variabilidad en el uso del *home range* entre años y entre individuos (Fig. 1.3 y Apéndice 1.1). Además, se observan patrones similares entre el tamaño y el uso del *home range* diario, es decir que se encontraron diferencias a lo largo del año en el uso de las áreas (Fig. 1.3.A), siendo que las distancias medias voladas por día son menores durante las temporadas más frías que en las temporadas cálidas (ANOVA: $\text{Chi}^2 = 88,81$; g.l.=1; $p < 0,001$) (Fig 1.3.A y 1.4.A y Tabla 1.3.B). También se encontraron diferencias en la distancia de vuelo diaria según la edad (ANOVA: $\text{Chi}^2 = 19,52$; g.l.=1; $p < 0,001$), siendo que los individuos sub-adultos volaron distancias más largas que los juveniles (Fig 1.3.A y 1.4.A y Tabla 1.3.B).

A su vez, se encontraron diferencias en el uso del *home range* por hora tanto para la temporada como para la edad, pero sin embargo este efecto depende del sexo de los individuos (ANOVA: **temporada:sexo**= $\text{Chi}^2 = 9,75$; g.l.=1; $p = 0,002$; **edad:sexo**= $\text{Chi}^2 = 11,05$; g.l.=1; $p < 0,001$) (Fig. 1.4.B y Tabla 1.3.B), es decir que hay una diferencia en cómo se mueven entre machos y hembras, pero la intensidad de esta diferencia no es la misma entre las temporadas ni entre juveniles y sub-adultos (Fig 1.4.B y Tabla 1.3.B). Los resultados sugieren que tanto machos como hembras en la temporada cálida presentan mayores distancias de vuelo por hora que en la temporada fría (Tabla 1.3.B). Asimismo, los machos en temporada cálida se mueven mayores distancias que las hembras en temporada fría, mientras que los machos en temporada fría se mueven menos que las hembras en temporada cálida (Tabla 1.3.B). En cuanto a las edades, los resultados sugieren que tanto machos como hembras sub-adultos se mueven mayores distancias de vuelo por hora los juveniles (Tabla 1.3.B). Además, los machos sub-adultos se mueven mayores distancias que las hembras independientemente de la edad. Pero las hembras sub-adultas se mueven más que los machos juveniles (Tabla 1.3.B).

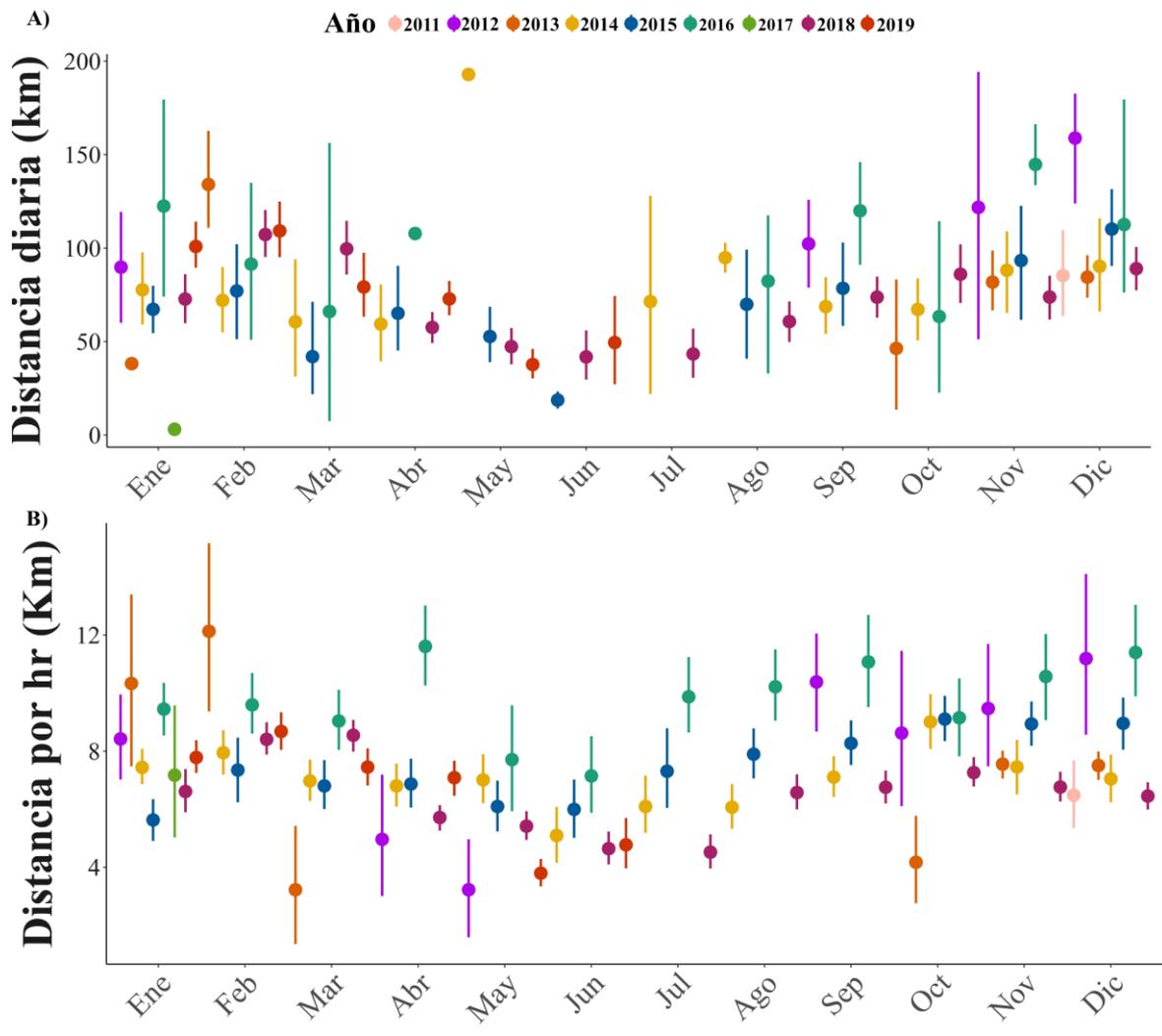


Figura 1.3: Tendencia a lo largo del año en el uso del *home range* para: A) Distancias de vuelo diarias, B) Distancias de vuelo por hora entre dos localizaciones de GPS consecutivas.

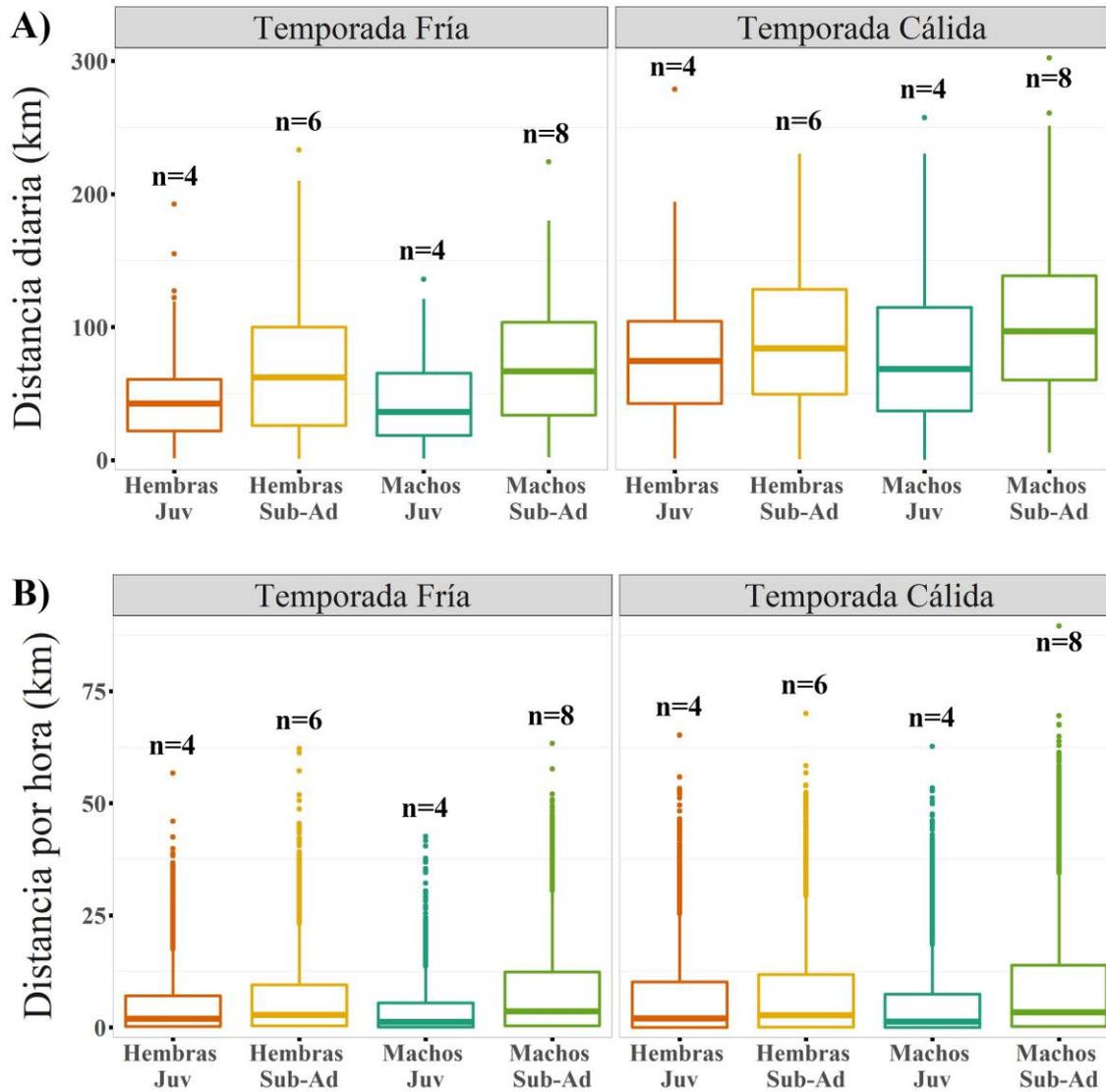


Figura 1.4: Diferencias entre sexos y edades por temporada en el uso del *home range*: A) Distancias de vuelo por hora entre dos localizaciones de GPS consecutivas, B) Distancias de vuelo diarias. La línea central de la caja representa el valor de la mediana, mientras que el 50% de los valores centrales están representados por el área de la caja. Los bigotes representan los cuartiles superiores e inferiores, mientras que los puntos representan los valores extremos estimado por defecto como 1,5 veces el rango intercuartil.

DISCUSIÓN

En este capítulo se describen por primera vez los patrones de movimiento de individuos inmaduros de Cóndor Andino. Los resultados obtenidos muestran que hay un marcado efecto estacional, con un patrón de reducción en el área en la cual se mueven, así como también de las distancias que viajan, principalmente durante las temporadas más frías. La reducción del área y las distancias fue muy marcada entre los meses de mayo a julio, frente a los otros meses, donde amplían su área de acción. A su vez, este patrón estacional se ve influenciado por la edad de los individuos, siendo que los individuos sub-adultos se mueven más que los juveniles. Se encontró diferencias entre machos y hembras únicamente para la distancia viajada en una hora en las temporadas, pero la intensidad del efecto depende de la estación y la edad de los individuos. Este estudio revela que, si bien tanto machos como hembras aumentan el uso del *home range* durante la temporada cálida, es decir las distancias voladas en un mismo día y por hora, los machos sub-adultos aumentan más el uso del *home range* durante el verano que las hembras (Fig. 1.4).

La distribución en el espacio de individuos de una especie socialmente compleja, con dimorfismo sexual marcado puede llevar a una segregación de los movimientos por sexo y edad (Alarcón et al., 2017; Greenwood, 1980; Padró et al., 2019). En general, en aves, los machos adultos muestran una alta fidelidad al territorio del cual expulsan a los sub-adultos, quedándose con las mejores áreas para reproducirse y alimentarse (Walters, 2000). En especies con marcadas diferencias en el tamaño entre los sexos es común la presencia de jerarquías intraespecíficas donde los más grandes dominan a los más pequeños al momento de acceder a los recursos alimenticios (Donázar et al., 1999). Este es el caso del Cóndor Andino, una especie con una estructura jerárquica y un comportamiento déspota muy marcado (Donázar et al., 1999; Wallace & Temple, 1988). En este sentido, los machos sub-adultos pueden ser percibidos como posibles competidores, especialmente durante la temporada reproductiva, por lo que podrían verse obligados a desplazarse a mayor velocidad en búsqueda de mejores sitios de forrajeo y pernocte (Donázar et al., 1999; Padró et al., 2019). Además, el incremento en las áreas de acción observado durante la temporada cálida podría deberse a una mejora en las condiciones climáticas, una mayor duración del día y un incremento en la temperatura. Como se mencionó anteriormente, el Cóndor Andino al ser un ave planeadora para desplazarse depende en gran medida de las corrientes “térmicas” ascendentes que se generan a partir del calentamiento de la superficie

terrestre, y éstas se incrementan durante las temporadas cálidas ya que la radicación solar es mayor (Campbell, 2015; Harel et al., 2016a).

La mayor parte de las especies de vertebrados territoriales presentan una segregación espacial sesgada por la edad de los individuos, como consecuencia del estatus reproductivo y de las diferencias en el modo de explotar los recursos (por ejemplo, Bamford et al., 2007; Krüger et al., 2014; Margalida et al., 2016). Estudios previos en cóndores adultos en la misma zona de estudio reportaron que el máximo tamaño de los polígonos calculados por los MCPs fue de 77.309,2 km², y de 41.783,1 km² para el KDE del 95% del contorno (Alarcón, 2016). Por lo tanto, el máximo valor de MCP que se encontró en esta tesis para un inmaduro fue de más del doble del área que para el adulto (183.847,6 km²), y un 40% más grande en el caso del estimador KDE 95% (70.319,8 km²). Además, los resultados de esta tesis muestran que los individuos sub-adultos presentan mayores tamaños de las áreas del *home range* total de mayor uso (es decir, el área contenida por el contorno del 95% de probabilidad -KDE 95%-) y en las áreas de uso intensivo (KDE 50%), así como también en las distancias de vuelo diarias que los juveniles de Cóndor Andino. Estas diferencias en el tamaño del área de acción pueden deberse a que durante el período de dispersión los individuos sub-adultos, al no estar atados a un territorio, suelen realizar largos viajes donde continuamente exploran nuevas áreas en busca de recursos sin tener que regresan a un mismo sitio (Morrison & Wood, 2009; Penteriani & Delgado, 2009). Por el contrario, al alcanzar la edad adulta, los individuos se asientan en un territorio, y el comportamiento de forrajeadores de punto central limita sus movimientos a los alrededores del nido (Stephens et al., 2008). Por su parte, los individuos juveniles luego de abandonar el nido presentan patrones de movimiento similares a los adultos (Penteriani & Delgado, 2009).

Sin embargo, a pesar de presentar menores áreas de acción, los cóndores adultos presentaron mayores distancias de vuelo diario (distancia máxima: 349,5 km; distancia promedio: 152,3 km para el individuo que más voló; Lambertucci et al., 2014), que los inmaduros (distancia máxima: 302,2 km; distancia promedio: 99,97 km para el individuo que más voló). Las diferencias en las distancias de vuelo diaria podrían deberse a la experiencia adquirida con la edad de los individuos. Cómo se ha visto en otras especies de buitres del Viejo Mundo, la eficiencia en el uso del espacio entre los grupos etarios puede diferir, siendo los individuos adultos más eficientes en el vuelo (en términos de tiempo y

costo energético) que los juveniles, lo que les permite poder desplazarse mayores distancias en un día, y afrontar mejor las condiciones adversas del clima (Harel et al., 2016b).

Los individuos inmaduros monitoreados mostraron grandes áreas de acción, e incluso superaron los registros que existen actualmente para buitres a nivel mundial (ver capítulo II, Bamford et al., 2007; Urios et al., 2010; Phipps et al., 2013b; Margalida et al., 2016). Hasta el momento no existían valores de referencia sobre cómo se mueven los inmaduros de Cóndor Andino en ningún punto de su distribución. Este capítulo provee la información de base de los movimientos para los capítulos siguientes, y es especialmente relevante para el diseño de estrategias de manejo de la especie ya que, a través de la combinación de los estimadores del tamaño y del uso del *home range*, se puede alcanzar una mayor comprensión de la dinámica poblacional y de las necesidades de la especie (ver más detalles en ese sentido en los capítulos III y IV). Particularmente, dada la gran diferencia en los tamaños de las áreas utilizadas por los individuos marcados respecto a la información disponible para adultos. Por ello, considerar a los inmaduros en los estudios poblacionales puede mejorar la comprensión de dónde y cuándo abordar las amenazas actuales y futuras para optimizar las estrategias de manejo de conservación para una especie que actualmente se está viendo diezmada.

APÉNDICE

Apéndice 1.1: Descripción de información de historia natural y parámetros de movimiento de cada uno de los cóndores marcados con transmisores de GPS. Se reporta la identificación de cada individuo (ID), el sexo, la edad, el número de meses muestreados en total y el número total de localizaciones para el total de los meses. Además, se reportan el número de meses que alcanzaron la cantidad de datos necesarios para acercarse a la asíntota del *home range* (“Meses analizados”) y que por lo tanto fueron utilizados en los análisis de *home range*, y su número de localizaciones de GPS (“N° locs. meses análisis”). Y finalmente se reporta el área de la superficie cubierta y las distancias máximas de vuelo de cada inmaduro de Cóndor Andino marcada. Se reporta el MCP del 100%, el KDE del 99%, 95% y del 50% del contorno, así como también la distancia máxima entre dos localizaciones sucesivas separadas por un intervalo de tiempo de una hora (“Máx. dist. x hr”), y la máxima distancia volada en un día (“Máx. dist. diaria”). En rojo, los individuos que no alcanzaron los valores mínimos de localizaciones de GPS necesarios para ser considerados en los análisis.

ID	Sexo	Edad	N° meses total	N° locs. Total	Meses analizados	N° locs. meses análisis	MCP (km ²)	KDE 99% (km ²)	KDE 95% (km ²)	KDE 50% (km ²)	Máx. dist. x hr (km)	Máx. dist. diaria (km)
BLANCA	H	SA	18	3.726	11	3.429	80.690,9	60.188,1	41.978,1	7.302,6	70	224,2
BM27B3_a	M	SA	2	284			15.416,4	18.021,4	12.957,6	2.714,1	48,2	119,6
BM27B3_b	H	JUV/SA	22	2.950	7	2.311	102.073,9	82.475,5	58.703,3	10.749,9	58,4	204,5
BPAZIT	H	SA	3	230			21.151,3	21.212,7	15.384,3	3.125,2	44,5	167,7
CHITA	H	JUV/SA	18	6.525	18	6.525	83.896,9	53.465,8	33.155,6	4.053,1	65,2	278,8
CT4072	M	SA	13	1.766	3	1.522	127.960,6	77.777,8	53.485,7	7.047,6	89,6	285,1
CT8654	M	JUV	4	954	2	854	15.386,6	14.788,3	9.290,8	1.059	53,2	197,7
CT9058	M	SA	3	520	1	434	8.896,8	10.635	7.389,3	1.400,7	60,6	173,1
CT9563	M	JUV/SA	16	2.802	7	2.423	114.371,6	52.356,2	31.861	4.588,9	62,7	257,4
DCJ0MT	H	SA	31	5.815	16	5.705	62.433,4	45.926,6	31.351,4	5.649,2	54,1	209,9
HECTOR	M	SA	15	3.615	14	3.614	183.847,6	110.642,1	70.319,8	6.420,2	67,5	302,2
IHWEY8	H	SA	3	298			20.962,6	21.621,9	15.073,9	2.121,9	47,4	143,9
JA5W9H	M	SA	1	128			7.989,3	10.886,6	7.727,4	1.758,3	33,6	126,6
N6M1M6	M	SA	6	1.137	4	1.057	34.989,3	25.677,1	15.306,6	3.066,8	57,8	213,1
NT113CZS	H	SA	2	57			11.459,2	10.927,4	7.557,4	1.384,9	26,4	51,7
NT12VG3Y	M	JUV	2	160	1	135	6.465	8.768,2	5.752,6	1.048,1	36,8	96,7

Apéndice 1.1 (continuación): Descripción de información de historia natural y parámetros de movimiento de cada uno de los cóndores marcados con transmisores de GPS. Se reporta la identificación de cada individuo (ID), el sexo, la edad, el número de meses muestreados en total y el número total de localizaciones para el total de los meses. Además, se reportan el número de meses que alcanzaron la cantidad de datos necesarios para acercarse a la asíntota del *home range* (“Meses analizados”) y que por lo tanto fueron utilizados en los análisis de *home range*, y su número de localizaciones de GPS (“N° locs. meses análisis”). Y finalmente se reporta el área de la superficie cubierta y las distancias máximas de vuelo de cada inmaduro de Cóndor Andino marcada. Se reporta el MCP del 100%, el KDE del 99%, 95% y del 50% del contorno, así como también la distancia máxima entre dos localizaciones sucesivas separadas por un intervalo de tiempo de una hora (“Máx. dist. x hr”), y la máxima distancia volada en un día (“Máx. dist. diaria”). En rojo, los individuos que no alcanzaron los valores mínimos de localizaciones de GPS necesarios para ser considerados en los análisis.

ID	Sexo	Edad	N° meses total	N° locs. Total	Meses analizados	N° locs. meses análisis	MCP (km ²)	KDE 99% (km ²)	KDE 95% (km ²)	KDE 50% (km ²)	Máx. dist. x hr (km)	Máx. dist. diaria (km)
O4WOMJ	H	SA	36	6.600	27	6.238	70.997,2	56.892	40.104,6	6.713,5	63,8	277,8
PEPO	M	SA	17	4.141	13	3.888	118.678,9	87.859,3	61.091,4	11.564,2	60,2	251,4
RK2GX6	H	SA	2	242	1	216	43.958,7	33.094,2	22.856,6	3.647,7	43,8	142,5
TOTO	M	JUV/SA	17	4.785	14	4.564	30.760	26.453,4	17.245,4	3.343,1	56,5	180,3
TP1PYG	H	JUV	2	66			8.092,1	8.606,6	5.913,9	746	32,2	120,4
TWFXZJ	M	SA	3	215			59.449,6	40.211,2	27.884,2	4.480	42,1	88,4
U0MLYR	H	JUV/SA	19	2.689	10	2.351	55.951,8	46.456,4	33.812,7	7.598	52,9	189,7
VFE3F9	H	SA	1	19			1.206,1	4.761,7	3.170,4	541,1	47,8	96,6
VHE95O	H	SA	1	9			613	3.873,3	2.596,1	502,6	24,4	
VHSRLQ	H	JUV	2	177	1	137	11.435,6	12.653,5	8.791,8	1.864,9	35,3	141,3
		Total	259	49.910	150	41.005	411.018,2	202.748,9	122.492,5	14.198,5		
		Máximo					183.847,6	110.642,1	70.319,8	11.564,2	89,6	302,2

Apéndice 1.2: Detalles de cada uno de los cóndores marcados según corresponda a la temporada cálida o fría. Se reporta la identificación de cada individuo (ID), el número de localizaciones de GPS, el número de días muestreados. Además, se reporta el área de la superficie cubierta y las distancias máximas de vuelo de cada inmaduro de Cóndor Andino marcada en cada temporada. Se reporta el MCP del 100%, el KDE del 99%, 95% y del 50% del contorno, así como también la distancia máxima entre dos localizaciones sucesivas separadas por un intervalo de tiempo de una hora (“Máx. dist. x hr”), y la máxima distancia volada en un día (“Máx. dist. diaria”).

ID	Temporada cálida								Temporada fría							
	N° locs.	N° días	MCP (km ²)	KDE 99% (km ²)	KDE 95% (km ²)	KDE 50% (km ²)	Máx. dist. x hr (km)	Máx. dist. diaria (km)	N° locs.	N° días	MCP (km ²)	KDE 99% (km ²)	KDE 95% (km ²)	KDE 50% (km ²)	Máx. dist. x hr (km)	Máx. dist. diaria (km)
BLANCA	2.059	56	71.572,2	56.512,3	41.162,1	7.335,4	70	224,2	1.667	76	34.851,9	30.188,4	22.529,8	4.820,7	62,2	156,3
BM27B3_b	1.829	14	92.625,9	73.112,2	50.228,7	8.461,2	58,4	139,2	1.121	8	80.003,2	57.013,2	40.265,4	6.096,4	43,4	90,4
CHITA	3.87	184	81.428,1	53.869,6	32.769,3	4.097,4	65,2	278,8	2.655	142	36.524,4	29.641	19.556,6	2.616,1	57,2	192,4
CT4072	1.482	43	127.960,6	75.605,9	51.689,9	6.625,5	89,6	196	284	16	61.383,7	25.490,4	18.033,4	2.750,1	49,4	180,0
CT8654	954	44	15.386,6	14.788,3	9.290,8	1.059	53,2	197,7								
CT9058	520	27	8.896,8	10.635	7.389,3	1.400,7	60,6	173,1								
CT9563	1.991	99	103.416,5	50.591	31.804,8	4.250,6	62,7	257,3	811	52	33.937,4	25.290,6	16.716,3	2.908,8	52,0	177,4
DCJ0MT	3.797	49	61.678,9	48.277,9	34.702,4	7.143	54,1	184,9	2.018	21	20.471,6	20.690,6	14.660,7	2.204,9	51,9	209,9
HECTOR	2.381	36	183.374,3	114.311,8	76.484,8	9.778,1	67,5	302,2	1.234	51	28.034,7	23.955,3	15.660,4	2.479,5	46,5	224,2
N6M1M6	1.057	8	34.658,6	26.029,7	15.748,9	3.271,8	57,8	213,1								
NT12VG3Y	160	2	6.465	8.768,2	5.752,6	1.048,1	36,7	94,9								
O4WOMJ	4.312	41	63.732,4	54.096,3	38.264,6	6.467,2	63,8	230,2	2.288	43	56.490,4	48.973,3	3.4023,6	6.148,2	63,3	233,1
PEPO	2.893	87	117.294,4	88.287,2	60.270,1	9.901,1	60,2	251,4	1.248	59	63.530,3	45.491,5	29.872,6	5.273	49,2	167,4
RK2GX6	242	1	43.958,7	33.094,2	22.856,6	3.647,7	43,8	134,5								
TOTO	3.083	92	26.257,3	24.164,3	16.432,4	2.737,8	56,5	212,3	1.702	78	26.840,8	19.967,1	13.847,6	2.941,2	45,2	121
TWFXZJ	215	1	59.449,6	40.211,2	27.884,2	4.480,7	42,1	88,4								
U0MLYR	1.71	28	52.858,4	44.262,5	31.697,7	7.205,4	52,9	189,7	979	7	31.837,8	30.874,7	22.961	5.291	43,6	130,7
VHSRLQ	177	4	11.435,6	12.653,5	8.791,8	1.864,9	35,3	141,3								
Total	32.732	816	400.697	208.513,1	129.710,7	16.135,4	70	302,2	16.007	554	272.650,3	123.624,3	77.853,3	9.586,5	63,3	233,1

CAPÍTULO II

Comparación de parámetros de movimiento durante el período de dispersión de buitres del mundo



Manuel de la Riva

INTRODUCCIÓN

La dispersión es un proceso durante el cual los individuos se mueven desde su lugar de nacimiento hacia otro sitio, donde se asientan y se reproducen (Bowler & Benton, 2005). Este proceso tiene importantes consecuencias para los individuos y para la dinámica de las poblaciones (Greenwood, 1980), y sin embargo continúa siendo uno de los aspectos menos comprendidos en ecología, biología de las poblaciones y evolución (Baguette & Van Dyck, 2007; Clobert et al., 2009). En el pasado, la mayoría de los estudios sobre el período de dispersión se basaron en observaciones directas en el campo de animales marcados, o mediante el uso de radio-telemetría (por ejemplo, Gil & Díez, 1993; Walls & Kenward, 1998; Forsman et al., 2002; Snyder & Schmitt, 2002; Vasilakis et al., 2008), resultando en información poco precisa o de baja calidad, especialmente para especies que pueden realizar desplazamientos que pueden alcanzar los cientos de kilómetros en un solo día. Debido a la dificultad que significaba su estudio, esta etapa del ciclo de vida representaba un gran vacío de conocimientos en el entendimiento de la historia de vida de los animales en general, y particularmente de las aves (Walters, 2000; Bennetts et al., 2001).

En las últimas décadas el período de dispersión ha recibido especial atención. La tecnología de seguimiento satelital resultó ser una herramienta fundamental ya que permitió obtener información de alta calidad sobre los movimientos, áreas de acción, uso y preferencias de hábitats, entre otros aspectos comportamentales y ecológicos de importancia para los animales (Cagnacci et al., 2010; Alarcón & Lambertucci, 2018b). Si bien estos avances permitieron mejorar los conocimientos de la dinámica de dispersión de muchas especies (Bowler & Benton, 2005; Clobert et al., 2012 & 2009), por ejemplo de aves (Walters, 2000; Forsman et al., 2002; Dingemanse et al., 2003; Aebischer et al., 2010), aún existe muy poca información sobre el período de dispersión de los inmaduros en buitres a nivel mundial.

El período de tiempo entre que los individuos juveniles abandonan el nido hasta que alcanzan la adultez, es una de las etapas más críticas en la historia de vida de las aves (Walters, 2000; Bowler & Benton, 2005; Bonte et al., 2012). Los buitres, aves carroñeras obligadas, son longevas con una baja tasa reproductiva, y prolongado cuidado parental (del Hoyo et al., 1994). Las crías de estas especies presentan una madurez sexual retrasada, siendo la dispersión un proceso largo y complejo, durante el cual los individuos inmaduros

deben aprender a ser autosuficientes, adquirir habilidades de vuelo, encontrar recursos alimenticios y explotarlos de manera eficiente (Bustamante & Hiraldo, 1989; Bustamante & Negro, 1994). Estudiar el proceso de dispersión de estas aves carroñeras nos puede aportar nuevas perspectivas sobre el movimiento de las aves ya que, los buitres tienen historias de vida totalmente diferentes al de otras especies de aves que han sido frecuentemente estudiadas (por ejemplo, Dingemanse et al., 2003; Delgado et al., 2009b). Los buitres en general exhiben rasgos especializados que les permiten moverse a través de grandes escalas espaciales en búsqueda de alimento. Debido a su gran capacidad de desplazamiento, estas especies tienen potenciales de dispersión mucho mayores que otras aves, y su estudio puede revelar nuevos aspectos de gran importancia para la conservación de especies tan vulnerables como los buitres. Por ejemplo, mediante el estudio de la dispersión se pueden identificar nuevos sitios de descanso como dormideros, o rutas de vuelo altamente riesgosas para las aves y poco frecuentes entre los adultos (Bamford et al., 2007; Penteriani et al., 2011). Sin embargo, a pesar del alto riesgo de mortalidad durante la dispersión (Bowler & Benton, 2005; Bonte et al., 2012), el conocimiento sobre este período y la ecología espacial de las aves inmaduras es bastante limitado para la mayoría de las especies de buitres.

En este capítulo, se revisó cómo las tecnologías de seguimiento satelital están siendo utilizadas para evaluar comportamientos durante el período de dispersión de los buitres del mundo. El objetivo general de este capítulo fue evaluar el conocimiento actual a nivel mundial alcanzado mediante el uso de telemetría satelital, de los patrones de movimiento durante el período de dispersión de buitres inmaduros. En particular, se comparan los patrones de movimiento de los inmaduros de Cóndor Andino (datos de esta tesis, Capítulo I), con los movimientos reportados para inmaduros de buitres del resto del mundo mediante el uso de telemetría satelital, esta última parte realizada mediante una revisión bibliográfica. Este capítulo ofrece una visión general del estado de conocimiento actual sobre la dispersión en buitres, organizado de una manera que intenta identificar las fortalezas y vacíos de información, así como también sugiere puntos de gran relevancia a ser considerados en futuras investigaciones.

MÉTODOS

Se realizó una revisión exhaustiva de la bibliografía científica en Scopus (www.scopus.com) y Google Scholar (www.scholar.google.com) para identificar toda la literatura disponible relacionada con los movimientos de inmaduros de buitres durante el período de dispersión hasta marzo de 2019 inclusive. Se realizaron búsquedas generales utilizando los términos en inglés “immature” OR “non-reproductive” OR “juvenile” OR “subadult” en combinación con los términos “vulture” OR “condor” OR “avian scavenger” OR “bird scavenger”, y los términos “GPS” OR “tracking” OR “telemetry” OR “movement”. Además, se revisaron las referencias de los artículos encontrados en busca de estudios adicionales que no se encontraran dentro del listado de publicaciones encontrados en la búsqueda inicial. Se excluyeron artículos realizados en buitres que usaran el marcado de aves mediante bandas alares, censos, seguimiento mediante el uso de vehículos o la radio-telemetría como metodología de estudio durante el período dispersivo.

De cada artículo científico se extrajo información tanto de la publicación (por ejemplo, nombre de la revista y año de la publicación) como del estudio en sí mismo (por ejemplo, título, objetivo general, especie objetivo y área de estudio) (ver detalles en Apéndice 2.1). Dependiendo del enfoque del estudio, fueron asignados a seis categorías: 1) Dispersión natal, 2) Patrones de movimiento, 3) Estacionalidad, 4) Comparaciones entre edades y sexos, 5) Subsidios de alimentos, 6) Reintroducciones. Cabe aclarar que un mismo artículo puede figurar en más de una categoría.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Hasta el momento la información disponible sobre el movimiento de buitres se basa principalmente en el estudio de individuos adultos y poco se sabe sobre el movimiento en los inmaduros (Alarcón & Lambertucci, 2018b). Los buitres son el grupo de aves más amenazadas a nivel mundial, de las 23 especies que existen, 8 están en peligro crítico, 3 en peligro y 4 cercanas a la amenaza, y en la mayoría de los casos las poblaciones están disminuyendo (Ogada et al., 2016; IUCN, 2019). Sin embargo, del total de especies de buitres solo hay estudios de telemetría para 14 especies (Alarcón & Lambertucci, 2018b) y en solo 8 especies han estudiado los movimientos de individuos inmaduros. A pesar del número reducido de especies de buitres que reportaron información sobre inmaduros, estos

estudios son relativamente abundantes si se comparan con otros grupos de aves que también están amenazadas (por ejemplo, Psitácidos). Esta diferencia puede deberse al interés que genera este grupo debido al gran tamaño corporal, al rol ecológico y a los asombrosos desplazamientos que realizan los buitres (Alarcón & Lambertucci, 2018b). En esta revisión se encontró un total de 29 artículos que estudian el movimiento durante el período de dispersión de inmaduros de buitres, y estos fueron publicados en un período de 15 años (2004-2019). Sin embargo, más del 85% de las investigaciones (25/29) fueron publicados en la segunda mitad de este período, en revistas científicas de alto impacto (Fig. 2.1; Apéndice 2.1).

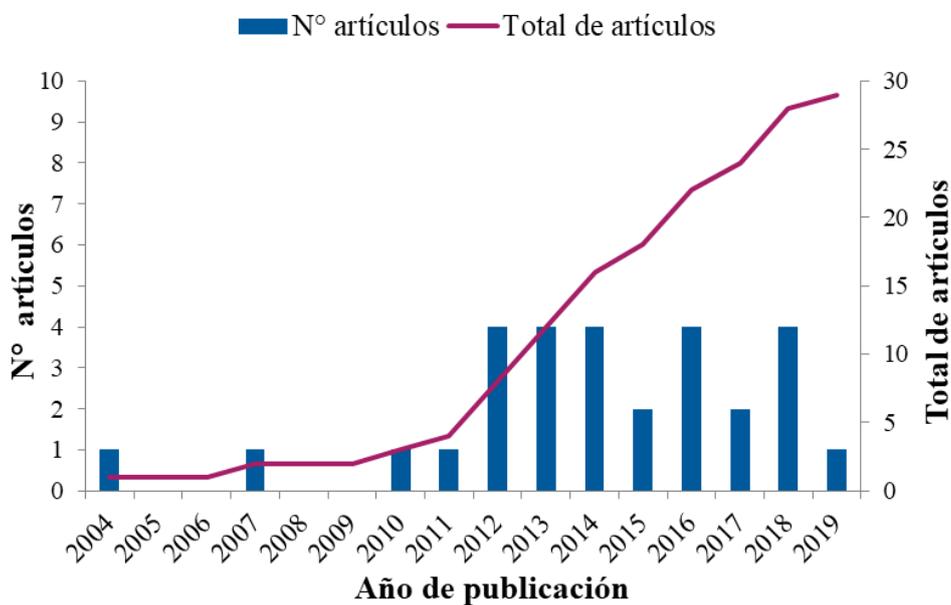


Figura 2.1: Número de estudios usando tecnología de telemetría satelital en buitres del mundo durante del período de dispersión publicados entre el año 2004 y 2019

Los estudios existentes sobre buitres inmaduros fueron realizados principalmente en el continente europeo (15) y en el africano (10). Solo se encontró un estudio entre los buitres del Nuevo Mundo, específicamente para el Cóndor Californiano (*Gymnogyps californianus*) en Estados Unidos (Apéndice 2.1). El Quebrantahuesos (*Gypaetus barbatus*) fue la especie más estudiada, reportando un total de 8 estudios entre Europa y África, seguido por el Buitre Leonado (*Gyps fulvus*) y el Alimoche (*Neophron percnopterus*), para los cuales se encontraron 5 estudios para cada especie. Luego, se encontraron 4 estudios para el Buitre Negro Europeo (*Aegypius monachus*) y para el Buitre del Cabo (*Gyps coprotheres*). Mientras que para el Buitre Dorsiblanco Africano (*Gyps africanus*), el Buitre del Himalaya (*Gyps himalayensis*) y el Cóndor Californiano se encontró un solo estudio para cada una de las especies (Fig. 2.2 y Apéndice 2.1).

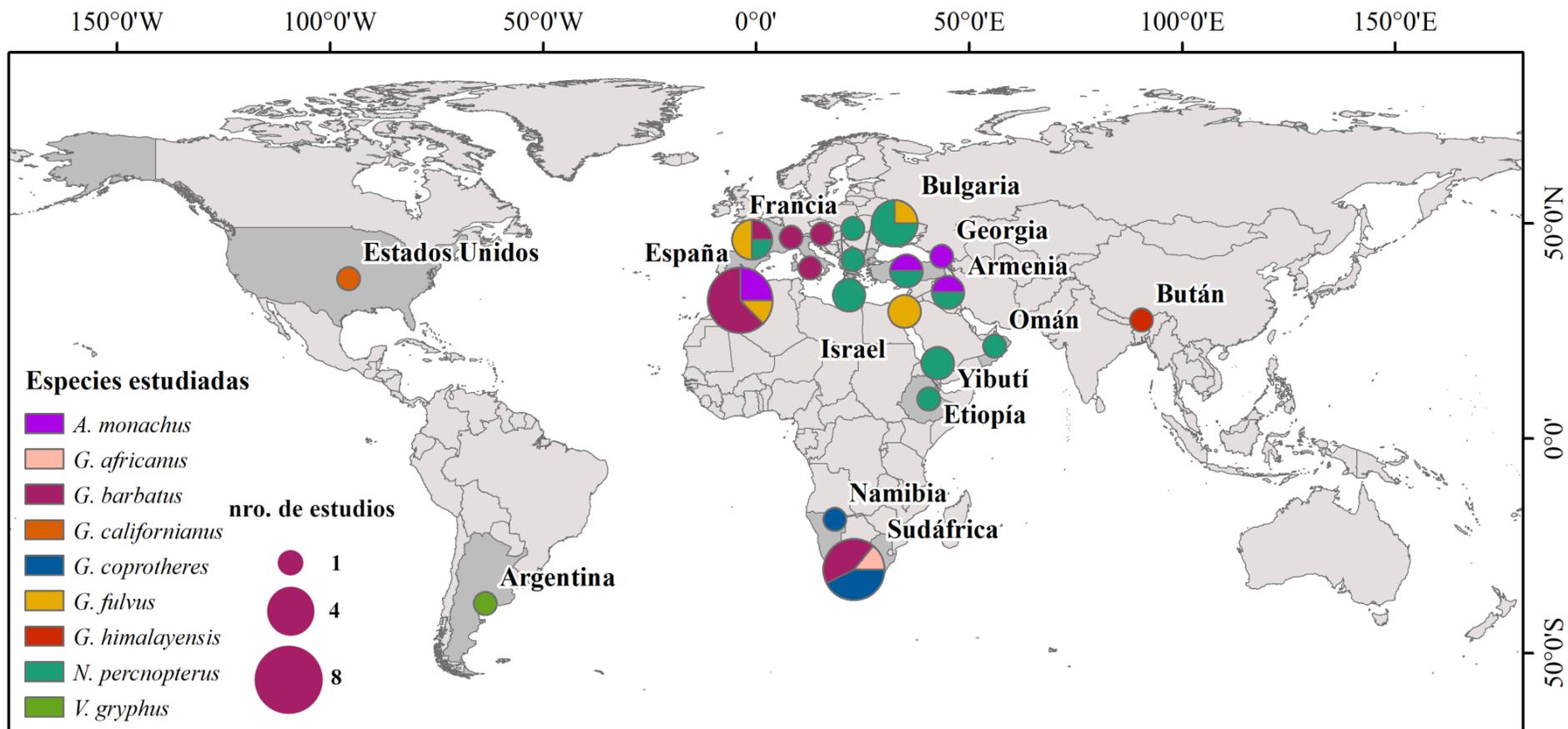


Figura 2.2: Mapa que muestra las ubicaciones donde se realizaron los estudios en buitres inmaduros utilizando transmisores satelitales. El tamaño de los gráficos de tortas es proporcional al número de estudios reportados en cada país, los cuales están resaltados en gris. Los datos para *V. gryphus* corresponden a los datos reportados en esta tesis.

Dispersión Natal

La investigación sobre dispersión natal involucra el estudio de individuos volantones, es decir, individuos que ya realizaron los primeros vuelos fuera del nido, pero continúan dependiendo de sus padres. Se encontró un total de 12 trabajos que involucran el estudio de aves durante el período de dispersión natal (Tabla 2.1). En general, estas aves fueron capturadas en el nido o en sitios cercanos a él, con algunas excepciones de aves capturadas en estaciones donde se les suplementa alimento (Margalida et al., 2013; López-López et al., 2014b). Se encontró información sobre este período para juveniles de Buitre Negro, Quebrantahuesos, Buitre del Cabo, Buitre Leonado y Alimoche (Tabla 2.1). Estos estudios se focalizaron en evaluar los patrones de movimiento desde el nido hacia otra localización. En general, todas las medidas de distancia fueron referidas como distancias al nido o al núcleo de cría, y no como distancias entre días sucesivos, lo cual dificulta la comparación de los patrones de movimientos de este grupo de aves con aquellas que no son territoriales.

En todos los casos los patrones de movimiento fueron analizados estacionalmente, incluso en algunos estudios los análisis estacionales implicaron la evaluación de las áreas de acción en períodos de 15 días para ver la evolución de los movimientos durante el crecimiento del animal (López-López et al., 2014b; Krüger & Amar, 2017). Los estudios de dispersión natal coinciden en que inicialmente las aves pasan más tiempo cerca del nido, y luego van realizando viajes más largos, o “excursiones” a medida que van creciendo (Yamaç & Bilgin, 2012; Margalida et al., 2013; Krüger et al., 2014; López-López et al., 2014b). Esto implica un incremento en el tamaño del *home range* con el tiempo en individuos volantones, lo cual puede ser explicado por diferentes razones. Por ejemplo, se ha visto en varias especies de aves rapaces que los juveniles presentan movimientos restringidos al área natal durante el primer tiempo con vuelos progresivamente más grandes, lo que suele estar relacionado con el hecho de que es el momento durante el cual los juveniles adquieren y mejoran sus habilidades de vuelo aprendiendo en un entorno familiar (Cadahía et al., 2005; Soutullo et al., 2006). Por otro lado, el incremento en los patrones de movimiento puede deberse a que los juveniles empiezan a competir por los recursos con aves más experimentadas (sub-adultos y adultos), y al ser los juveniles los menos experimentados deben moverse más para poder adquirir alimentos (Yamaç & Bilgin, 2012; Krüger et al., 2014). Además, el incremento de

las áreas de acción de los buitres coincide con el inicio del siguiente período reproductivo (Phipps et al., 2013a; López-López et al., 2014b; Krüger & Amar, 2017), durante el cual disminuye el cuidado parental y el aprovisionamiento de comida, dando inicio a la actividad sexual y al incremento de la defensa del territorio, motivando así a los juveniles a dejar el territorio natal (Mundy et al., 1992; Margalida et al., 2003).

Este comportamiento de movimiento durante el período de dispersión natal mostró diferencias tanto a nivel individual como a nivel poblacional (Meyburg et al., 2004; Castaño et al., 2015; Krüger & Amar, 2017). Por ejemplo, estudios en el Alimoche mostraron una gran variabilidad entre los individuos marcados en diferentes sitios. Las aves capturadas en Francia viajaron distancias menores que las aves marcadas en Bulgaria (Meyburg et al., 2004). Por otro lado, Krüger y Amar (2017) encontraron que el tamaño del *home range* y la distancia al nido de los Quebrantahuesos aumenta progresivamente durante los primeros meses de vida (Margalida et al., 2013; López-López et al., 2014b; Margalida et al., 2016), pero reportaron valores de *home range* mucho mayores que los estudios previos, incluso para aves marcadas con tecnologías de seguimiento similares.

Este período de post-dependencia de los padres es uno de los momentos más críticos en la historia de vida de las aves (Penteriani & Delgado, 2009; Clobert et al., 2012). Esto es especialmente relevante en buitres donde este período puede demorar varios años. Sin embargo, hasta el momento hay muy poca información, y solo fue evaluado en 5 especies de buitres. Para evaluar esta etapa, la mayoría de los volantones fueron capturados en los nidos antes de independizarse de los padres. La obtención de datos de este tipo puede ser una gran limitante para algunas especies, como por ejemplo el Cóndor Andino, para las cuales el acceso a los nidos es logísticamente difícil y riesgoso para los investigadores. Sin embargo, dadas las altas tasas de mortalidad registradas durante este período (Oppel et al., 2015; Sherub et al., 2017; Martens et al., 2018) conocer los patrones de movimiento en los primeros meses de vida podría enriquecer en gran medida los planes de manejo de los buitres y su conservación.

Tabla 2.1: Esfuerzo de investigación realizado en cada categoría estudiada considerando la especie y el número de estudios

Categoría	Especies	N° de estudios
Dispersión Natal	Buitre Negro (<i>Aegypius monachus</i>)	4
	Quebrantahuesos (<i>Gypaetus barbatus</i>)	4
	Buitre Dorsiblanco Africano (<i>Gyps africanus</i>)	
	Buitre del Cabo (<i>Gyps coprotheres</i>)	1
	Buitre Leonado (<i>Gyps fulvus</i>)	1
	Alimoche (<i>Neophron percnopterus</i>)	2
	Cóndor Californiano (<i>Gymnogyps californianus</i>)	
	Buitre del Himalaya (<i>Gyps himalayensis</i>)	
Patrones de movimiento	Buitre Negro (<i>Aegypius monachus</i>)	4
	Quebrantahuesos (<i>Gypaetus barbatus</i>)	8
	Buitre Dorsiblanco Africano (<i>Gyps africanus</i>)	1
	Buitre del Cabo (<i>Gyps coprotheres</i>)	4
	Buitre Leonado (<i>Gyps fulvus</i>)	5
	Alimoche (<i>Neophron percnopterus</i>)	5
	Cóndor Californiano (<i>Gymnogyps californianus</i>)	1
	Buitre del Himalaya (<i>Gyps himalayensis</i>)	1
Estacionalidad	Buitre Negro (<i>Aegypius monachus</i>)	3
	Quebrantahuesos (<i>Gypaetus barbatus</i>)	5
	Buitre Dorsiblanco Africano (<i>Gyps africanus</i>)	1
	Buitre del Cabo (<i>Gyps coprotheres</i>)	3
	Buitre Leonado (<i>Gyps fulvus</i>)	1
	Alimoche (<i>Neophron percnopterus</i>)	1
	Cóndor Californiano (<i>Gymnogyps californianus</i>)	1
	Buitre del Himalaya (<i>Gyps himalayensis</i>)	1
Comparaciones entre sexo y edades	Buitre Negro (<i>Aegypius monachus</i>)	2
	Quebrantahuesos (<i>Gypaetus barbatus</i>)	5
	Buitre Dorsiblanco Africano (<i>Gyps africanus</i>)	
	Buitre del Cabo (<i>Gyps coprotheres</i>)	3
	Buitre Leonado (<i>Gyps fulvus</i>)	
	Alimoche (<i>Neophron percnopterus</i>)	1
	Cóndor Californiano (<i>Gymnogyps californianus</i>)	1
	Buitre del Himalaya (<i>Gyps himalayensis</i>)	

Tabla 2.1 (continuación): Esfuerzo de investigación realizado en cada categoría estudiada considerando la especie y el número de estudios

Categoría	Especies	N° de estudios
Subsidios de alimento	Buitre Negro (<i>Aegypius monachus</i>)	1
	Quebrantahuesos (<i>Gypaetus barbatus</i>)	3
	Buitre Dorsiblanco Africano (<i>Gyps africanus</i>)	1
	Buitre del Cabo (<i>Gyps coprotheres</i>)	1
	Buitre Leonado (<i>Gyps fulvus</i>)	2
	Alimoche (<i>Neophron percnopterus</i>)	2
	Cóndor Californiano (<i>Gymnogyps californianus</i>)	1
	Buitre del Himalaya (<i>Gyps himalayensis</i>)	
Reintroducciones	Buitre Negro (<i>Aegypius monachus</i>)	1
	Quebrantahuesos (<i>Gypaetus barbatus</i>)	4
	Buitre Dorsiblanco Africano (<i>Gyps africanus</i>)	
	Buitre del Cabo (<i>Gyps coprotheres</i>)	
	Buitre Leonado (<i>Gyps fulvus</i>)	
	Alimoche (<i>Neophron percnopterus</i>)	2
	Cóndor Californiano (<i>Gymnogyps californianus</i>)	1
	Buitre del Himalaya (<i>Gyps himalayensis</i>)	

Patrones de movimiento

Comprender cómo se mueven los animales puede resultar un gran desafío cuando se trata de especies que, como los buitres, pueden llegar a desplazarse cientos de kilómetros en un solo día (Alarcón & Lambertucci, 2018a). Gracias a las nuevas tecnologías, se ha mejorado notablemente la comprensión sobre los movimientos y el uso del espacio de estas especies. Sin embargo, y a pesar de la vasta bibliografía al respecto, no existe una única forma de estimar el área de acción de los animales, ni tampoco un consenso claro sobre cuál es el mejor estimador, ya que puede variar enormemente entre las especies (Powell & Mitchell, 2012; Walter et al., 2015) y la metodología utilizada para el análisis de datos influye en los valores y en la interpretación de los resultados de cada estimador del *home range* (Walter et al., 2015). Lo mismo ocurre al intentar comparar las distancias voladas, debido a que existen transmisores programados para tomar datos con

mayor frecuencia que otros, y a los diferentes métodos empleados para medir distancias, las comparaciones entre especies no son exactas.

Hasta el momento, 24 estudios han reportado el *home range* en individuos inmaduros de buitres. Estos trabajos emplearon una gran variedad de estimadores para las diferentes especies, e incluso hay diferencias en los estimadores utilizados para una misma especie. La mayoría de los artículos reportaron más de un estimador de *home range*, los cuales variaron entre: Mínimo Polígono Convexo, Densidad de Kernel Fijo -*Fixed Kernel Density estimator*-, estimador de Densidad de Kernel Adaptativo -*Adaptive Kernel Density estimator*- y Modelo de movimiento del Puente Browniano. A pesar de ser ampliamente criticado porque tiende a sobreestimar el *home range* de los animales, el estimador del MCP ha sido el más reportado (15/24) en los estudios de movimiento durante el período de dispersión. Sin embargo, dada la simplicidad del cálculo del MCP, este estimador es el único que permite comparar fácilmente las áreas utilizadas por las diferentes especies de buitres e incluso por las diferentes poblaciones de buitres dentro de una misma especie.

El comportamiento de dispersión, y las estrategias empleadas durante este período pueden diferir no solo entre especies, sino también entre poblaciones de una misma especie (por ejemplo, García-Herrera & García González, 2012). Cinco de las 8 especies que reportaron datos de movimiento en inmaduros son especies que presentan hábitos migratorios (Buitre Negro, Alimoche, Buitre del Himalaya, Buitre del Cabo y Buitre Leonado), e incluso dentro de la misma especie algunas poblaciones pueden ser sedentarias o no (Buitre Negro) (del Hoyo et al., 1994). Esta diferencia en los hábitos de movimiento de las poblaciones también dificulta la comparación del área usada entre las especies. La edad de los individuos es otro factor a tener en cuenta al comparar los patrones del movimiento ya que por ejemplo para el Buitre Negro solo se han reportado datos durante el período de dispersión natal, mientras que para el Buitre Dorsiblanco Africano solo hay datos de individuos inmaduros (ver sección “*Dispersión Natal*” y “*Comparaciones entre edad y sexo*”) (Tabla 2.2).

Tabla 2.2: Detalles de cada uno de los estudios encontrados para cada especie. Se reporta la especie, la referencia bibliográfica, el número de individuos analizados, diferenciando entre edades y sexos cuando fue posible. Además se reporta si evaluaron animales reintroducidos y si en el área de estudio hay sitios de suplemento de alimento.

Especie	Referencia	N° individuos	Edades	Reintroducidos	Sexo	Suplemento dietario
Buitre Negro <i>(Aegypius monachus)</i>	(Castaño et al., 2015)	12	9 volantones (90-95 días) 3 juveniles (< 120 días)	4 juveniles de < 120 días en vertederos de carroña	8 Machos 2 Hembras 2 NA	Si
	(García-Herrera & García González, 2012)	9	9 volantones		7 Machos 2 Hembras	
	(Gavashelishvili et al., 2012)	6	Volantones			
	(Yamaç & Bilgin, 2012)	4	volantones (95-100 días)		4 Machos	
Quebrantahuesos <i>(Gypaetus barbatus)</i>	(García-Jiménez et al., 2018)	19	juveniles (< 1 año) inmaduros (2 - 3 años) sub-adultos (4 - 5 años) <i>adultos (> 6 años)</i>	2 individuos de vida silvestre que cayeron a centro de rehabilitación		Si
	(Krüger & Amar, 2017)	3	Volantones		3 Hembras	Si
	(Margalida et al., 2016)	19	2 juveniles (< 1 año) 2 inmaduros (2 - 3 años) 8 sub-adultos (4 - 5 años) <i>9 adultos (> 6 años)</i>	2 individuos de vida silvestre que cayeron a centro de rehabilitación	9 Machos 10 Hembras	Si

Tabla 2.2 (continuación): Detalles de cada uno de los estudios encontrados para cada especie. Se reporta la especie, la referencia bibliográfica, el número de individuos analizados, diferenciando entre edades y sexos cuando fue posible. Además se reporta si evaluaron animales reintroducidos y si en el área de estudio hay sitios de suplemento de alimento.

Especie	Referencia	N° individuos	Edades	Reintroducidos	Sexo	Suplemento dietario
Quebrantahuesos <i>(Gypaetus barbatus)</i>	(López-López et al., 2014b)	9	Volantones	si, 6 criados en cautiverio	4 Machos 5 Hembras	si
	(Krüger et al., 2014)	18	10 juveniles (< 2 año) 2 inmaduros (2 - 4 años) 6 adultos (> 6 años)		9 Machos 9 Hembras	si
	(Gil et al., 2014)	9	3 juveniles 5 subadultos 1 adulto		3 Machos 6 Hembras	si
	(Margalida et al., 2013)	46	39 juveniles 3 inmaduros 4 subadultos	nacidos en vida silvestre (9) criados en cautiverio (37)	24 Machos 22 Hembras	si
	(Urios et al., 2010)	1	Juvenil		Hembra	si
Buitre Dorsiblanco Africano <i>(Gyps africanus)</i>	(Phipps et al., 2013a)	6	Inmaduros			si

Tabla 2.2 (continuación): Detalles de cada uno de los estudios encontrados para cada especie. Se reporta la especie, la referencia bibliográfica, el número de individuos analizados, diferenciando entre edades y sexos cuando fue posible. Además se reporta si evaluaron animales reintroducidos y si en el área de estudio hay sitios de suplemento de alimento.

Especie	Referencia	N° individuos	Edades	Reintroducidos	Sexo	Suplemento dietario
Buitre del Cabo (<i>Gyps coprotheres</i>)	(Martens et al., 2018)	8	Volantones			
	(Kane et al., 2016)	28	13 inmaduros (< 6 años) 15 adultos (> 6 años)			Si
	(Phipps et al., 2013b)	10	1 juvenil (1° año) 4 inmaduros (2-5 años) 5 adultos (> 5 años)			
	(Bamford et al., 2007)	16	1 inmaduro 5 adultos		Machos	
Buitre Leonado (<i>Gyps fulvus</i>)	(Peshev et al., 2018)	12	inmaduros (< 4 años)	7 individuos rehabilitados 5 vida silvestre		Si
	(Harel et al., 2016a)	65	juveniles (0-2 meses) adultos (> 5 años)		18 Machos 30 Hembras 17 NA	Si
	(Harel et al., 2016b)	17	juveniles (0-2 meses) adultos (> 5 años)			Si
	(Monsarrat et al., 2013)	28	inmaduros (< 5 años) adultos (> 6 años)			
	(García-Ripollés et al., 2011)	8	Subadultos Adultos			

Tabla 2.2 (continuación): Detalles de cada uno de los estudios encontrados para cada especie. Se reporta la especie, la referencia bibliográfica, el número de individuos analizados, diferenciando entre edades y sexos cuando fue posible. Además se reporta si evaluaron animales reintroducidos y si en el área de estudio hay sitios de suplemento de alimento.

Especie	Referencia	N° individuos	Edades	Reintroducidos	Sexo	Suplemento dietario
Alimoche (<i>Neophron percnopterus</i>)	(McGrady et al., 2018)	5	4 juveniles 1 subadulto			si
	(Buechley et al., 2018)	16	9 subadultos (2-4 años) 7 adultos (> 5 años)			
	(Oppel et al., 2015)	19	volantones			
	(Gradev et al., 2012)	3	1 juvenil 1 subadulto (4 años) 1 adulto (> 6 años)	si		si
	(Meyburg et al., 2004)	4	3 volantones	si, 1 adulto no envió datos		
Cóndor Californiano (<i>Gymnogyps californianus</i>)	(Rivers et al., 2014)	74	43 inmaduros (0-2 años) subadultos (3-5 años) 45 adultos (> 6 años)	si	43 Machos 31 Hembras	si
Buitre del Himalaya (<i>Gyps himalayensis</i>)	(Sherub et al., 2017)	18	inmaduros (1-2 años)			

Los *home ranges* reportados en la bibliografía para las especies estudiadas fueron muy extensos y variables entre las especies, e incluso entre individuos de la misma especie (por ejemplo, Phipps et al., 2013a; Castaño et al., 2015; Peshev et al., 2018). Entre las especies migrantes el valor máximo de MCP encontrado fue en individuos inmaduros de Buitre del Cabo ($492.300 \pm 259.427 \text{ km}^2$) (Phipps et al., 2013b), mientras que entre las especies que no migran, el máximo valor de MCP encontrado fue en un individuo sub-adulto de Quebrantahuesos (51.620 km^2) (Krüger et al., 2014). No obstante, el valor encontrado para el conjunto de 26 individuos de la población inmaduros de Cóndor Andino marcada en la Patagonia (MCP: $411.018,2 \text{ km}^2$; ver capítulo I) está próxima a los valores reportados para el Buitre del Cabo durante la migración (Phipps et al., 2013b). Si se compara este valor con los reportados para especies que no migran, el máximo valor encontrado representa tan solo el 28% del máximo valor encontrado en un sub-adulto de Cóndor Andino (MCP Cóndor Andino: $183.847,6 \text{ km}^2$, ver capítulo I; MCP Quebrantahuesos: 51.620 km^2 ; Krüger et al., 2014).

Entre las especies migradoras, la máxima distancia viajada en un solo día durante el período migratorio fue de 507 km para el Alimoche, sin embargo la distancia media reportada para la misma población en los vuelos migratorios fue de 172 km (Oppel et al., 2015). Los autores de ese trabajo sugieren que el valor máximo encontrado puede deberse a una facilitación de los vientos lo que permitió alcanzar ese valor. Entre las especies que no migran, la máxima distancia diaria de vuelo encontrada fue de 267,43 km para un individuo sub-adulto de Buitre Dorsiblanco Africano (Phipps et al., 2013a). No obstante este valor máximo encontrado es 35 km menor que el valor máximo estimado para un sub-adulto de Cóndor Andino (302,2 km; ver capítulo I). Estas diferencias pueden estar dadas por las características del paisaje en el que habitan las especies, de las capacidades intrínsecas de vuelo o a sesgos en la cantidad y calidad de datos que registró cada transmisor, ya que transmisores que registran más datos tienen mayor probabilidad de encontrar mayores distancias. El Buitre Dorsiblanco Africano registró mayor número de distancias diarias voladas (313 días) sin embargo, los transmisores fueron programados para transmitir únicamente 3 localizaciones por día (935 localizaciones totales; Phipps et al., 2013a). Mientras que en el Cóndor Andino se utilizó información de una localización por hora, y la distancia diaria fue estimada únicamente los días donde había al menos un 75% de los datos (1.002 localizaciones de GPS en 87 días).

Para enriquecer la comparación entre las especies con poblaciones migrantes y aquellas especies que no migran, sería útil contar con información correspondiente al área de acción en las zonas de invernada y de veranada de las poblaciones migrantes, ya que esto facilitaría la comparación de los patrones de movimiento en el período no migratorio. Entre las especies con poblaciones no migratorias, los mayores valores tanto de *home range* como de distancias de vuelo diaria fueron registrados en el Cóndor Andino. Esto podría deberse a que es una de las pocas especies de buitres y regiones donde aún no existen subsidios de alimento en forma de comederos que sean usados por esta especie, por lo tanto necesitan desplazarse grandes áreas en busca de alimento. Si bien en el área de estudio hay gran cantidad de ganado, el tipo de manejo es de ganadería extensiva, es decir que son animales criados en grandes campos donde el ganado puede moverse grandes distancias. Además, la disminución de la fauna marina en la costa chilena, que en el pasado servía como alimento de estas aves, puede estar generando que las aves deban realizar viajes más largos en búsqueda de alimento, como los realizados entre dos países para alimentarse en la estepa patagónica (Lambertucci et al., 2018).

Estacionalidad

El movimiento de los animales no es una propiedad estática, varios son los factores que determinan que un animal se mueva, y estos procesos pueden actuar a múltiples escalas tanto espaciales como temporales. Las variaciones temporales pueden ocurrir tanto por factores externos como por factores internos (Nathan et al., 2008; Morales et al., 2010). Entre los factores internos que puede determinar la estacionalidad de los movimientos se puede mencionar el período reproductivo de los animales (ver “*Dispersión Natal*”). Se ha visto por ejemplo que el inicio del período de dispersión en el Quebrantahuesos y el Buitre Dorsiblanco Africano coincide con el inicio reproductivo de los adultos, en ese momento los volantones empiezan a realizar vuelos cada vez más largos (Phipps et al., 2013a; López-López et al., 2014b; Krüger & Amar, 2017). Por su parte los sub-adultos también incrementan sus movimientos durante este período ya que los adultos defienden sus territorios, obligando así a los inmaduros a realizar viajes más largos en la búsqueda de alimentos (Yamaç & Bilgin, 2012; Krüger et al., 2014).

Entre los factores externos que pueden determinar la estacionalidad de los movimientos se encuentra el clima. En todas las especies de buitres se encontraron

estudios en los que se analizaron los movimientos de individuos inmaduros considerando la estacionalidad (Tabla 2.1). La metodología empleada varía entre los autores, pero en general se compara entre estaciones cálidas y estaciones frías. Las estaciones más cálidas pueden coincidir con los períodos de mayor disponibilidad de alimentos, ya sea por cotos de caza (Carrete & Donázar, 2005), fallecimiento de crías durante las pariciones de los grandes herbívoros, o movimientos de ganado doméstico entre diferentes áreas (Krüger et al., 2014; Margalida et al., 2017). Sin embargo, los resultados son diversos, por ejemplo se vio que los inmaduros de Quebrantahuesos se movieron más durante el invierno, esto podría deberse al inicio del período reproductivo en adultos, ya que este es el período de mayor escases de alimento debido al tipo de actividad ganadera practicada en el área (Krüger et al., 2014). Por el contrario, estudios en Buitre Negro y Buitre Leonado reportaron que los inmaduros se movieron más durante el verano debido a la menor disponibilidad de comida (García-Herrera & García González, 2012; Castaño et al., 2015; Peshev et al., 2018). Además, durante el verano los días son más largos y la temperatura del ambiente aumenta, mejorando las condiciones de vuelo para este grupo de aves que aprovechan el levantamiento que generan las corrientes térmicas para poder planear grandes distancias (Rivers et al., 2014; Harel et al., 2016a; Peshev et al., 2018). Los datos de movimiento de inmaduros de Cóndor Andino mostraron una marcada estacionalidad; durante los meses más cálidos estas aves se movieron mucho más que los meses fríos (ver Capítulo I). Además, en el área de estudio estos patrones coinciden con un incremento en la disponibilidad de alimento y a mejores condiciones climáticas que pueden estar favoreciendo al vuelo planeado del Cóndor.

Comparaciones entre edades y sexos

La mayor parte de los animales presentan una segregación espacial sesgada por la edad de los individuos como consecuencia del estatus reproductivo y de las diferencias en el modo de explotar los recursos. En general, los buitres adultos reproductores se asientan en un territorio y se comportan como forrajeadores de punto central, limitando sus movimientos alrededor del nido (Krüger et al., 2014; Alarcón et al., 2017), realizando movimientos cortos y directos entre los sitios de alimentación y los nidos (Stephens et al., 2008). Estos movimientos son diferentes al de los inmaduros durante el período de dispersión, los cuales al no estar atados a un territorio presentan movimientos más

erráticos, los cuales a su vez también pueden variar dependiendo del grado de inmadurez de las aves (Capítulo I). En este sentido, solo 9 artículos evaluaron las diferencias entre las edades de los individuos inmaduros (juveniles y sub-adultos). Entre ellos, por ejemplo, se ha reportado que durante los primeros meses de vida los volantones de Quebrantahuesos y de Buitres del Cabo presentan *home ranges* pequeños, los cuales coinciden con el área de cría, y realizan vuelos cortos, para ir gradualmente aumentando el área explorada (ver detalle en “*Dispersión Natal*”). En cambio, los individuos sub-adultos suelen realizar vuelos más largos, viajando mayores distancias totales y por lo tanto el tamaño del área utilizada va aumentando hasta alcanzar la adultez (Margalida et al., 2013; Phipps et al., 2013a; Kane et al., 2016; Krüger et al., 2014; Margalida et al., 2016; García-Jiménez et al., 2018). Patrones similares se reportan en el capítulo I de esta tesis para inmaduros de Cóndor Andino, donde se observa que en las áreas de mayor intensidad de uso del *home range*, así como también en las distancias de vuelo diarias y por hora, hay una marcada diferencia entre los dos grupos etarios evaluados, siendo que los individuos sub-adultos presentaron mayores desplazamientos que los inmaduros.

En muchas especies se ha visto que la dispersión de los animales difiere entre los géneros, es decir que la dispersión puede estar sesgada por el sexo (Trochet et al., 2016; Li & Kokko, 2019). En las aves el patrón más comúnmente encontrado es que las hembras dispersan con mayor frecuencia y más lejos que los machos (Greenwood, 1980; Trochet et al., 2016). Sin embargo, ninguno de los 9 estudios que analizan el movimiento de los inmaduros en función del sexo reportaron diferencias en el movimiento durante el período dispersivo, atribuyendo esta falta de diferencia en el movimiento entre sexos a que las especies estudiadas son monomórficas, y por ende presentan características similares con requerimientos similares durante esta primer etapa de vida (Krüger et al., 2014; Rivers et al., 2014). A diferencia del resto de las especies, el Cóndor Andino presenta jerarquía entre sexos y un marcado dimorfismo sexual, siendo los machos de mayor tamaño que las hembras (Donázar et al., 1999; Alarcón et al., 2017). Sin embargo, esta especie tampoco reportó diferencias en los patrones de movimiento entre sexos en el *home range*. En cambio, si se encontró un efecto de la interacción entre el sexo y la temporada, así como también entre el sexo y la edad para las distancias viajadas por hora. Es decir, hay diferencias en la velocidad de movimiento por temporada y entre edades, pero la intensidad de esta variación depende del sexo de los individuos. En este caso, las distancias voladas por hora por los machos sub-adultos es mayor que la de las hembras en

temporadas frías (Capítulo I). Estas diferencias en la velocidad de vuelo pueden deberse a que los machos sub-adultos pueden ser percibidos como posibles competidores, especialmente durante la temporada reproductiva, por lo que podrían verse obligados a desplazarse a mayor velocidad en búsqueda de mejores sitios de forrajeo y pernocte (Donázar et al., 1999; Padró et al., 2019).

Subsidios de alimento

La mayoría de los Buitres del Viejo y del Nuevo Mundo son carroñeros obligados (del Hoyo et al., 1994; Ferguson-Lees & Christie, 2001) y en la naturaleza los recursos alimenticios para estas aves suelen ser escasos. Sin embargo, este grupo es muy flexible y puede hacerle frente a la escases e imprevisibilidad del alimento (Mundy et al., 1992). En este sentido, muchas de las especies de buitres utilizan fuentes de alimentos de origen antrópico, ya sean carroñas de animales muertos producto de la caza o de ganado doméstico, así como también productos de desecho que obtienen de basurales o rellenos sanitarios (Oro et al., 2013; Al Fazari & McGrady, 2016; Plaza & Lambertucci, 2018a; Plaza et al., 2019a). Además, con fines de conservación de estas aves carroñeras muchos países han optado por implementar estaciones de alimentación suplementarias comúnmente conocidas como “restaurantes para los buitres” (“muladares” o “*vulture restaurants*”); (Margalida et al., 2010; López-López et al., 2014b; Cortés-Avizanda et al., 2016). Esta estrategia, ampliamente utilizada en Europa, Asia y África, se basa en el suplemento de alimentos en sitios específicos donde la comida es escasa. Diariamente se coloca alimento en las diferentes estaciones, las cuales están distribuidas en diferentes puntos del paisaje, pero la disponibilidad de alimentos en estos sitios no siempre es fija (Cortés-Avizanda et al., 2009). Si bien se ha reportado que esta estrategia podría tener efectos beneficiosos entre las aves carroñeras, incrementando la tasa de supervivencia de los juveniles (Piper et al., 1999; Margalida et al., 2014), estas fuentes de alimento relativamente predecibles pueden afectar el comportamiento de forrajeo y por ende los patrones de movimiento de los buitres.

Otra importante fuente de subsidio de alimentos para animales carroñeros son los basurales, los rellenos sanitarios y los sitios de descarte de desechos animales (por ejemplo, descartes de faenas, frigoríficos o pesquerías). Varias especies de buitres, como por ejemplo el Jote de Cabeza Negra, el Buitre Negro Europeo y el Alimoche, a diario

aprovechan estas fuentes de alimentos las cuales suelen ser superabundantes, predecibles y estables en el tiempo (Castaño et al., 2015; McGrady et al., 2018; Plaza et al., 2019a). Sin embargo, la disponibilidad de grandes cantidades de alimentos puede influir en el comportamiento dispersivo de las aves modificando los movimientos (Penteriani et al., 2006). Por ejemplo, los Alimoche suelen realizar viajes de alimentación que pueden alcanzar los 200 km entre diferentes vertederos (McGrady et al., 2018). Por el contrario, Castaño y colaboradores (2015) han reportado que uno de los juveniles de Buitre Negro marcados apenas se alejó de los basurales, y no migró como lo hicieron el resto de las aves seguidas.

El total de las especies de buitres para las cuales se estudiaron los patrones de movimiento en individuos inmaduros cuentan con subsidios de alimento en gran parte de sus rangos de distribución. Y particularmente 11 trabajos evalúan el efecto de los mismos sobre el movimiento de las aves (Tabla 2.1). Todos los trabajos coinciden en la importancia de estos sitios para la supervivencia de la población (Phipps et al., 2013a). Casi todos los trabajos mostraron que las aves de todas las especies hicieron uso (en mayor o menor intensidad) de estos recursos reportándose una gran variabilidad en la intensidad de uso entre individuos de la misma especie. Por ejemplo, la población de Quebrantahuesos de los Pirineos presentó menor área de acción (MCP) que la población de Sudáfrica, y estas diferencias fueron atribuidas a la predictibilidad de los alimentos (Krüger et al., 2014; Margalida et al., 2016). El área de estudio de los Pirineos se caracteriza por una gran abundancia de recursos alimenticios naturales, así como también presenta una gran red de estaciones de alimentación suplementaria, de hecho más del 70% del *home range* de la población estudiada tiene estaciones de alimentación (Margalida et al., 2016). La predictibilidad de estos sitios ha atraído a docenas de individuos, lo cual es particularmente importante en el caso de las aves inmaduras, ya que permanecen cerca de estas estaciones por largos períodos de tiempo (Sesé et al., 2005; Margalida et al., 2011 & 2016). Este comportamiento parece repetirse en otros buitres, como por ejemplo el Buitre Leonado y el Alimoche, para los cuales diversos estudios demuestran que estas aves están ligadas a sitios de alimentación suplementarias, y que estas fuentes de alimento determinan en gran medida sus rangos de acción (García-Ripollés et al., 2011; Monsarrat et al., 2013; López-López et al., 2014a & 2014b).

Los subsidios de alimento son una de las estrategias de conservación más utilizadas en buitres, y se ha resaltado numerosas veces la importancia que tienen, sobre todo en

especies categorizadas como en peligro crítico, ya que ayudan a reducir el riesgo de la falta de alimento o del consumo de tóxicos, entre otros (Cortés-Avizanda et al., 2016, Blanco, 2018). Si bien el suplemento de alimento es una estrategia de conservación ampliamente utilizada en buitres del viejo mundo, entre los buitres del nuevo mundo únicamente el Cóndor Californiano recibe subsidios de alimento intencionalmente y de manera extendida (Rivers et al., 2014). Sin embargo, los Jotes de Cabeza Negra pueden aprovechar los vertederos como fuentes de alimento (Plaza & Lambertucci, 2018a). En especies de aves rapaces se ha visto que los tamaños del *home range* varían de acuerdo a la densidad de presas, es decir que el rango de forrajeo es inversamente proporcional a la abundancia de alimentos (Fernández et al., 2009; Pérez-García et al., 2013). Por lo tanto, el uso de comederos artificiales es probable lo que más esté afectando al movimiento de los inmaduros de los buitres del Viejo Mundo donde esta práctica es muy común y no tanto a los buitres del nuevo mundo, donde aún no es tan frecuente. Esto podría explicar las diferencias en los patrones de movimiento reportados entre las especies de buitres que dependen de dichos subsidios y los rangos encontrados para individuos de Cóndor Andino. Actualmente la mayor fuente de alimento del Cóndor proviene de la ganadería extensiva, en campos de cientos a miles de hectáreas, por lo cual si bien es parcialmente predecible por región no es fija en un sitio. Por lo tanto, es probable que estas aves deban realizar mayor cantidad viajes en búsqueda de alimento. Sin embargo, hasta el momento prácticamente no hay estudios que evalúen los patrones de movimiento de estas especies en relación a las fuentes artificiales de alimento (pero ver Pavez, 2014).

Reintroducciones

Lamentablemente en los últimos años la mayoría de las poblaciones de buitres a nivel mundial han ido diezmado, incluso algunas especies han quedado al borde de la extinción (Buechley & Şekercioğlu, 2016). Las principales causas de estos decesos son de origen humano, por ejemplo el envenenamiento involuntario por algún contaminante (Ogada et al., 2012; Wiemeyer et al., 2017) o por el uso de cebos envenenados (Snyder & Schmitt, 2002; Ogada et al., 2012; Plaza et al., 2019b), la pérdida de recursos alimenticios (Snyder & Schmitt, 2002), la colisión y electrocución con tendidos eléctricos (Boshoff et al., 2011; Carrete et al., 2012; Phipps et al., 2013b), así como también la pérdida o modificación de sus hábitats (Carrete et al., 2010). Es por ello que una de las estrategias de

conservación más utilizadas en buitres es la cría en cautiverio y reintroducción de aves en la naturaleza. Esta estrategia ha sido ampliamente utilizada en varias especies de aves amenazadas, y ha llegado a evitar la extinción de algunas especies como por ejemplo el Cóndor Californiano (Snyder & Schmitt, 2002; Rivers et al., 2014) y el Quebrantahuesos (Margalida et al., 2013). Sin embargo, la estabilidad de una población es altamente dependiente del comportamiento de dispersión (de la Puente et al., 2011; Penteriani et al., 2011), y se sabe que estos rasgos pueden verse afectados por diversos factores tanto ambientales, poblacionales como individuales (Clobert et al., 2012).

Se encontraron 8 estudios que evalúan el movimiento en individuos que fueron criados en cautiverio o reintroducidos (Tabla 2.1 y Tabla 2.2), sin embargo, solo 4 evalúan las diferencias en los movimientos entre individuos de vida silvestre y los reintroducidos. En su mayoría (3/4) encontraron diferencias en los patrones de movimiento entre las aves de vida silvestre y las introducidas. Por ejemplo, los Quebrantahuesos reintroducidos de los Alpes y Andalucía se movieron más que la población de vida silvestre de los Pirineos (Margalida et al., 2013). Entre los factores que intentan explicar las diferencias en los movimientos se encuentra por ejemplo, que las aves criadas en cautiverio y luego reintroducidas pueden relajar las presiones de selección e incluso pueden modificar sus comportamientos debido a estos cambios. Estas aves, al haber estado en contacto con los humanos podrían percibir las actividades antrópicas como poco riesgosas. Frente a la disminución de los hábitats disponibles para la especie, podrían alterar su comportamiento, asociándose a estructuras o actividades antrópicas, creando trampas que pueden resultar en cambios en el comportamiento exploratorio y limitando su expansión como en el caso de los buitres de los Pirineos (Margalida et al., 2013 & 2016). Por el contrario, López-López y colaboradores (2014b) no encontraron diferencias ni en la edad en la cual iniciaron la dispersión, ni en los patrones espaciales entre los grupos de Quebrantahuesos reintroducidos y los de vida silvestre.

Por otro lado, estudios realizados en Buitre Negro Europeo muestran que los individuos que fueron rehabilitados y liberados en estaciones de alimentación suplementaria, quedaron más ligados a los sitios de liberación donde el recurso alimenticio es predecible durante el primer período de tiempo. Sin embargo, luego mostraron patrones de dispersión similares a las aves de vida silvestre (Castaño et al., 2015). De manera similar, estudios en el Cóndor Californiano no encontraron diferencias en el tamaño del *home range* mensual entre las aves de vida silvestre y las criadas en cautiverio y luego

liberadas (Rivers et al., 2014). Esta especie está categorizada como en peligro crítico con una población estimada de solo 446 individuos (IUCN, 2019), los esfuerzos de conservación de estos individuos es muy grande. Debido al estricto control que tienen sobre los individuos y a que una de las principales amenazas es el envenenamiento por plomo, las aves silvestres son capturadas continuamente para evaluar el estado sanitario (Rivers et al., 2014). Esto, sumado a la disponibilidad de alimentos predecibles en las estaciones de alimentación podría explicar la falta de diferencias entre individuos. Sin embargo, dado el bajo número de individuos reintroducidos que fueron estudiados poco se sabe sobre el efecto que puede tener este tipo de estrategias de conservación sobre los movimientos de los inmaduros durante el período dispersivo.

En el caso del Cóndor Andino, a lo largo de su distribución existen diferentes programas de conservación de la especie (ej., Argentina: Programa de Conservación Cóndor Andino –PCCA-; Chile: Programa Binacional de Conservación Cóndor Andino –PBCCA-; Perú: Plan Nacional para la Conservación del Cóndor Andino), que se dedican a la rehabilitación de animales de vida silvestre que por diferentes motivos fueron mantenidos en cautiverio durante un período de tiempo. Además como parte de algunos de estos proyectos se realizan la cría de individuos en cautiverio, los cuales son posteriormente liberados a la naturaleza (www.bioandina.org.ar; <https://aveschile.cl/proyecto-condor/>) con el fin de repoblar sitios donde actualmente la población ha desaparecido o está reducida. Hasta el momento la única información disponible sobre comportamiento de movimiento de los cóndores juveniles reintroducidos provienen del “Programa Binacional de Conservación Cóndor Andino Chile & Argentina” (De Martino, 2009), donde reportan el tamaño del *home range* de 20 juveniles los cuales fueron liberados en Chile (8), Valle Encantado provincia de Neuquén (5), Catamarca (1), Pailemán provincia de Río Negro (6). El mayor *home range* reportado corresponde a las aves liberadas en Sierra Pailemán, Río Negro (79.973,9 km²), mientras que las aves liberadas en Valle Encantado, Río Negro, a unos 60 km aproximadamente de sitio de captura de las aves estudiadas en esta tesis, reportaron un *home range* estimado mediante MCP de 37.281,9 km² (en base a 376 localizaciones obtenidas para 5 individuos marcados con transmisores satelitales –PTT100 y PTT 100 GPS- de la empresa Microwave Telemetry). Es decir que este grupo de aves reintroducidas presentó un área de acción casi cinco veces menor que la reportada en esta tesis para un solo individuo. Sin embargo, en base a los resultados de esta tesis, el número de localizaciones de GPS evaluadas en ese

trabajo probablemente no alcanzó el valor mínimo para acercarse a la asíntota del *home range*. Por lo tanto, no es posible saber si el área de acción tan reducida puede deberse a la poca cantidad de datos reportados o a que los individuos fueron reintroducidos.

CONCLUSIÓN

Esta revisión bibliográfica deja en evidencia la falta de información que existe sobre el período de dispersión en inmaduros de buitres del mundo. Solo en 5 de las especies hay una cantidad de artículos considerable para intentar comprender cómo se mueven los individuos en este período. En general, durante los primeros meses del período de dispersión los individuos están muy asociados al territorio de sus padres, tiempo durante el cual adquieren habilidades de vuelo y de búsqueda de alimento. Luego comienzan a realizar viajes más largos hasta independizarse de los padres. Sin embargo, durante esta etapa los juveniles en el Viejo Mundo se alimentaron en mayor medida en las estaciones de subsidios de alimento, lo cual puede estar restringiendo los movimientos de estas aves. A diferencia del resto de las especies, el Cóndor Andino se alimenta principalmente de ganado que está en zonas agrestes de la estepa, y no dependen de subsidios de alimentos para subsistir, con lo cual deben viajar grandes distancias para encontrar alimento. De hecho, para esta especie se reportan los valores de *home range* más grandes (ver capítulo I) comparado con cualquier buitre del mundo que no migra, y equivalentes a los *home range* de algunos buitres migradores (Phipps et al., 2013b). Sumado a esto, es la única especie estudiada que presenta un comportamiento despótico muy marcado, lo cual puede estar forzando a los inmaduros de Cóndor a tener que viajar y explorar aún más que en otras especies de buitres.

Los buitres representan especies muy interesantes para el estudio del movimiento durante el período de dispersión debido a las características de historias de vida, rol ecológico y a la escasez de información sobre este grupo de aves tan amenazado. Si bien en los últimos años la información de este grupo ha ido creciendo, todavía es escasa o nula para algunas especies. Dada la gran diversidad de metodologías empleadas para los análisis se sugiere unificar criterios de evaluación, los cuales podrían aportar gran información para un adecuado diseño de estrategias de manejo y conservación.

APÉNDICE

Apéndice 2.1: Artículos encontrados en inmaduros de Buitres se reporta: especie, autores, revista y año, título, área de estudio y objetivo de cada estudio.

Especie	Autores	Revista. (Año)	Título	Región. País	Objetivo
Buitre Negro (<i>Aegypius monachus</i>)	Castaño, Sánchez, Díaz-Portero & Robles	Ardeola. (2015)	Dispersal and survival of juvenil Black vultures <i>Aegypius monachus</i> in central Spain	Ciudad Real y Toledo. España	Conocer las áreas utilizadas durante la dispersión de los juveniles, explorando posibles diferencias entre el sexo, y circunstancias de marcado (volantones o rehabilitados).
	García-Herrera & González-García	Ecología. (2012)	Patrones de movimiento y uso del espacio en la dispersión juvenil del Buitre Negro (<i>Aegypius monachus</i>)	Ciudad Real y Toledo. España	Estudiar los movimientos y uso del espacio de los jóvenes de Buitre negro con el objetivo de conocer: 1) como se desplazan y 2) si seleccionan el hábitat.
	Gavashelishvili, McGrady, Ghasabian & Bildstein	Bird Study. (2012)	Movements and habitat use by immature Cinereous Vultures (<i>Aegypius monachus</i>) from the Caucasus	Georgia y Armenia	Estudiar los movimientos e investigar la influencia de las variables ambientales y temporales a gran escala: A) movimientos detallados durante varios años de juveniles e inmaduros; B) preferencia de hábitat, C) generar mapas de idoneidad del hábitat en función de las preferencias.
	Yamaç & Bilgin	Ardea. (2012)	Post-fledging movements of Cinereous Vultures <i>Aegypius monachus</i> in Turkey revealed by GPS telemetry	Türkmenbaba. Turquía	Conocer el movimiento y uso del hábitat durante la dispersión en un sitio reproductivo.
Quebrantahuesos (<i>Gypaetus barbatus</i>)	García-Jiménez, Pérez-García & Margalida	BMC Ecology. (2018)	Drivers of daily movement patterns affecting an endangered vulture flight activity	Pirineos. Francia y España	Evaluar la influencia de factores internos y externos en los patrones de actividad diaria del vuelo

Apéndice 2.1 (continuación): Artículos encontrados en inmaduros de Buitres se reporta: especie, autores, revista y año, título, área de estudio y objetivo de cada estudio.

Especie	Autores	Revista. (Año)	Título	Región. País	Objetivo
Quebrantahuesos (<i>Gypaetus barbatus</i>)	Krüger & Amar	Bird Study. (2017)	Insights into post-fledging dispersal of Bearded Vultures <i>Gypaetus barbatus</i> in southern Africa from GPS satellite telemetry	Maloti-Drakensberg. Sudáfrica	Estudiar el movimiento posterior al emplume en 3 Quebrantahuesos en el Sur de África
	Margalida, Pérez-García, Alos & Moreno-Opo	Scientific Reports. (2016)	Spatial and temporal movements in Pyrenean bearded vultures (<i>Gypaetus barbatus</i>): Integrating movement ecology into conservation practice	Pirineos. España, Francia y Andorra	Describir los patrones de alcance espaciales y temporales específicos de la edad y el sexo de 19 Quebrantahuesos
	López-López, Gil & Alcántara	Journal of Raptor Research. (2014b)	Post-fledging dependence period and onset of natal dispersal in Bearded vultures (<i>Gypaetus barbatus</i>): New insights from GPS satellite telemetry	Pirineos y montañas Cantábricas. España	Examinar la ecología espacial de los Quebrantahuesos durante el período de dependencia post emplume usando telemetría satelital
	Krüger, Reid & Amar	Plos One. (2014)	Differential range use between age classes of Southern African Bearded vultures <i>Gypaetus barbatus</i>	Maloti-Drakensberg. Sudáfrica	Proporcionar una comprensión integral del comportamiento de alcance de todas las clases de edades seguidas durante varios años y estaciones, y describir como varía entre individuos el tamaño del <i>home range</i> y la distancia movida entre puntos, y como estos parámetros difieren con la edad, el sexo, la estación y el estado reproductivo

Apéndice 2.1 (continuación): Artículos encontrados en inmaduros de Buitres se reporta: especie, autores, revista y año, título, área de estudio y objetivo de cada estudio.

Especie	Autores	Revista. (Año)	Título	Región. País	Objetivo
	Gil, Báguena, Sánchez-Castilla, Antor, Alcántara & López-López	Ardeola. (2014)	Home range and movements of non-breeding Bearded Vultures tracked by satellite telemetry in the Pyrenees	Pirineos. España	A) Cuantificar el tamaño del <i>home range</i> y los patrones de movimiento en los Pirineos y, B) Determinar el grado de solapamiento entre <i>home ranges</i> y la localización de las estaciones de alimentación suplementaria.
Quebrantahuesos (<i>Gypaetus barbatus</i>)	Margalida, Carrete, Hegglin, Serrano, Arenas & Donázar	Plos One. (2013)	Uneven large-scale movement patterns in wild and reintroduced pre-adult Bearded Vultures: conservation implications	Pirineos. Andalucía, España. Los Alpes. Francia, Italia, Austria y Suiza	Examinar patrones de movimiento de los individuos pre-adultos no reproductivos en la población de vida silvestre de los Pirineos y Andalucía
	Urios, López-López, Limiñana & Godino	Ornis Fennica. (2010)	Ranging behaviour of a juvenile Bearded Vulture (<i>Gypaetus barbatus meridionalis</i>) in South Africa revealed by GPS satellite telemetry	Parque Nacional uKhahlamba Drakensberg, Sudáfrica	Describir el comportamiento de alcance de un ave juvenil de Sudáfrica
Buitre Dorsiblanco Africano (<i>Gyps africanus</i>)	Phipps, Willis, Wolter & Naidoo	Plos One. (2013a)	Foraging Ranges of Immature African White-Backed Vultures (<i>Gyps africanus</i>) and Their Use of Protected Areas in Southern Africa	Reserva de Vida Silvestre Mankwe, Sudáfrica	Estudiar los patrones de movimiento de los inmaduros del Buitre Dorsiblanco capturado en la naturaleza en Sudáfrica

Apéndice 2.1 (continuación): Artículos encontrados en inmaduros de Buitres se reporta: especie, autores, revista y año, título, área de estudio y objetivo de cada estudio.

Especie	Autores	Revista. (Año)	Título	Región. País	Objetivo
Buitre del Cabo (<i>Gyps coprotheres</i>)	Martens, Pfeiffer, Downs & Venter	Journal of Ornithology. (2018)	Post-fledging movement and spatial ecology of the endangered Cape Vulture (<i>Gyps coprotheres</i>)	Idutywa, Provincia Oriental del Cabo, Sudáfrica	Determinar los movimientos posteriores al emplume y la ecología espacial de juveniles de Buitres del Cabo en Sudáfrica
	Kane, Wolter, Neser, Kotze, Naidoo & Monadjem	Bird Study. (2016)	Home range and habitat use selection of Cape Vultures <i>Gyps coprotheres</i> in relation to supplementary feeding	Gauteng, Noroeste, Mpumalanga y Cabo norte, Sudáfrica	Comprender los efectos de proporcionar alimentos suplementarios en la ecología de movimiento de los buitres. Examinar la asociación entre el movimiento y la distribución de los <i>vulture restaurants</i> .
	Phipps, Wolter, Michael, MacTavish & Yarnell	Plos One. (2013b)	Do power lines and protected areas present a catch-22 situation for Cape Vultures (<i>Gyps coprotheres</i>)?	Reserva de vida silvestres Mankwe, Sudáfrica	A) Conocer el tamaño y la extensión de los <i>home range</i> en relación a los tendidos eléctricos y áreas protegidas en el sur de África. B) Evaluar la capacidad de los datos del seguimiento con GPS para identificar áreas de potencial alto riesgo para informar en futuras estrategias de mitigación
	Bamford, Diekmann, Monadjem & Mendelsohn	Bird Conservation International. (2007)	Ranging behaviour of Cape Vultures <i>Gyps coprotheres</i> from an endangered population in Namibia	Meseta Waterberg, Namibia	Presentar datos de 18 meses de rastreo satelital de 5 machos adultos y un inmaduro de Buitres del Cabo de la colonia de Waterberg.

Apéndice 2.1 (continuación): Artículos encontrados en inmaduros de Buitres se reporta: especie, autores, revista y año, título, área de estudio y objetivo de cada estudio.

Especie	Autores	Revista. (Año)	Título	Región. País	Objetivo
Buitre Leonado (<i>Gyps fulvus</i>)	Peshev, Stoynov, Parvanov & Grozdánov	Acta Zoologica Bulgarica. (2018)	Seasonal and spatial dynamics of the population of the Griffon Culture <i>Gyps fulvus</i> (Hablizl, 1783) (Aves: Accipitridae) in Southwestern Bulgaria	Kresna Gorge, Sudoeste Bulgaria	Presentar y analizar datos sobre el movimiento de 7 Buitres Leonados reintroducidos en Kresna Gorge, equipados con GPS. El <i>home range</i> , el área central, movimientos diarios, dormideros y la diferencia entre movimientos estacionales son presentados y comparados con datos de otras colonias.
	Harel, Duriez, Spiegel, Fluhr, Horvitz, Getz, Bouten, Sarrazin, Hatzofe & Nathan	Philosophical Transactions B. (2016a)	Decision-making by a soaring bird: time, energy and risk consideration at different spatio-temporal scales	Desierto Negev, Israel. Grands Causses, Francia	Examinar cómo las aves toman decisiones de movimiento integrando aspectos de la biomecánica del vuelo, la ecología del movimiento y el comportamiento en un marco jerárquico que investiga la variación de la trayectoria de vuelo en varias escalas espaciales.
	Harel, Horvitz & Nathan	Scientific Reports. (2016b)	Adult vultures outperform juveniles in challenging thermal soaring conditions	Israel	Estudiar movimientos de forrajeo del Buitre Leonado, que dependen en gran medida de planear por térmicas (y también de planear por las dinámicas) para minimizar el gasto energético y forrajear en grupo.
	Monsarrat, Benhamou, Sarrazin, Bessa- Gomes, Bouten & Duriez	Plos One. (2013)	How predictability of feeding patches affects home range and foraging selection in Avian Social Scavengers?	Grands Causses, Francia	Investigar el impacto de las estaciones de alimentación en el comportamiento de forrajeo a través del seguimiento con GPS

Apéndice 2.1 (continuación): Artículos encontrados en inmaduros de Buitres se reporta: especie, autores, revista y año, título, área de estudio y objetivo de cada estudio.

Especie	Autores	Revista. (Año)	Título	Región. País	Objetivo
Buitre Leonado (<i>Gyps fulvus</i>)	García-Ripollés, López-López & Urios	Acta Ornithologica. (2011)	Ranging behaviour of non- breeding Eurasian Griffon Vultures <i>Gyps fulvus</i> : a GPS- telemetry study	Distrito Cinctorres, Provincia Castellón, España	Evaluar el <i>home range</i> de 8 Buitres Leonados no reproductivos en España, tratando de responder las principales preguntas sobre cuándo (momento del día), y que tan lejos (distancias horarias y diarias), y el rango de movimiento (tamaño del <i>home range</i>)
	McGrady, Karelus, Rayaleh, Sarrouf, Willson, Meyburg, & Bildstein	Bird Study. (2018)	Home ranges and movements of Egyptian Vultures <i>Neophron percnopterus</i> in relation to rubbish dumps in Oman and the Horn of Africa	Omán y Yibutí	Estudiar el <i>home range</i> y los patrones de movimiento de Alimoche no reproductivos vía satélite, en relación con la ubicación de sitios donde el alimento es abundante y predecible
Alimoche (<i>Neophron percnopterus</i>)	Buechley, McGrady, Çoban & Şekercioğlu	Biodiversity and Conservation. (2018)	Satellite tracking a wide- ranging endangered vulture species to target conservation actions in the Middle East and East Africa	Este Medio y Este de África (Turquía, Armenia, Etiopía y Yibutí)	Resumir el tamaño del <i>home range</i> por clase de edad, individuos reproductivos y no reproductivos, y por temporada. Identificar cuantitativamente el uso de las áreas principales a partir de la distribución de utilización. Desarrollan modelos de selección de recursos para identificar los factores que influyen el uso del espacio y generar mapas de ocurrencia sobre partes poco estudiadas del rango de especies

Apéndice 2.1 (continuación): Artículos encontrados en inmaduros de Buitres se reporta: especie, autores, revista y año, título, área de estudio y objetivo de cada estudio.

Especie	Autores	Revista, Año	Título	Región. País	Objetivo
	Oppel, Dobrev, Arkumarev, Saravia, Bounas, Kret, Velevski, Stoychev & Nikolov	Ibis. (2015)	High juvenile mortality during migration in a declining population of a long-distance migratory raptor	Bulgaria, Grecia, República Yugoslava de Macedonia y Albania	Estimar la probabilidad de supervivencia de juveniles de Alimoche para cuantificar el grado de mortalidad antropogénica.
Alimoche (<i>Neophron percnopterus</i>)	Graved, García, Ivanov, Zhelev & Kmetova	Acta Zoologica Bulgarica. (2012)	Data from Egyptian Vultures (<i>Neophron percnopterus</i>) tagged with GPS/GSM transmitters in Bulgaria	Rhodopes Oriental y Russenski Lom, Bulgaria	Conocer el movimiento, la migración y la vagancia de los Alimoches de Bulgaria y, colectar datos generar datos medidas de conservación adecuadas y oportunas para la especie
	Meyburg, Gallardo, Meyburg & Dimitrova	Journal of Ornithology. (2004)	Migrations and sojourn in Africa of Egyptian vultures (<i>Neophron percnopterus</i>) tracked by satellite	Luberon, Francia. Varna, Bulgaria. Noroeste Grecia	Estudiar las migraciones de juveniles de 3 Alimoches de Francia y Bulgaria, y describir los patrones de movimiento, el momento de la migración, las rutas seguidas, velocidad y el rango de alcance en África

Apéndice 2.1 (continuación): Artículos encontrados en inmaduros de Buitres se reporta: especie, autores, revista y año, título, área de estudio y objetivo de cada estudio.

Especie	Autores	Revista, Año	Título	Región. País	Objetivo
Cóndor Californiano (<i>Gymnogyps californianus</i>)	Rivers, Johnson, Haig, Schwarz, Burnett, Brandt, George & Grantham	Bird Conservation International. (2014)	An analysis of monthly home range size in the critically endangered California Condor <i>Gymnogyps californianus</i>	Montañas Hopper, Pinnacles y Big Sur, California	Cuantificar las características del <i>home range</i> mensual para evaluar como las características individuales (edad, sexo, y estatus reproductivo) y los factores relacionados con los esfuerzos del programa de rehabilitación (cría en cautiverio, y sitio de liberación) puede estar vinculado a la variación en el tamaño del <i>home range</i> a lo largo del ciclo anual.
Buitre del himalaya (<i>Gyps himalayensis</i>)	Sherub, Fiedler, Duriez & Wikelski	Journal of Comparative Physiology A. (2017)	Bio-logging, new technologies to study conservation physiology on the move: a case study on annual survival of Himalayan vultures	Bután	Encontrar las causas específicas e individuales de mortalidad de Buitres del Himalaya usando bio-loggers con especial énfasis en las estrategias de movimiento anual y en las condiciones ambientales que enfrentan las aves durante el curso de sus movimientos.

CAPÍTULO III

**Factores internos y externos
que afectan el movimiento durante el
período de dispersión.**



Luis Ignacio Pérez

INTRODUCCIÓN

En los estudios de dispersión animal se asume que los individuos dispersantes se mueven con el objetivo de satisfacer sus necesidades básicas de obtención de alimento, para incrementar su supervivencia y que seleccionan nuevos sitios para explorar o asentarse de manera no aleatoria (Clobert et al., 2001; Nathan et al., 2008). Sin embargo, los mecanismos y las motivaciones que hacen que un animal se mueva son muy diversos, y el paradigma de la ecología de movimiento estipula que los patrones de movimiento se pueden explicar por las interacciones entre los individuos y el ambiente (Nathan et al., 2008). Es decir, que están determinados por una combinación de factores propios de cada individuo que incluyen el estado interno (ej. estado fisiológico-patológico y la personalidad), la capacidad de movimiento (ej. rasgos morfológicos) y la capacidad de navegación (ej. órganos sensoriales para obtener información). Además, los factores externos, que están representados por todos los factores bióticos y abióticos del ambiente pueden influenciar en las decisiones de movimiento. Por ejemplo el clima, la cercanía a estructuras antrópicas, el riesgo de depredación y la disponibilidad de alimentos (Nathan et al., 2008; Jachowski & Singh, 2015), pueden generar diferentes estrategias de dispersión entre los individuos y entre especies bajo diferentes condiciones y etapas de la dispersión (Delgado et al., 2010). Sin embargo, hasta la fecha hay poca información sobre los efectos que los factores internos y externos pueden tener en el movimiento animal bajo condiciones naturales.

Factores internos

Entre los factores internos que potencialmente pueden afectar el movimiento se encuentra el estado de salud de cada animal, el cual se explica por el estado fisiológico y la condición corporal (Nathan et al., 2008). Este puede ser evaluado a partir de diferentes variables, como por ejemplo a partir del análisis de los parámetros sanguíneos (Masello & Quillfeldt, 2004; Smith et al., 2007). Entre los parámetros sanguíneos más comúnmente utilizados para evaluar el estado de salud se encuentran la medición de proteínas totales, que están compuestas por las globulinas y la albumina, las cuales pueden alterarse ante la presencia de procesos patológicos (Plaza et al., 2019c). Las globulinas están compuestas por proteínas de fase aguda y anticuerpos las cuales actúan como parte importante de la respuesta inmune, elevando sus niveles ante un proceso inflamatorio o infeccioso (Cray &

Tatum, 1998; Plaza et al., 2019c). Por otro lado, la albumina es un importante marcador de funcionamiento hepático y del estado nutricional general (Ritchie et al., 1997). Por lo tanto, una disminución de sus niveles normales podría indicar malnutrición, enfermedad hepática o renal, inflamación crónica o parasitismo (Cooper, 2008; Samour & Howlett, 2008).

Otro de los parámetros hematológicos que se utilizan como indicadores del estado de salud general de las aves es el hematocrito que representa la proporción de glóbulos rojos que hay en la sangre total (Coles, 2007). Altos valores de hematocrito pueden deberse a deshidratación (Harrison et al., 2006) mientras que, valores bajos pueden deberse a anemias de diferentes orígenes (Campbell & Dein, 1984). El recuento absoluto de glóbulos blancos también es un parámetro útil para evaluar el estado de salud. Tanto los valores bajos como los altos de recuento absoluto de glóbulos blancos, pueden indicar enfermedades infecciosas, ya sean virales o bacterianas (Gálvez Martínez et al., 2009). Además, los valores de plomo en sangre, dada la problemática que representan para las aves (Plaza et al., 2018; Plaza & Lambertucci, 2018b), son una importante medición a tener en cuenta a la hora de evaluar el estado de salud. En aves carroñeras la exposición al plomo se produce principalmente debido al consumo de fragmentos de municiones que quedan en las carroñas producidas por las actividades de caza (Knott et al., 2010), lo cual puede tener importantes efectos en la salud y comportamiento de las aves e incluso puede llevarlos a la muerte (Finkelstein et al., 2012; Ogada et al., 2012; Ecke et al., 2017). Las características morfológicas de los individuos también pueden afectar los patrones de movimiento, por ejemplo, la morfología del ala está relacionada a varios parámetros de movimiento como la velocidad y la altitud de vuelo (Swaddle and Witter 1998; Milá et al., 2008; Watanabe, 2016). En los animales la capacidad de movimiento queda determinada por el tamaño del mismo, el cual puede ser estimado a partir de diferentes variables. Por ejemplo en aves, la longitud del tarso, el peso, la envergadura y la forma del ala determinan el grado de movilidad ya que afectan la capacidad de vuelo (Ruxton & Houston, 2004; Delgado et al., 2010; Watanabe, 2016; Graña Grilli et al., 2017).

La personalidad es uno de los factores internos que pueden afectar los movimientos durante el período de dispersión (Cote et al., 2010; Wey et al., 2015). Generalmente las especies se caracterizan por un conjunto dado de comportamientos específicos. Sin embargo, se ha visto que dentro de una misma especie los animales varían en el modo que tienen de responder a una situación en particular (Réale & Dingemanse, 2012). Cuando

estas diferencias son consistentes y relativamente predecibles a lo largo del tiempo se consideran personalidades diferentes (Cote et al., 2010; Réale & Dingemanse, 2012). Estas personalidades se pueden ver reflejadas en los patrones de movimiento y en el uso de espacio entre individuos (Wey et al., 2015; Spiegel et al., 2017). Se suele clasificar a los animales como individuos reactivos o proactivos (Cockrem, 2007) siendo los primeros individuos más tímidos, menos exploradores, menos propensos a tomar riesgos, y más dóciles, mientras que los individuos proactivos son más audaces, más exploradores, más propensos a tomar riesgos, y menos dóciles (Cockrem, 2007; Noguera et al., 2015). Mientras que las variaciones a nivel individual están siendo ampliamente estudiadas, la relación entre los rasgos de las personalidades y las estrategias de historia de vida han sido menos estudiadas (Réale et al., 2010; Spiegel et al., 2017). Estudios llevados a cabo en los últimos años demuestran que los individuos presentan una “dispersión dependiente de la personalidad”, es decir que la docilidad, la sociabilidad y el comportamiento exploratorio están asociadas con la tendencia a la dispersión (Dingemanse et al., 2003; Cote & Clobert, 2007; Cote et al., 2010). El estudio de las personalidades, como un componente del estado interno de los animales que puede estar afectando el proceso de dispersión, puede ser una herramienta importante en la interpretación de los procesos de dispersión, para predecir los movimientos de los individuos, y comprender las decisiones que toman frente a diferentes escenarios (Spiegel et al., 2017).

Factores externos

Sumado a los factores internos mencionados, los movimientos de los individuos se ven también afectados por diferentes factores externos los cuales pueden ser tanto de origen antrópico como ambiental (Bowler & Benton, 2005; Clobert et al., 2009; Delgado et al., 2010; Jachowski & Singh, 2015). Entre los factores de origen antrópico están, por ejemplo, las rutas que generan un efecto de fragmentación y pérdida del hábitat, así como también incrementan el riesgo de mortandad (Kociolek & Clevenger, 2009; Kociolek et al., 2011). Asimismo, las áreas urbanas pueden tener un efecto directo sobre el movimiento de los animales. Estas áreas proveen recursos alimenticios (ej. basura orgánica) que algunas especies de aves que presentan una gran flexibilidad de comportamiento pueden aprovechar, modificando sus patrones de movimiento (Gangoso et al., 2013; Novaes & Cintra, 2015; Plaza & Lambertucci, 2017). Sin embargo, otras especies que evitan zonas de gran densidad humana, pueden igualmente verse favorecidas por las actividades

antrópicas, como por ejemplo la ganadería. La carga ganadera puede tener un efecto directo sobre el movimiento de las aves carroñeras, ya que estos sitios son comúnmente utilizados como áreas de forrajeo donde el alimento es relativamente predecible (Bartumeus et al., 2010; López-López et al., 2014a; Lambertucci et al., 2018). Entre los factores externos de origen ambiental que pueden afectar las decisiones de movimiento de las aves planeadoras se encuentran los vientos, la altitud del terreno y la temperatura. En las zonas de mayor pendiente y temperatura se generan corrientes de aire ascendentes, que son importantes para poder desplazarse grandes distancias reduciendo los costos energéticos (Shepard et al., 2013; Shepard & Lambertucci, 2013; Rivers et al., 2014; Harel et al., 2016a). Por otro lado, la cobertura del suelo, estimada mediante índices de vegetación es un buen indicador de la biomasa natural de alimento disponible para buitres (Grande et al., 2009), lo cual puede tener un efecto directo sobre las decisiones de movimiento.

El período de dispersión del Cóndor Andino es uno de los más largos entre las aves voladoras del mundo (Ferguson-Lees & Christie, 2001; Lambertucci, 2007), y las áreas por las cuales se desplazan son extremadamente grandes (ver capítulo I). Durante este período, debido a la capacidad de movimiento que presentan, estas aves atraviesan paisajes muy diferentes, incluso en un mismo día (Lambertucci et al., 2014). Sin bien varios estudios analizan cómo el movimiento de los buitres se puede ver afectado por el ambiente o por el estado interno de cada animal (Gavashelishvili et al., 2012; López-López et al., 2014a; Harel et al., 2016a), hasta el momento hay muy pocos estudios que evalúen cómo el estado interno y los factores externos en conjunto determinan el movimiento de los individuos (ver por ejemplo, García-Jiménez et al., 2018). Particularmente, no existe información sobre los factores que pueden determinar el comportamiento de movimiento durante la dispersión de los inmaduros de Cóndor Andino. El objetivo general de este capítulo es evaluar cómo los patrones de movimiento de los individuos inmaduros de Cóndor Andino pueden ser afectados por factores externos e internos. Para explicar estos efectos se ponen a prueba cuatro hipótesis principales en función de los (i) factores internos: (a) modelos de variables fisiológicas, (b) modelos variables morfométricas, (c) personalidades. Por otro lado, se analizan los (ii) factores externos: (d) modelos antrópicos y (e) modelos ambientales.

(i) Factores internos

(a) Hipótesis 1: La alteración del estado de salud de los inmaduros de Cóndor Andino limita su capacidad de vuelo, debido a que la mayor parte de los recursos energéticos están siendo utilizados para resolver procesos patológicos.

Predicción 1: Los individuos que presenten alteraciones en el estado de salud exhibirán menores áreas de acción y distancias de vuelo que los individuos que estén saludables.

(b) Hipótesis 2: Los patrones de uso del espacio de inmaduros de Cóndor Andino varían dependiendo del tamaño corporal del ave, el sexo y la edad, debido a que existe competencia y jerarquía entre ellos.

Predicción 2: Los individuos que presenten mayor tamaño corporal, presentaran mayores distancias de vuelo y menores áreas de acción que aquellos individuos de menor tamaño corporal, ya que un mayor tamaño permite mayor desplazamiento y les permite competir mejor por los recursos.

(c) Hipótesis 3: Las personalidades de los individuos inmaduros de Cóndor Andino determinan el tamaño del área de acción y las distancias recorridas, debido a las diferencias en la propensión a tomar riesgos durante el comportamiento exploratorio.

Predicción 3: Los individuos inmaduros que más luchan por escaparse al momento de la captura, es decir los que sean menos dóciles, tendrán mayores áreas de acción, distancias de vuelo más largas y exploraran nuevas áreas.

(ii) Factores externos

Hipótesis 4: El compromiso entre las actividades antrópicas y las características del paisaje, determinan el uso del hábitat de los cóndores debido a que ellos deben recorrer grandes áreas para encontrar su alimento y tienen un alto riesgo percibido.

Predicción 4: Los individuos inmaduros de Cóndor Andino van a estar asociados a ambientes de buena calidad, con mayor disponibilidad de comida, alejados de estructuras antrópicas, con buenas condiciones climáticas para poder desplazarse volando (es decir, áreas de mayor temperatura, altitud y vientos que favorecen las corrientes ascendentes).

MÉTODOS

Procesado de datos:

Para este capítulo se utilizó la misma base de datos empleada en el capítulo I. Es decir, que se trabajó con un total de 49.910 localizaciones de GPS provenientes de 26 individuos inmaduros marcados de Cóndor Andino, a intervalos de tiempo de una hora (ver detalle de la metodología en capítulo I y Apéndice 1.1).

Parámetros de movimiento:

Para ver si los parámetros sanguíneos medidos tienen un efecto sobre el tamaño del área de acción, se realizaron estimaciones del *home range* de los primeros 40 días luego del examen del estado de salud del ave, realizado durante la captura y marcado de cada animal. Como los valores de los parámetros sanguíneos pueden variar con el tiempo, únicamente se evaluó el efecto de estas variables sobre los patrones de movimiento durante los primeros 40 días de seguimiento. Esto se hizo considerando que sería un tiempo prudencial en el cual un proceso patológico podría estar afectando a un individuo y su movimiento con mayor probabilidad, luego del cual podría resolverse, continuar crónicamente o empeorar. A su vez, 40 días es un tiempo prudencial para calcular las variables de movimiento cumpliendo los supuestos para poder estimarlos de manera confiable.

Las estimaciones realizadas (MCP, KDE 99%, 95% y 50%, distancias diarias y por hora) siguieron la metodología empleada en el capítulo I. Para la sección principal de este capítulo se reportan únicamente los resultados para los Estimadores de Densidad de Kernel de contornos de área del 95% y del 50%, ya que representan una de las mejores estimaciones para el cálculo del *home range* e incluyen la mayoría de las áreas utilizadas (95%) y las áreas de mayor intensidad de uso (50%). Sin embargo, en el Apéndice 3.2 se reportan los resultados para los restantes estimadores utilizados en el capítulo I. Además, para analizar cómo la morfología afecta a los patrones de movimiento, se utilizó la estimación del tamaño del *home range* total calculado en el capítulo I para cada individuo. Por otra parte, para analizar si el estado sanitario de las aves marcadas tiene un efecto sobre el uso del área de acción, se utilizaron los cálculos de las distancias máximas estimadas entre dos localizaciones separadas por intervalos de tiempo de una hora, y las

distancias diarias máximas durante los primeros 40 días luego del marcado de las aves (ver metodología capítulo I; en el Apéndice 3.2 se reportan los análisis empleando las medias de las distancias por hora y diarias).

Factores Internos:

Parámetros fisiológicos

Para poner a prueba la hipótesis planteada en este capítulo sobre cómo el estado de salud de los animales afecta los patrones de movimiento, se tomaron muestras de sangre durante el momento de la captura, manteniéndose refrigeradas a 4 °C hasta su envío al laboratorio. Se extrajeron aproximadamente 10 ml de sangre de la vena metatarsiana separándose en dos alícuotas. La primera se colocó en EDTA para analizar el recuento de glóbulos blancos y hematocrito. La segunda se colocó un tubo con heparina y se utilizó para el dosaje de plomo y separación de plasma para el estudio de diferentes parámetros sanguíneos (proteínas totales, albúmina, globulinas). Debido a problemas con el transporte durante el envío de las muestras analizar, las muestras de sangre de 4 de los individuos (1 marcado en 2013 y 3 marcados en 2018) no llegaron en condiciones de ser analizadas, por lo cual esos individuos fueron descartados en los modelos fisiológicos.

Los parámetros sanguíneos estudiados fueron: proteínas totales, albúmina, globulinas, hematocrito y recuento absoluto de glóbulos blancos. Para medir hematocrito, se utilizó el método estándar para micro hematocrito centrifugando un tubo de sangre micro capilar a 1000 g durante cinco minutos (Samour & Howlett, 2008). Las proteínas totales y albumina se determinaron usando el autoanalizador Bio Systems A 15 usando los reactivos Biosystem y Wiener Lab. Las concentraciones de globulina se estimaron mediante la sustracción de las albúminas de las proteínas totales (Cray & Tatum, 1998). El recuento absoluto de glóbulos blancos se realizó en cámara de Neubauer con colorante Floxitina (Heterófilos y Eosinófilos) y posterior corrección con los porcentajes obtenidos del diferencial y recuento diferencial mediante coloración de May Grunwald Giemsa (según, Weiss & Wardrop, 2011; Thrall et al., 2012).

Para la determinación de plomo en sangre las muestras se mantuvieron en viales que contenían heparina seca y se transportaron al laboratorio refrigerados a una temperatura de a 4 °C. La sangre heparinizada se digirió mezclando una sub-muestra de

100 μ l con 900 μ l de TRITON X-100 1% (p/v). Se determinó la concentración de plomo siguiendo la metodología de Shah y colaboradores (2010). Se utilizó un espectrómetro de absorción atómica Perkin-Elmer modelo A. Analyst 700 equipado con un quemador de llama, un horno de grafito HGA-400 tubo de grafito pirocatado con plataforma integrada, un inyector automático AS-800 y una lámpara de deuterio como sistema de corrección de fondo. Se utilizó una lámpara de cátodo hueco de un solo elemento de plomo (Perkin Elmer). Partes de ambos, estándar/muestra y modificador se transfirieron a las copas del muestreador automático para inyectar una muestra de 20 μ l (estándar o volumen de muestra de 10 μ l modificador de 10 μ l en cada caso). Antes de cada ronda de análisis, se calibró el equipo utilizando soluciones estándar de plomo de 1000 mg/l. El límite de detección fue de 0.12 μ g/dl con una tasa de recuperación de 96.53. Es importante aclarar que no todos los individuos presentan datos para todos los parámetros evaluados en sangre: plomo (n=13), hematocrito (n=16), glóbulos blancos (n=14), proteínas totales, albúminas y globulinas (n=16). Esto, como se mencionó anteriormente fue debido a problemas en el transporte de muestras refrigeradas (Apéndice 3.1).

Parámetros morfométricos

En cuanto a las variables morfométricas se tomaron las medidas de la longitud del tarso, la cuerda alar, la envergadura y el peso de cada ave. La longitud del tarso fue medida mediante el uso de calibre, mientras que la cuerda alar y la envergadura fue medida usando regla milimetrada. La envergadura fue calculada midiendo la longitud del ala izquierda extendida, desde la columna vertebral hasta la punta de la pluma primaria más larga, multiplicada por dos. El peso fue medido usando una balanza digital portátil y teniendo al ave colgada con un saco de tela previamente pesado. Para evitar sesgos del muestreo todas las medidas morfométricas fueron tomadas por el mismo observador.

Personalidades

Para el estudio de las personalidades se relacionó la docilidad de cada individuo al momento de la captura con sus patrones de movimiento. Se utilizó el término docilidad en base a lo propuesto por Noguera y colaboradores (2015) que sugiere que las aves son más o menos dóciles en base a cuanto luchan por escaparse durante el período de manipulación en la captura. El grado de lucha luego de ser capturado ha sido utilizado en estudios de

personalidad en aves (David et al., 2011; Møller & Ibáñez-Álamo, 2012) y está positivamente relacionado con rasgos del comportamiento que presentan los individuos proactivos (Réale et al., 2000). El grado de docilidad fue estimado luego de la captura, durante el período de manipulación de los animales (marcado y colocación de los transmisores de GPS, duración aproximada 30 minutos por ave). En base a cuánto fue el esfuerzo de lucha de cada animal por soltarse mientras se los marcaba con el transmisor se los consideró como: (1) “dóciles”: individuos que no lucharon para escaparse o lo hicieron hasta un 25% del tiempo de manipulación; (2) “medianamente dóciles” los que lucharon entre el 25-50% del tiempo; (3) “poco dóciles” los que lucharon entre el 50-75% del tiempo; y (4) “nada dóciles” a los individuos que entre el 75-100% del tiempo lucharon para soltarse. Las estimaciones y manipulación de las aves fueron realizadas en todos los casos por los mismos investigadores.

Factores externos:

Para analizar los factores externos que pueden estar afectando en la dispersión se consideraron dos grupos de variables: dependiendo del origen de estos factores las variables fueron agrupadas en antrópicas o ambientales. Para evaluar el efecto antrópico, se estimó la densidad ganadera, la densidad humana y la distancia a la ruta de cada una de las localizaciones de GPS. La densidad ganadera fue estimada utilizando como referencia la densidad de vacas, ovejas y cabras por km² (Robinson et al., 2014), ya que estas son las principales especies de ganado doméstico en el área utilizada por los inmaduros de Cóndor Andino (Ballejo et al., 2018). Para esto se realizó la suma de las densidades individuales de cada especie mediante la utilización del software ArcGis v.10.3 (ESRI, Inc. USA), generando una única capa de densidad ganadera. Por otro lado, la densidad humana para cada localización de GPS fue estimada utilizando la información provista por el Centro de Datos y Aplicaciones Socioeconómicas (SEDAC- *Socioeconomic Data and Applications Center*), el cual proporciona estimaciones de densidad poblacional por km² basadas en recuentos consistentes con los censos nacionales y registros de población ajustados para el año 2015 (Center for International Earth Science Information Network - CIESIN - Columbia University, 2017). Por último, la distancia a las rutas fue calculada usando la información provista por el SEDAC, la cual consta de una base de datos global de rutas de acceso libre (Center for International Earth Science Information Network - CIESIN -

Columbia University, and Information Technology Outreach Services - ITOS - University of Georgia., 2013). Mediante el uso de SIG se calculó la distancia entre cada una de las localizaciones de GPS y la ruta más cercana.

Por otro lado, se caracterizaron los hábitats utilizados por los inmaduros de Cóndor Andino considerando variables ambientales como la altitud, el índice de productividad vegetal, la temperatura media anual, el rango de temperatura anual, y los vientos. La altitud fue estimada mediante la utilización del Modelo Digital de Elevación Global ASTER (GDEM – *Global Digital Elevation Model*) v.3 (ASTGTM), el cual proporciona un modelo de elevación global de áreas terrestres en la Tierra con una resolución espacial de 1 arco-seg (aproximadamente 30 metros de posición horizontal en el ecuador) (NASA/METI/AIST/Japan Spacesystems, and U.S./Japan ASTER Science Team, 2019). El índice de productividad vegetal fue calculado mediante la estimación del Índice Diferencial de Vegetación Normalizado (NDVI – *Normalized Difference Vegetation Index*), el cual se calcula mediante siguiente fórmula:

$$\text{NDVI} = ((\text{IRC}-\text{R})) / (\text{IRC}+\text{R})$$

dónde: IRC es la reflectividad en el infrarrojo cercano y R es la reflectividad en el rojo. Para este cálculo se utilizó información proveniente del Sensor MODIS del satélite Land provisto por NASA LPDAAC, cuya resolución temporal fue de 16 días y la espacial de 250m. Esta información se obtuvo a partir del servidor Movebank (<http://movebank.org>), el cual ofrece información de variables ambientales sobre bases de datos de seguimiento de animales considerando específicamente la fecha de cada localización, información a la cual se accede a través del sistema Env-Data. El intervalo de valores posibles del NDVI oscila entre -1 y 1. Los valores negativos están asociados a nubes o zonas de agua y nieve. Valores positivos próximos a 0 representan zonas rocosas y de suelo desnudo, que van adquiriendo vegetación -aunque débil y escasa- hasta llegar a valores próximos a 0.24. A partir de este valor los terrenos poseen vegetación considerable. La vegetación densa, húmeda y bien desarrollada presenta los mayores valores de NDVI (Merg et al., 2011).

En cuanto a la información climática, se obtuvieron datos para cada una de las localizaciones de GPS, sobre la temperatura media anual (°C), el rango de temperatura anual (“temperatura máxima en el mes más cálido” – “temperatura mínima en el mes más frío”) (°C), y de la velocidad del viento media mensual (m/seg). La información fue

obtenida a partir de la base de datos de WorldClim (<http://worldclim.org/version2>) con una resolución espacial de 30 segundos ($\sim 1\text{km}^2$) (Fick & Hijmans, 2017).

Análisis de datos

Para interpretar cómo el movimiento de los inmaduros de Cóndor se ve afectado por estas variables, el análisis de datos se separó en dos grupos de modelos. Por un lado, se analizan los (i) factores internos: (a) modelos de variables fisiológicas, (b) modelos variables morfométricas (c) personalidades. Por otro lado, se analizan los (ii) factores externos: (a) modelos antrópicos y (b) modelos ambientales. Excepto para el modelo de personalidad, para evitar la correlación entre los parámetros analizados dentro de cada modelo, se realizó un análisis de correlación utilizando la función “cor” de la librería “stats” del software R (R Core Team, 2019). En los modelos solo se incluyeron las variables que presentaron valores de correlación <0.6 para evitar los efectos de la colinealidad, las variables descartadas fueron aquellas que al sacarlas del análisis reducía la mayor cantidad de correlaciones. Para explorar las variaciones en el tamaño y el uso del *home range* en función de los factores internos tanto fisiológicos como morfométricos, se realizaron gráficos exploratorios para ver cómo los estimadores del área de acción varían individualmente en función de cada uno de los factores internos.

- (i) **Factores internos:** Se construyeron Modelos Lineales (LM) (Gelman & Hill, 2006), y se incluyó a (1) logaritmo del tamaño del *home range* y (2) distancias de vuelo como variables respuesta. Se consideró la edad y (a) los parámetros fisiológicos y contaminantes (logaritmo de la concentración de plomo), y (b) los parámetros morfométricos como variables predictoras. Dado que la especie en estudio presenta un marcado dimorfismo sexual, el sexo de los individuos se consideró como variable predictora en los modelos morfométricos. Únicamente se reportan los resultados del mejor modelo, siendo que la elección del mejor modelo se hizo utilizando el método de selección paso a paso hacia atrás (“*backward stepwise-selected model*”) mediante la función “StepAIC” de la librería “MASS” del software R (R Core Team, 2019), donde el modelo más parsimonioso corresponde al modelo con el Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) (Anderson et al., 2000). Dado que la cantidad de individuos con todos los datos disponibles es baja, no se pudieron analizar las interacciones entre las variables,

pero esto es considerado en la discusión de los resultados y se sugiere aumentar el tamaño muestral y considerar el efecto de las interacciones en futuras investigaciones.

(c) Para analizar la relación entre la docilidad y los patrones de movimiento de los individuos inmaduros, se utilizó el Análisis de Componentes Principales (*PCA – Principal Components Analysis*) (Cuadras, 2007).

- (ii) **Factores externos:** El uso del hábitat de los inmaduros de Cóndor Andino se evaluó mediante modelos de regresión logística de efectos mixtos con presencia/ausencia de individuos como variable respuesta categórica binaria. La muestra de presencias (presencia=1) corresponde a cada una de las localizaciones de GPS, mientras que la muestra de ausencia (ausencia=0) se obtuvo generando cinco localizaciones hipotéticas de las aves dentro de un radio de 25 km alrededor de cada localización de GPS. El valor de 25 km fue establecido en base a la velocidad instantánea promedio que cada ave voló en una hora. Para controlar el efecto de las observaciones repetidas y de la variabilidad dependiente del individuo, se consideró la identidad de cada ave como variable aleatoria con una distribución binomial de los errores y función de enlace *logit*, y como variables explicativas se incluyó (1) variables antrópicas y (2) variables ambientales. Para esto se utilizó la función “glmer” de la librería “lme4” en el software R (R Core Team, 2019). Se reportan únicamente los modelos de mejor ajuste el Criterio de Información de Akaike corregido (AICc) (Anderson et al., 2000).

RESULTADOS

Factores internos

Parámetros fisiológicos

De los 26 cóndores inmaduros marcados con transmisores, solo se pudieron analizar muestras de sangre para 18 individuos por los motivos previamente mencionados, de los cuales solo 17 alcanzaron los criterios establecidos para el análisis del *home range* durante los primeros 40 días luego de la captura (Apéndice 3.1). El análisis de autocorrelación entre las variables predictoras mostró que la concentración de proteínas

totales está correlacionada con los niveles de albúminas (0.63) y de globulinas (0.64), por lo tanto, la variable proteínas totales no fue incluida en los modelos ajustados.

En la Figura 3.1 se observa el efecto individual de cada uno de los parámetros sanguíneos evaluados y del contaminante por plomo en el área de acción de cada individuo. Para el área de acción estimada mediante el KDE 95%, se observa que a niveles elevados de glóbulos blancos el tamaño del *home range* disminuye. Mientras que esta tendencia difiere entre individuos según la edad para el KDE 50% (Fig 3.1). Este patrón queda apoyado por el modelo de mejor ajuste que muestra que el tamaño del *home range* que incluye la mayoría de las localizaciones (KDE 95%) durante los primeros 40 días de movimiento post captura se redujo, con un incremento en los niveles de glóbulos blancos (Tabla 3.1). Sin embargo, para las áreas del *home range* de mayor intensidad de uso (KDE 50%), ninguno de los parámetros bioquímicos y toxicológicos quedaron seleccionados en el modelo. En ese caso, la variación solo quedó explicada por la edad de los individuos, siendo mayor para los sub-adultos (Tabla 3.1).

Por su parte, la gráfica exploratoria muestra que a medida que aumentan las concentraciones de plomo en sangre de los individuos se observa una tendencia a aumentar el tamaño del área de acción de los individuos, tanto para el KDE 95% y KDE 50% (Fig. 3.1). No obstante, esta variable no fue seleccionada dentro de los modelos de mejor ajuste (Tabla 3.1). Es importante destacar que todos los individuos analizados presentaron concentraciones de plomo sangre, la cual varió entre 0.8 y 24.8 $\mu\text{g}/\text{dl}$ (Fig. 3.2). Por otro lado, en las gráficas exploratorias, no se observan variaciones en las áreas de acción para el KDE 95% a medida que aumenta la concentración del hematocrito ni de las globulinas. Para el KDE 50%, se observan alteraciones en el tamaño del área de acción en función de la edad de los individuos, y no de las variables fisiológicas (Fig 3.1).

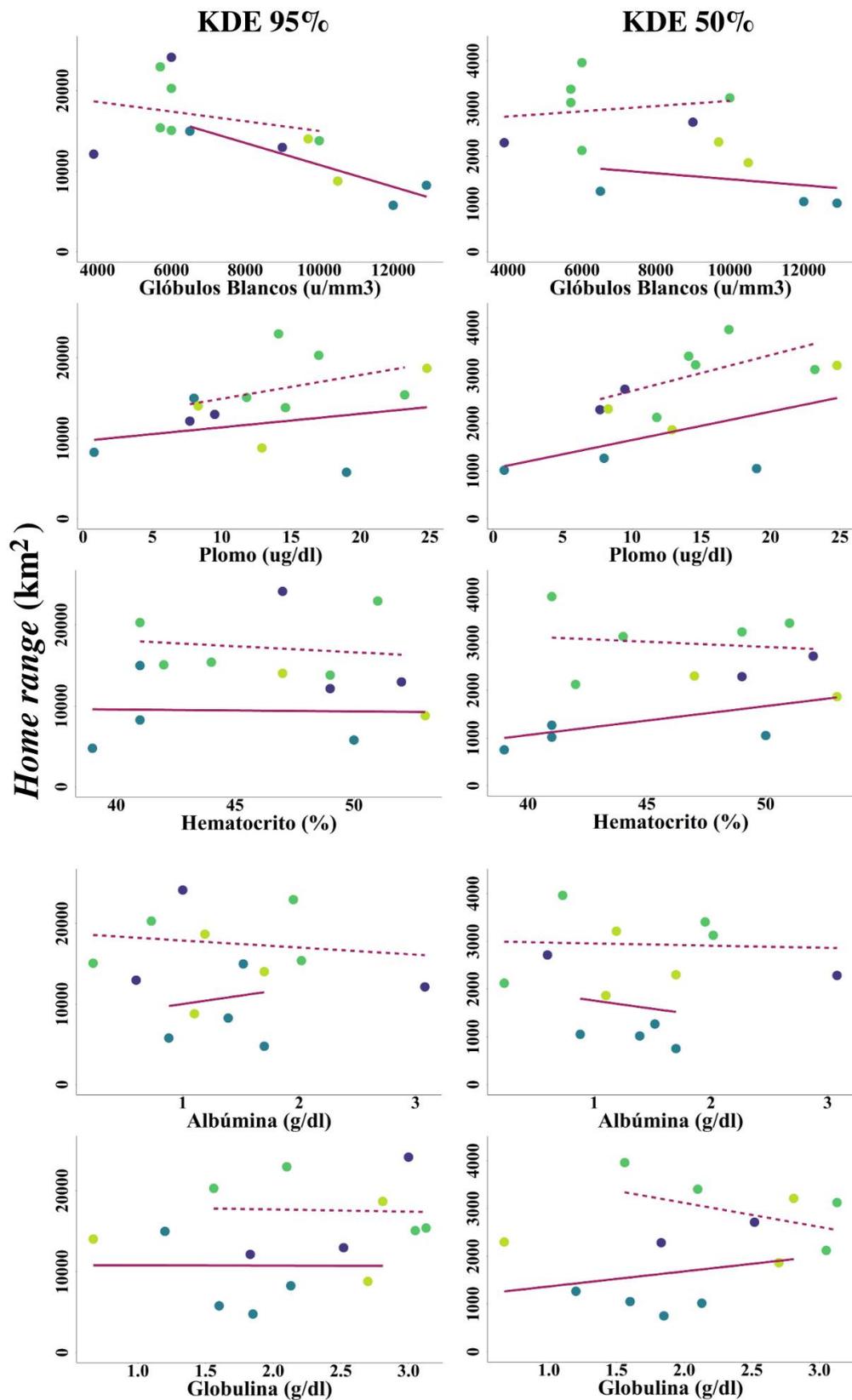


Figura 3.1: Tendencia individual del efecto del plomo y de cada uno de los parámetros sanguíneos (glóbulos blancos, hematocrito, albúminas y globulinas) sobre el tamaño del *home range* A) KDE 95% y B) KDE 50%. Los puntos azules corresponden a machos (tonos claros corresponden a juveniles y tonos oscuros a sub-adultos), y en verde las hembras (tonos claros corresponden a juveniles y tonos oscuros a sub-adultas). La línea violeta entera indica la tendencia de individuos juveniles, y la línea punteada sub-adultos.

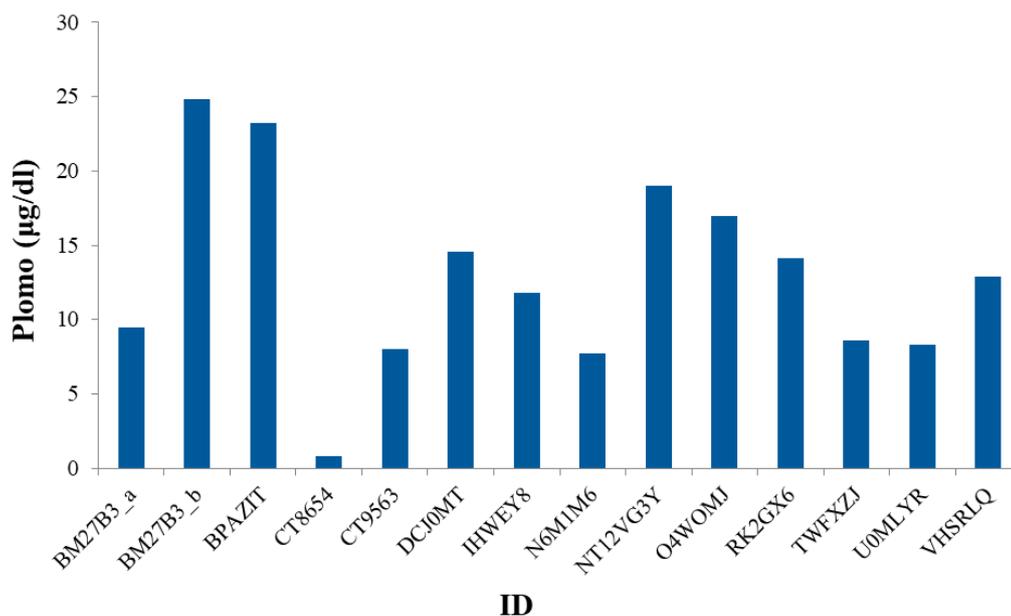


Figura 3.2: Concentración de plomo en sangre detectada para cada individuo

Tabla 3.1: Modelos lineales que evalúan como el tamaño (KDE 95% y KDE 50%) y el uso (distancias máximas tanto diarias como por hora) del *home range* de individuos inmaduros de Cóndor Andino, estimados durante el primer mes luego de haber sido capturados, se ven afectados por los parámetros sanguíneos (glóbulos blancos, hematocrito, globulinas y albúminas) y por el contaminante por plomo, considerando también el sexo y la edad de los animales.

MODELOS		Coefficientes	Estimado	Error std.	valor t	valor – p
Home range 40 días	KDE 95%	β_0 (Intercepto)	10.4200	0.2250	46.3110	< 0.0001 *
		β_1 (Glóbulos Blancos)	-0.0001	0.0003	-4.2690	0.0016 *
	KDE 50%	β_0 (Intercepto)	7.2600	0.1399	51.9080	< 0.0001 *
		B_1 (Edad Sub-adulto)	0.7646	0.1831	4.1750	0.0019 **
Distancias máximas	diaria	β_0 (Intercepto)	7.129	1.036	6.884	< 0.001 *
		β_1 (Glóbulos Blancos)	0.000	0.000	0.413	0.691
		β_2 (Hematocrito)	-0.048	0.022	-2.228	0.056 .
	por hora	β_0 (Intercepto)	126.381	26.536	4.763	0.001 *
		β_1 (Glóbulina)	-8.772	3.645	-2.406	0.039 *
		β_2 (Hematocrito)	-1.315	0.567	-2.319	0.046 *

En los gráficos exploratorios se observa que a mayores concentraciones de hematocrito y de globulinas, la máxima distancia volada por día durante los primeros 40 días en ambos grupos etarios disminuye (Fig. 3.3). Tanto el plomo como los glóbulos blancos muestran esta misma tendencia, pero únicamente en los juveniles, siendo que en sub-adultos la distancia es mayor (Fig. 3.3). En cambio, para las albúminas la tendencia es la opuesta, es decir que para juveniles los niveles altos de albúmina se asocian a mayores distancias diarias, mientras que en sub-adultos se asocian a menores distancias diarias (Fig. 3.3). En cambio, en los gráficos de la relación entre estos parámetros y las distancias voladas por hora, se observa que una mayor concentración de plomo y de hematocrito en sangre está asociada a menores distancias de vuelo (Fig. 3.3). Mientras que en juveniles, valores bajos de albúminas pero altos de glóbulos blancos y globulinas, están asociados a una menor distancia de vuelo por hora. En cambio, en sub-adultos valores altos de globulinas, albúminas y glóbulos blancos están asociados a mayores distancias de vuelo por hora, aunque en esta última la tendencia es muy suave (Fig. 3.3).

Sin embargo, respecto al uso diario de las áreas de acción, en el modelo de mejor ajuste únicamente quedaron seleccionados los valores de glóbulos blancos y de hematocrito como variables explicativas, siendo que solo se observa una tendencia a que un incremento en los niveles de hematocrito esté correlacionado con una disminución en los valores de distancias máximas voladas en un día (valor- $p=0.056$; Tabla 3.1). Con respecto a las distancias voladas por hora, se observa que un incremento en los niveles de hematocrito y globulinas está correlacionado con menores distancias voladas (Fig 3.3 y Tabla 3.1).

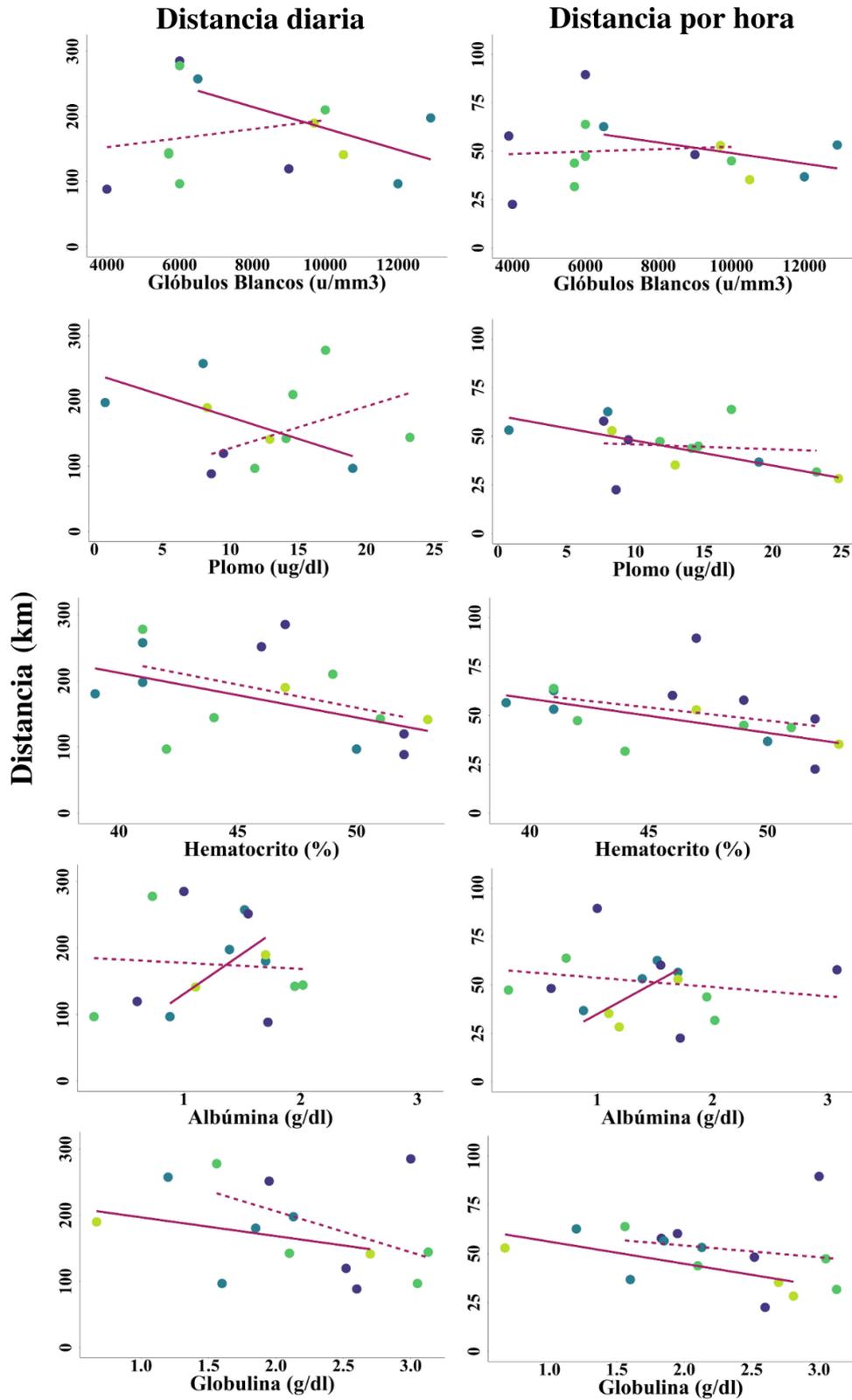


Figura 3.3 Tendencia individual del efecto del plomo y de cada uno de los parámetros sanguíneos (glóbulos blancos, hematocrito, albúminas y globulinas) sobre el uso del *home range* A) distancia diaria máxima y B) distancia por hora máxima. Los puntos azules corresponden a machos (tonos claros corresponden a juveniles y tonos oscuros a sub-adultos), y en verde las hembras (tonos claros corresponden a juveniles y tonos oscuros a sub-adultas). La línea violeta entera indica la tendencia de individuos juveniles, y la línea punteada sub-adultos.

Parámetros morfométricos

Los gráficos exploratorios para el área de acción estimada mediante el KDE 95% y del 50% muestran que los individuos juveniles tienen una tendencia a presentar una menor área de acción a medida que aumenta la envergadura y la longitud del tarso y el peso. Mientras que en individuos sub-adultos la tendencia indicaría que el área de acción es mayor cuanto mayor sea la longitud del tarso y menor la envergadura y el peso (Fig. 3.4). Los gráficos exploratorios para la distancia diaria volada y por hora muestran que a mayor longitud del tarso mayor es la distancia de vuelo diaria y por hora, independientemente de la edad del ave (Fig 3.5). Mientras que en juveniles, un incremento en la envergadura y en el peso muestra una disminución en las distancias voladas tanto por hora como diarias (Fig. 3.5). Por su parte, los individuos sub-adultos muestran una tendencia a presentar menores distancias de vuelo diaria a mayor envergadura, mientras que para las distancias voladas por hora esta tendencia es la opuesta. El peso en cambio muestra una tendencia a ser mayor en las aves sub-adultas que presentan mayores desplazamientos tanto diarios como por hora (Fig. 3.5).

El análisis de correlación entre las variables morfométricas mostró que la longitud de la cuerda alar está correlacionada con el peso (0.64) y con la envergadura (0.61). Por lo tanto, la longitud de la cuerda alar no fue incluida en los modelos ajustados. Los resultados muestran que un incremento en la longitud del tarso está correlacionado con un incremento en el tamaño del *home range* total del 95% del contorno del área (Tabla 3.2). Contrariamente, un incremento en la envergadura está correlacionado con menores áreas de acción estimadas mediante KDE 95% como del 50% (Tabla 3.2). Respecto al uso de las áreas de acción, se observa una tendencia que indicaría que las aves con una mayor longitud del tarso tienen la mayor distancia de vuelo tanto diario, como por hora (Tabla 3.2).

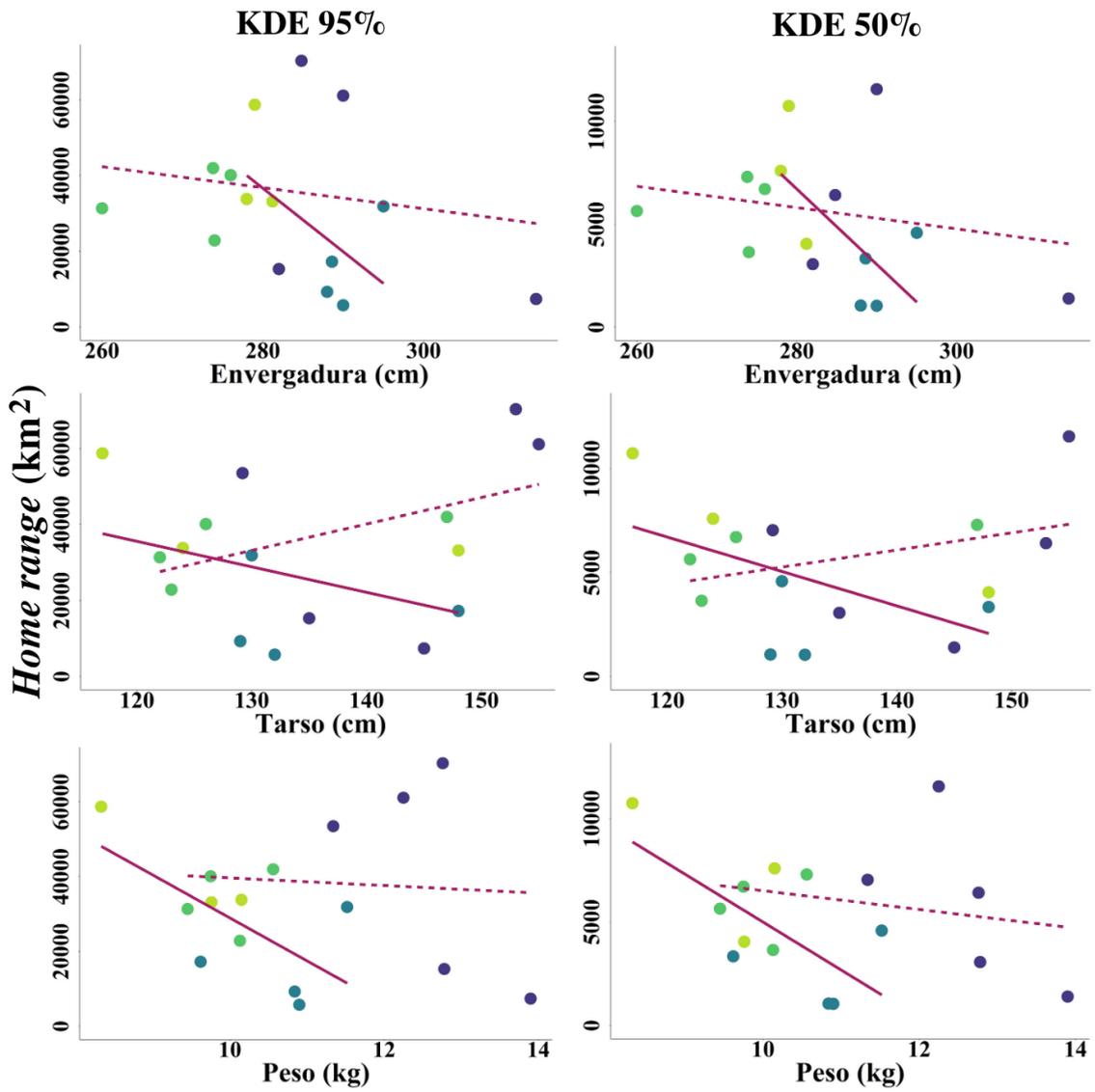


Figura 3.4: Tendencia individual de las variables morfométricas (envergadura, tarso y peso) sobre el tamaño del *home range* de cóndores inmaduros A) KDE 95% y B) KDE 50%. Los puntos azules corresponden a machos (tonos claros corresponden a juveniles y tonos oscuros a sub-adultos), y en verde las hembras (tonos claros corresponden a juveniles y tonos oscuros a sub-adultas). La línea violeta entera indica la tendencia de individuos juveniles, y la línea punteada sub-adultos.

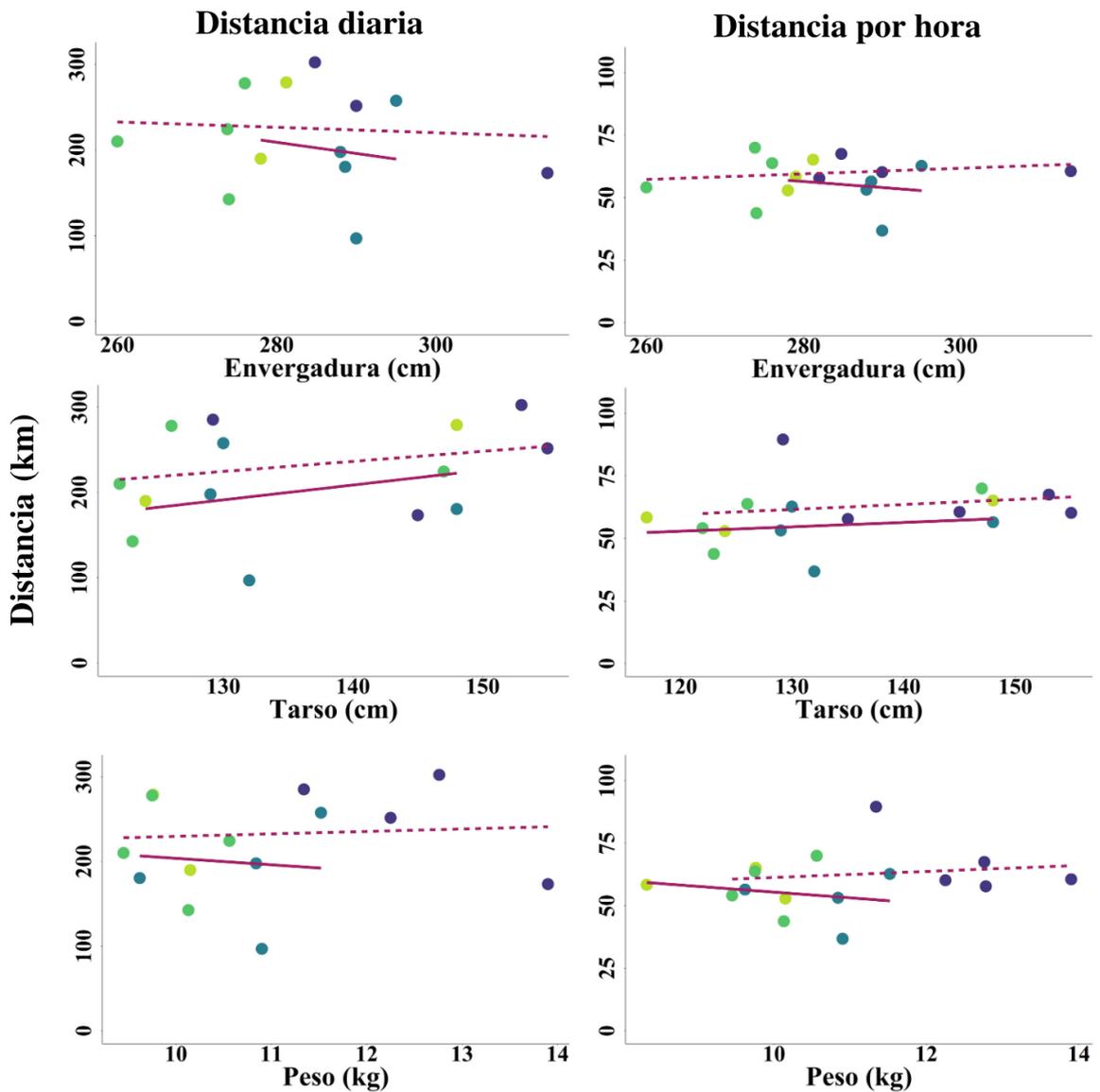


Figura 3.5: Tendencia individual de las variables morfométricas (envergadura, tarso y peso) sobre el sobre el uso del *home range* de cóndores inmaduros A) distancia diaria máxima y B) distancia por hora máxima.

Los puntos azules corresponden a machos (tonos claros corresponden a juveniles y tonos oscuros a sub-adultos), y en verde las hembras (tonos claros corresponden a juveniles y tonos oscuros a sub-adultas). La línea violeta entera indica la tendencia de individuos juveniles, y la línea punteada sub-adultos.

Tabla 3.2: Modelos lineales que evalúan como el tamaño total (KDE 95% y KDE 50%) y el uso (distancias máximas tanto diarias como por hora) del *home range* de individuos inmaduros de Cóndor Andino, se ven afectados por la morfología de cada animal.

MODELOS		Coefficientes	Estimado	Error std.	valor t	valor – p
<i>Home range total</i>	KDE 95%	β_1 (Tarso)	0.026	0.01	2.16	0.045 *
		β_2 (Envergadura)	-0.042	0.01	-3.34	0.004 *
	KDE 50%	β_1 (Tarso)	0.020	0.01	1.68	0.111
		β_2 (Envergadura)	-0.038	0.01	-3.04	0.007 *
Distancias máximas	Diaria	β_1 (Tarso)	2.334	1.34	1.75	0.098 .
	por hora	β_1 (Tarso)	0.441	0.24	1.88	0.075 .

Personalidades

Al analizar la relación entre la docilidad y los patrones de movimiento, se encontró un muy buen ordenamiento en el análisis de componentes principales, siendo que el 91% de la varianza queda explicada en los dos primeros ejes generados a partir de las variables de movimiento que determinan el tamaño (KDE 95% y KDE 50%) y uso (distancia diaria y distancia por hora) del *home range* (ver correlación de los componentes principales con las variables originales en la Tabla 3.3). Sin embargo, este ordenamiento no se asoció a las personalidades, ya que no se encontraron grupos de individuos separados en función de la personalidad (Fig. 3.6 y Tabla 3.3).

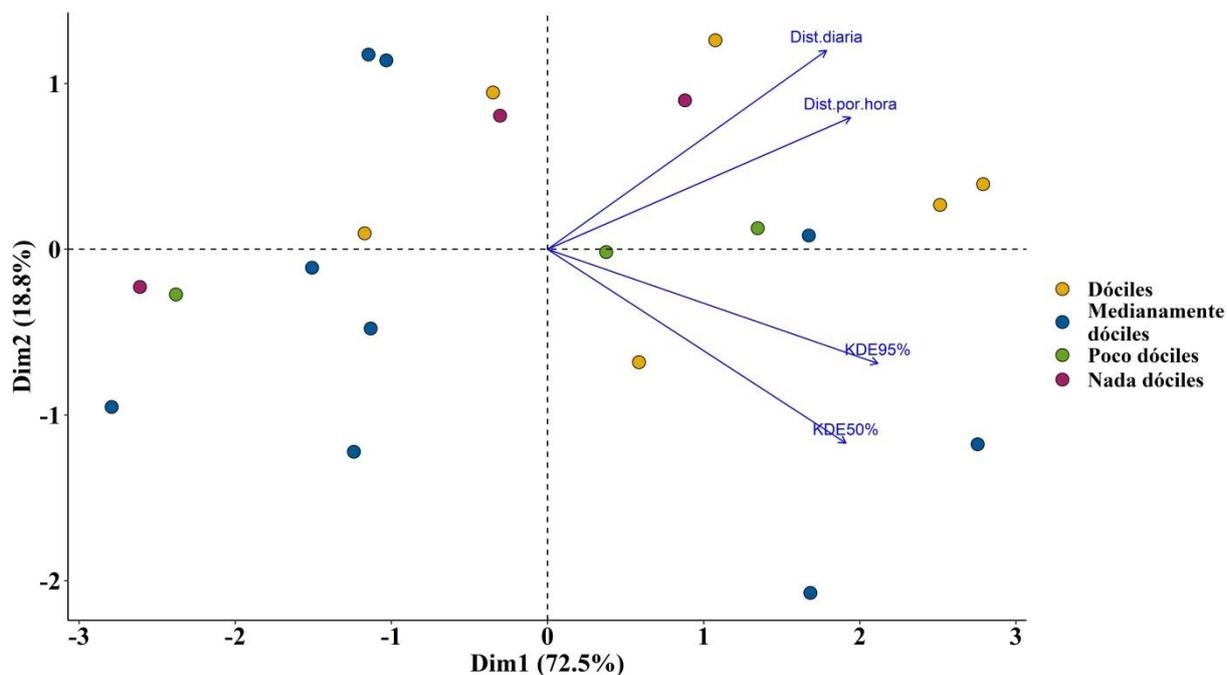


Figura 3.6: Análisis de Componentes Principales que ordenó a los individuos por sus patrones de movimiento: tamaño (KDE 95% y KDE 50%), y uso (distancia diaria y distancia por hora) del *home range*. Los puntos amarillos corresponden a los individuos categorizados como “dóciles”, en azul a los “medianamente dóciles”, en verde a los “poco dóciles” y en magenta a los “nada dóciles”.

Tabla 3.3: Variables para los primeros tres componentes principales (CP 1, CP 2 y CP 3) del Análisis de Componentes Principales realizados con los patrones de movimiento evaluados para determinar el tamaño (KDE 95% y KDE 50%) y el uso (distancia diaria y distancia por hora) del *home range*.

	CP 1	CP 2	CP 3
Distancia diaria	0.46	0.61	0.64
Distancia por hora	0.50	0.40	-0.76
KDE 50%	0.49	-0.59	0.10
KDE 95%	0.54	-0.35	0.07
Proporción de varianza	0.72	0.19	0.07
Proporción acumulada	0.72	0.91	0.98

Factores externos

El análisis del uso del espacio en función de las actividades antrópicas muestra que la presencia de inmaduros de Cóndor Andino está positivamente correlacionada con la densidad ganadera y con la distancia a las rutas. En zonas de mayor densidad ganadera, y más alejadas a las rutas hay una mayor probabilidad de encontrar cóndores inmaduros (Tabla 3.4). Asimismo, el uso del espacio en función de las variables ambientales muestra una mayor probabilidad de encontrar cóndores inmaduros en sitios de mayor altitud, con mayor velocidad de vientos y de mayor temperatura media anual. Contrariamente, la probabilidad de encontrar cóndores tiene una correlación negativa con la estacionalidad de la temperatura y con el NDVI. Por lo tanto, en sitios donde hay mayor variabilidad estacional de la temperatura, y donde la vegetación es más verde (boscosa), la probabilidad de encontrar inmaduros de Cóndor Andino es menor (Tabla 3.4).

Tabla 3.4: Modelos de regresión logística de efectos mixtos que evalúan como los factores externos tanto antrópicos como ambientales determinan la presencia de inmaduros de Cóndor Andino.

MODELOS	Coefficientes	Estimado	Error std.	valor z	valor – p
Antrópico	β_1 (Densidad Ganadera)	0.0010	0.0001	-235.62	<0.0001 *
	β_2 (Distancia a la ruta)	0.0036	0.0006	5.67	<0.0001 *
Ambiental	β_1 (Altitud)	0.0029	0.0000	122.41	<0.0001 *
	β_2 (NDVI)	-1.1660	0.0531	-219.60	<0.0001 *
	β_3 (Temp. media Anual)	0.8975	0.0079	113.97	<0.0001 *
	β_4 (Rango temp.)	-0.0848	0.0017	-49.34	<0.0001 *
	β_5 (Viento)	0.08213	0.0091	90.25	<0.0001 *

DISCUSIÓN

La dispersión es un rasgo de la historia de vida conformado por interacciones complejas entre el estado interno de los individuos y los factores externos tanto ambientales como antrópicos (Bowler & Benton, 2005; Nathan et al., 2008). Los resultados de este capítulo apoyan estas ideas, y sugieren que el comportamiento de movimiento puede verse modificado por una multiplicidad de factores que pueden darse en

un mismo momento de la vida de animal. Por ejemplo, los resultados muestran que tanto el tamaño del *home range* como los patrones de movimiento diario están influenciados por factores internos como el estado de salud, y la morfología de los individuos. Asimismo, se encontró que los inmaduros de Cóndor Andino hacen un uso diferencial del paisaje en función de factores externos como las actividades antrópicas y las variables ambientales. Esto es especialmente importante en especies que viven en ambientes muy heterogéneos o cambiantes ya que, por ejemplo, los factores externos que afecten las decisiones de movimiento van a depender del área que estén atravesando (Clobert et al., 2004; Delgado et al., 2010).

Factores internos

Parámetros fisiológicos

Los resultados de este capítulo muestran un efecto del estado de salud de los cóndores en el tamaño del área de acción, tanto para las áreas de mayor intensidad de uso, como para las áreas totales. Es decir, que un deterioro en el estado de salud de los cóndores limita el área de acción de los mismos. En este sentido, se encontró que mayores concentraciones de glóbulos blancos están asociadas a menores áreas de acción (KDE 95%). Los mayores valores de glóbulos blancos son comunes en individuos que están padeciendo un proceso inflamatorio o infeccioso (Ritchie et al., 1997; Samour & Howlett, 2008). A su vez, la presencia de plomo en sangre, incluso a niveles bajos, puede generar una intoxicación que puede afectar diferentes sistemas y órganos (Espín et al., 2014; Krone, 2018), produciendo impactos que podrían estar afectando directamente sobre el comportamiento exploratorio de los cóndores durante el período de dispersión. No obstante, la concentración de plomo no tuvo un efecto sobre las variables de movimiento estudiadas. Contrariamente a lo esperado, no se encontró un efecto del estado de salud en el tamaño del área de acción cuando se considera las áreas de mayor uso (KDE 50%). Si bien los modelos no muestran una diferencia en los patrones de movimiento, las gráficas exploratorias sugieren que los parámetros sanguíneos podrían estar afectando el movimiento. Sin embargo, esta falta de efecto podría deberse al bajo tamaño de la muestra, por lo que se sugiere incrementar el tamaño de las muestras en futuras investigaciones. Por otro lado, el KDE del 50% solo incluye las zonas de mayor intensidad de uso. Por lo tanto, podría ser que las diferencias encontradas en el efecto entre ambos estimadores se deba a

que los individuos enfermos se muevan siempre por el mismo área central, mostrando poca diferencia entre las áreas estimadas según los diferentes estimadores. Mientras que los individuos más sanos, tienen mayor capacidad de desplazamiento y podrían realizar viajes exploratorios, lo cual se vería reflejado en mayores valores de KDE 95%, lo que generaría una mayor diferencia entre individuos sanos y enfermos. Consecuentemente con los resultados obtenidos en el capítulo I, se observa un efecto de la edad en el *home range*, siendo que los individuos sub-adultos presentan mayores áreas. Este es un resultado esperado considerando el comportamiento exploratorio que suelen tener estas aves durante este período (Kane et al., 2016; Margalida et al., 2016; García-Jiménez et al., 2018; ver capítulo II).

Si bien los resultados no fueron concluyentes respecto a las distancias diarias voladas, los resultados sugieren que alteraciones en los niveles de hematocrito podría afectar la capacidad de vuelo de los inmaduros de Cóndor. Dicha tendencia indicaría que a mayores valores de hematocrito los individuos recorren menores distancias máximas diarias. Mientras que al considerar las distancias por hora, los resultados indican que niveles elevados de hematocrito y de globulinas afectan negativamente sobre la distancia volada. A su vez, un aumento en los niveles de hematocrito puede producir deshidratación (Senay & Christensen, 1965; Ritchie et al., 1997; Samour & Howlett, 2008) la cual afecta en la capacidad de desplazamiento de los animales (Ritchie et al., 1997; Samour & Howlett, 2008). Si bien la contaminación por plomo no tuvo efecto sobre estas variables, los niveles encontrados de este tóxico en sangre pueden producir una reacción inflamatoria que puede aumentar las globulinas (Krone, 2018), y dada la importancia de la contaminación con plomo en esta área (Lambertucci et al., 2011; Wiemeyer et al., 2017), es razonable pensar que la ingestión de este metal tóxico podría ser responsable al menos de una parte de las alteraciones en los parámetros sanguíneos como por ejemplo de los glóbulos blancos (Farkhondeh et al., 2014), aunque esa relación no haya sido encontrada de la manera que se evaluó en esta tesis. Sin embargo, futuras investigaciones son necesarias tanto para incrementar el tamaño de las muestras, así como también para profundizar en otros parámetros sanguíneos que pueden estar alterando los patrones de movimiento como enzimas hepáticas y proteinogramas (Plaza et al., 2019c), los cuales permitirían un diagnóstico más profundo para poder determinar el efecto del plomo sobre las distancias de vuelo. En esta tesis, la pérdida de datos de individuos marcados por problemas inherentes a los trasmisores, como así también en el envío de las muestras de

sangre para ser analizadas que perdieron la cadena de frío por error del transporte limitó mucho los resultados de esta sección. Por ello, es intención de incrementar el tamaño de muestra en estudios futuros para poder corroborar estos hallazgos.

Parámetros morfológicos

En varias especies de aves se ha visto que la capacidad de movimiento queda determinada por la forma del cuerpo (Delgado et al., 2010). Los resultados de este capítulo sugieren que la longitud del tarso y la envergadura influyen el tamaño del *home range*, siendo que individuos con mayor longitud de tarso presentan mayores áreas de acción general (considerando el contorno del área del 95%), pero esta relación no se observa cuando se evalúan las áreas de mayor intensidad de uso (KDE 50%). La longitud del tarso está directamente relacionada con el tamaño corporal, es decir que animales que presentan una mayor longitud del tarso tienen una contextura física más grande (Senar & Pascual, 1997). El cóndor presenta un marcado dimorfismo sexual y una estructura social compleja, siendo los machos más grandes que las hembras (Donázar et al., 1999; Alarcón et al., 2017). Asimismo los individuos más grandes, es decir los machos adultos, son los más territoriales y, por ser potenciales competidores podrían estar desplazando de sus territorios a los machos sub-adultos (Donázar et al., 1999), los cuales se verían forzados a realizar mayores desplazamientos. En el capítulo I se observó diferencias en las distancias de vuelo entre sexos dependiendo de la temporada y de la edad. Esto apoya la idea de que por competencia los machos podrían verse obligados a dispersar de los mejores sitios de forrajeo y pernocte mucho antes que las hembras.

Contrariamente a lo esperado, los resultados sugieren que los individuos de mayor envergadura presentan menores áreas de acción. Esto puede deberse a que la envergadura es una medida de la longitud del ala, pero aporta poca información sobre la capacidad de desplazamiento de las aves. Si bien los resultados sugieren que el tamaño de las aves podría tener un efecto en los movimientos, este resultado no es fácil de interpretar sin considerar otros aspectos del ala del ave. Algunas de las medidas comúnmente utilizadas para caracterizar la morfología de las aves son los índices de condición corporal (Delgado et al., 2010; Terraube et al., 2015), la carga alar (“*wing load*”) y el aspecto del ala (“*aspect ratio*”), estas medidas han demostrado tener un efecto sobre la capacidad de vuelo de las aves (Swaddle & Witter, 1998; Milá et al., 2008; Delgado et al., 2010; Watanabe, 2016).

No obstante, se sabe que no todas estas variables afectan sobre los patrones de movimiento. Por ejemplo, Graña Grilli y colaboradores (2017) encontraron que el tamaño del ala, pero no la forma, está relacionada a la capacidad de volar del Jote de Cabeza Colorada. Mientras que otros estudios sugieren que es la forma del ala la que determinar la capacidad de volar en aves migradoras (Milá et al., 2008; Watanabe, 2016).

Personalidades

La relación entre las diferencias en las personalidades y el comportamiento de los animales durante el período de la dispersión parece compleja, pero ha sido demostrada en algunas pocas especies (Fraser et al., 2001; Dingemanse et al., 2003; Cote & Clobert, 2007; Wey et al., 2015). En este trabajo no se encontró una asociación del grado de docilidad de los individuos al momento de la captura con el tamaño ni con el uso del *home range*. Sin embargo, hay que resaltar que la medida de personalidad que se usó fue en base al esfuerzo de lucha por escaparse al momento de la colocación del transmisor, y esta podría no ser el mejor indicador de la personalidad de un individuo. La falta de correlación también podría deberse a la existencia de algún otro rasgo de la personalidad que no fue tenido en cuenta en este análisis y que tenga un efecto sobre la capacidad de desplazamiento de estas aves. Por otro lado, y como se vio en el capítulo I, la edad podría estar explicando parte de esta variación. Sin embargo, la personalidad de un individuo no es una característica única y estática. Por el contrario, está determinada por un conjunto de rasgos de comportamiento que se expresan ante diferentes situaciones. A su vez, un mismo individuo, puede cambiar la expresión de este conjunto de rasgos como respuesta a diferentes condiciones del ambiente (Réale & Dingemanse, 2012; Cote et al., 2010; Spiegel et al., 2017). Debido a que en esta tesis solo consideramos un aspecto del comportamiento de los individuos, no se descarta la posibilidad de la existencia de personalidades en el Cóndor Andino si son evaluadas de otras maneras. Además, se sugiere profundizar en el tema considerando no solo la docilidad al momento de la captura como proxy de personalidad sino también varios aspectos más como por ejemplo, el tiempo que tarda en aproximarse a una carroña, el comportamiento en una carroña frente a conespecíficos y la fuerza del picoteo, son ejemplos de medidas comúnmente utilizadas como indicadores de la agresividad, sociabilidad y timidez en estudios de personalidad animal (Cote & Clobert, 2007; Cote et al., 2010; Spiegel et al., 2017).

Factores externos

No solo el estado interno es una fuente de variabilidad del movimiento de los individuos. Los resultados de este capítulo muestran que también existe una gran influencia de los factores externos tanto de origen antrópico como ambiental. La probabilidad de encontrar individuos inmaduros de Cóndor Andino en la Patagonia es mayor en las zonas de mayor actividad ganadera, lo cual coincide con lo encontrado por Pérez-García et al. (2018) en censos en un gradiente de la cordillera a la estepa del sur de la Patagonia. Una de las principales actividades económicas en la zona del monte y estepa patagónica es la ganadería de uso extensivo, donde en grandes campos hay abundante disponibilidad de vacas, ovejas y cabras. Dada la gran retracción de herbívoros nativos, el ganado doméstico pasó a ser una de las principales fuentes de alimentación de los cóndores (Lambertucci et al., 2009 & 2018), convirtiendo a las áreas ganaderas en una de las principales zonas de forrajeo para la especie, al igual que se vio en otras especies de buitres el recurso alimenticio determina las decisiones de movimiento (por ejemplo, Sesé et al., 2005; Monsarrat et al., 2013; Spiegel et al., 2015; Harel et al., 2016a; Margalida et al., 2016). En este sentido, la probabilidad de encontrar una carroña en zonas ganaderas es mayor, y esto podría determinar la mayor probabilidad de detectar cóndores en estas zonas.

A su vez, la mayor presencia de cóndores en sitios alejados de las rutas, puede deberse a que las evitan. Se ha visto que los disturbios humanos como las rutas pueden tener importantes impactos negativos sobre la fauna silvestre (Spellerberg, 1998; Bautista et al., 2004; Eigenbrod et al., 2008; Iglesias-Merchán et al., 2016). Por ejemplo, Speziale y colaboradores (2008) encontraron que el uso del hábitat puede verse influenciado por las rutas ya que los cóndores prefieren alimentarse lejos de ellas cuando la disponibilidad es similar tanto cerca como lejos de las mismas. Los resultados de este capítulo apoyan esos resultados y sugieren que, la presencia de cóndores durante el período de dispersión es mayor en sitios distantes a las rutas. A diferencia de lo esperado, los resultados no reportan una correlación entre la densidad humana y la presencia de cóndores. Esto podría estar asociado a que las localizaciones de GPS no fueron clasificadas en función de los comportamientos (descanso, alimentación o exploración). Por lo tanto, no se descarta que en un análisis detallado de las posiciones asociadas a cada comportamiento esta correlación aparezca, considerando que se ha encontrado que las estructuras antrópicas como las rutas no afectan la presencia de cóndores volando, pero si comiendo (Speziale et

al., 2008; Lambertucci et al., 2009). Estas aves tienen gran capacidad de desplazamiento, pudiendo volar sobre las rutas y en la periferia de las ciudades, pero al momento de bajar a alimentarse evitarían estas zonas (Lambertucci et al., 2009; Barbar et al., 2015).

Por último, los resultados sugieren una mayor presencia de cóndores inmaduros en sitios ventosos, con una menor variabilidad estacional de la temperatura, mayor temperatura media anual, de mayor altitud y menor NDVI. Estas preferencias pueden estar relacionadas con sitios donde las condiciones de vuelo son mejores y la probabilidad de detectar carroñas es mayor. Los cóndores, al igual que el resto de los buitres, dependen de las corrientes de aire ascendentes para poder desplazarse (Shepard et al., 2013; Rivers et al., 2014; Campbell, 2015; Harel et al., 2016a; Peshev et al., 2018). La formación de corrientes ascendentes “térmicas” está sujeta al calentamiento del suelo. Por lo tanto, sitios más cálidos y poco variables favorecen la generación de estas corrientes. A su vez, el viento permite el desplazamiento entre sitios y, en zonas de mayor altitud y rugosidad, estos vientos favorecen a la formación de vientos de ladera (levantamiento orográfico o “dinámicas”) (Shepard & Lambertucci, 2013; Campbell, 2015). Esta estrategia de vuelo les permite a los buitres desplazarse grandes distancias, facilitando la localización y explotación de los recursos alimenticios efímeros (Mundy et al., 1992; Campbell, 2015). En el área de estudio, los valores bajos de NDVI están asociados a paisajes áridos y esteparios, con gran presencia de roquedales y zonas de alta montaña (Merg et al., 2011). Esto sugiere una mayor presencia de los inmaduros de Cóndor Andino en ambientes áridos o roquedales, los cuales se corresponden a las zonas de la estepa donde hay ganadería que es usada como alimento y a zonas sin vegetación de mayor altitud como los roquedales y de la Cordillera de los Andes que son usadas como sitios de descanso, y que a su vez presentan buenas condiciones para volar aprovechando el vuelo dinámico.

CONCLUSIÓN

La dispersión es uno de los procesos más importantes en la historia de vida de los animales y a su vez, debido a la complejidad y a la gran heterogeneidad de factores que pueden estar afectando el comportamiento dispersivo, este proceso es uno de los menos entendidos. Los resultados de este capítulo dejan en evidencia la necesidad de explicar los patrones de movimiento considerando características tanto internas de los animales, como externas del ambiente. Por un lado, individuos con alteraciones en el estado de salud

presentan limitaciones en la capacidad de vuelo. A su vez, individuos de mayor tamaño corporal, pero menor envergadura, usan áreas más grandes. Además, estos movimientos pueden variar en función de la edad de los animales. Sin embargo, se puede afirmar que no solo el estado interno de un animal determina la capacidad de moverse, sino que estas decisiones también se ven afectadas por el paisaje que atraviesan durante esta etapa. Estas aves presentan limitaciones en su capacidad de vuelo, determinadas por su peso y necesitan de la energía que les provee el ambiente para así reducir los costos que implica moverse grandes distancias en búsqueda de alimento y explorando nuevas áreas. A su vez, estas aves dependen de las actividades antrópicas para su subsistencia, y se asocian a los sitios ganaderos, sin embargo, evitan estructuras antrópicas con por ejemplo las rutas. Por lo tanto, los patrones de movimiento de los inmaduros de Cóndor Andino son afectados por una combinación de diferentes decisiones, las cuales resultan tanto del estado fisiológico de las aves como de la configuración espacial del paisaje. La interpretación conjunta de estos factores resulta fundamental para especies que se desplazan grandes distancias como los buitres, ya que permite una mayor comprensión de la dinámica de la población, y ayuda a predecir posibles respuestas de estas aves frente a cambios en el ambiente, los cuales deberían ser considerados en el diseño de planes de conservación de la especie.

APÉNDICE

Apéndice 3.1: Resultados obtenidos a partir de las muestras de sangre para cada uno de los inmaduros de Cóndor Andino. Los parámetros sanguíneos evaluados son “HT” hematocrito (%), “GB” glóbulos blancos (unidades por mm³), proteínas totales (g/dl), albúminas (g/dl), globulinas (g/dl) y el contaminante por plomo (µg/dl)

ID	Sexo	Edad	HT (%)	GB (u. x mm ³)	Proteínas Totales (g/dl)	Albúminas (g/dl)	Globulinas (g/dl)	Plomo (µg/dl)
BM27B3_a	M	SA	52	9000	3,12	0,6	2,52	9,5
BM27B3_b	H	JUV			4	1,19	2,81	24,8
BPAZIT	H	SA	44	5700	5,15	2,02	3,13	23,2
CT4072	M	SA	47	6000	4	1	3	
CT8654	M	JUV	41	12900	3,52	1,39	2,13	0,8
CT9563	M	JUV	41	6500	2,72	1,52	1,2	8
DCJ0MT	H	SA	49	10000				14,6
IHWEY8	H	SA	42	6000	3,28	0,23	3,05	11,8
N6M1M6	M	SA	49	3900	4,91	3,08	1,83	7,7
NT12VG3Y	M	JUV	50	12000	2,48	0,88	1,6	19
O4WOMJ	H	SA	41	6000	2,29	0,73	1,56	17
PEPO	M	SA	46		3,5	1,55	1,95	
RK2GX6	H	SA	51	5700	4,05	1,95	2,1	14,1
TOTO	M	JUV	39		3,55	1,7	1,85	
TWFXZJ	M	SA	52	4000	4,32	1,72	2,6	8,6
U0MLYR	H	JUV	47	9700	2,37	1,7	0,67	8,3
VHSRLQ	H	JUV	53	10500	3,8	1,1	2,7	12,9

Apéndice 3.2: Modelos que evalúan el tamaño y el uso del *home range* considerando los parámetros sanguíneos como variables predictoras del área de acción de los primeros 40 días de seguimiento, y de las distancias medias voladas por día y por hora.

MODELOS		Coefficientes	Estimado	Error std.	valor t	valor - p
<i>Home range</i> 40 días	MCP	β_0 (Intercepto)	12.320	0.837	14.732	<0.001 *
		β_1 (Glóbulos Blancos)	0.000	0.000	-3.249	0.010 *
		β_2 (Edad Sub-adulto)	-12.321	-0.836	-21.230	<0.001 *
	KDE 99%	β_0 (Intercepto)	10.770	0.234	45.965	<0.001 *
		β_1 (Glóbulos Blancos)	-0.000	0.000	-3.943	0.003 *
Distancias medias	diaria	β_0 (Intercepto)	3.795	0.217	17.453	<0.001 *
		β_1 (Albúminas)	0.277	0.140	1.982	0.083 .
		β_2 (Edad Sub-adulto)	0.347	0.158	2.196	0.059 .
	por hora	β_0 (Intercepto)	5.867	0.753	7.795	<0.001 *
		β_1 (Edad Sub-adulto)	2.770	0.986	2.811	0.018 *

CAPÍTULO IV

El uso de las Reservas de Biósfera por una especie carroñera de amplio rango indica un alto potencial para la conservación



Gonzalo Ignazi

Artículo publicado: Guido J.M., Alarcón P.A.E., Donázar J.A., Hiraldo F., Lambertucci S.A. (2019) The use of biosphere reserves by a wide-ranging avian scavenger indicates its significant potential for conservation. *Environmental Conservation* 1-8 doi: 10.1017/S0376892919000304

INTRODUCCIÓN

Si bien los paradigmas de la conservación han ido evolucionado en sus visiones desde el punto de vista de la relación entre el hombre y la naturaleza, la tendencia actual de conservación se focaliza en “las personas y la naturaleza” promoviendo un enfoque inclusivo en la conservación del medio ambiente y las necesidades humanas (Mace, 2014). Esta visión es particularmente relevante para especies que dependen de áreas antrópicas para su supervivencia, ya que enfatiza en la importancia de las actividades humanas para lograr interacciones sostenibles entre los seres humanos y la vida silvestre (Cumming, 2016; Mace, 2014). Este nuevo enfoque es muy prometedor ya que busca conciliar las necesidades de las partes interesadas en la explotación de los ambientes, con los objetivos de conservación de las Áreas Protegidas (APs), lo cual ha sido uno de los grandes desafíos en biología de la conservación. Existen diferentes tipos de áreas protegidas, las cuales han sido clasificadas por la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) de acuerdo a los diferentes objetivos de manejo de cada área (Dudley, 2008). Estos sitios han sido originalmente pensados como lugares con baja actividad humana donde, en las áreas más protegidas estas actividades son estrictamente controladas o casi inexistentes en algunos casos. Sin embargo, se sabe que estas áreas suelen ser insuficientes para la protección de muchas especies, incluyendo aquellas que tienen grandes *home ranges* o que utilizan áreas antrópicas (Phipps et al., 2013a; Krüger et al., 2014; Lambertucci et al., 2014).

Las Reservas de Biósfera (RBs) son un ejemplo de APs que tienen el potencial de mejorar la conservación de las especies que dependen de áreas con actividad antrópica para, por ejemplo, alimentarse. Estas reservas fueron creadas en 1971 bajo el Programa el Hombre y la Biósfera (MAB, *Man and Biosphere Programme*) de la Organización de las Naciones Unidas para la Educación, la Ciencia y la Cultura (UNESCO, *United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization*), para mejorar la relación entre la gente y el medioambiente que los rodea, armonizando la conservación de la biodiversidad y el desarrollo sostenible en base al conocimiento científico (Batisse, 1982; UNESCO, 1996). Cada reserva está formada por tres zonas interrelacionadas, y que se refuerzan mutuamente: 1) “Zona Núcleo”, compuesta por una o más áreas protegidas, que contribuyen a la conservación de los paisajes, ecosistemas, especies y variaciones genéticas, y donde se permite hacer investigación y las actividades están estrictamente

reguladas; 2) “Zona de Amortiguamiento”, que rodea a las zonas núcleo, y donde se realizan prácticas ecológicas que contribuyen a la investigación, la capacitación y la educación ambiental; y 3) “Zona de Transición”, donde se promueve el desarrollo económico y de actividades haciendo un uso sostenible de los recursos como la ganadería. Por lo tanto, solo el área central es estrictamente protegida ya que incluye al menos un AP reconocida por la UICN (UNESCO, 1996). Estas Reservas de Biósfera incrementan la cantidad de paisaje protegido y, a su vez, conectan diferentes APs reconocidas por UICN resultando en grandes extensiones de paisaje protegido, lo cual podría ser beneficioso para especies altamente móviles (Runge et al., 2014; Tucker et al., 2018) y para aquellas que durante el período de dispersión recorren grandes distancias (Phipps et al., 2013a; Krüger et al., 2014). Mientras que la efectividad de las RBs en la protección del paisaje ha sido ampliamente estudiada (Coetzer et al., 2014), se le ha prestado muy poca atención al rol que juegan las Reservas de Biósfera en proteger especies de amplio rango de acción (pero ver, Ma et al., 2009).

Con los años, las APs han cambiado sus objetivos de conservación desde un enfoque orientado específicamente a la especie o a paisajes singulares, a un enfoque que prioriza la conservación del ecosistema. Sin embargo, históricamente las APs no fueron diseñadas para proteger especies de amplio rango de acción (Runge et al., 2014), sino que han sido pensadas para proteger especies endémicas o amenazadas (Bonn et al., 2002). Es por ello que las especies de amplio rango frecuentemente utilizan áreas desprotegidas donde las regulaciones están casi ausentes y donde los controles y el manejo de estas áreas es escaso (Coetzer et al., 2014). Esto los expone a una gran diversidad de amenazas. En estas áreas los conflictos entre la vida silvestre y los humanos son comunes y amenazan a varias de las especies que las usan (Ogada et al., 2012). El desafío es particularmente grande para las aves carroñeras, ya que los individuos enfrentan diferentes tipos de amenazas tanto cuando están posados en la tierra, como cuando están en el aire (Runge et al., 2014; Lambertucci et al., 2015). Fuera de las APs, las especies en peligro pueden quedar expuestas a amenazas directas como la persecución (Ogada et al., 2012) y la caza furtiva (Litchfield, 2013) o a amenazas indirectas como la fragmentación del hábitat (Speziale et al., 2008), envenenamiento involuntario (Ogada et al., 2012; Wiemeyer et al., 2017) y las colisiones a infraestructuras humanas como edificios, aviones, drones y tendidos eléctricos (Lambertucci et al., 2015). Por lo tanto, los individuos de las especies

que pasan más tiempo en áreas desprotegidas están relativamente menos protegidos y más expuestos a este tipo de amenazas (Thiollay, 2006; Ogada et al., 2012).

Los cóndores adultos realizan movimientos que abarcan largas distancias (más de 350 km en un día) (Lambertucci et al., 2014) y tienen grandes *home ranges* (Alarcón, 2016, Capítulo I). Durante estos viajes, los adultos cruzan varias fronteras políticas, incluidos los límites de las APs, así como también límites provinciales e internacionales (Lambertucci et al., 2014). Los cóndores tienen largos períodos de inmadurez, y los movimientos exploratorios de los individuos inmaduros pueden ocurrir en áreas aún más grandes que las de los adultos. Por lo tanto, las APs son generalmente muy pequeñas para esta especie (Lambertucci et al., 2014). Como el comportamiento exploratorio de las aves inmaduras durante el período de dispersión puede ocurrir en áreas aún más grandes que la de los adultos, esto los expone a múltiples amenazas, especialmente fuera de las APs (Phipps et al., 2013a; Krüger et al., 2014). Hasta el momento, los patrones de movimiento de los inmaduros de Cóndor Andino han sido poco estudiados. Durante la dispersión, esta porción de la población no es territorial y puede explorar continuamente nuevas áreas en busca de recursos alimenticios, lo cual crea un desafío en el diseño de estrategias de conservación adecuadas. Por lo tanto, es esencial comprender el comportamiento de esta porción de la población para poder identificar las potenciales amenazas y mejorar las estrategias actuales de manejo y conservación de la especie. Por este motivo, el objetivo de este capítulo es estudiar el uso del espacio por parte de los inmaduros de Cóndor Andino, y determinar específicamente el uso de áreas protegidas para evaluar su utilidad como estrategia de conservación para la especie. La hipótesis de este capítulo es que las Reservas de Biósfera aumentan la superficie de las áreas protegidas y se convierten en áreas de gran importancia para los cóndores inmaduros, ya que protegen las tierras que incluyen las actividades humanas como la ganadería sostenible de la cual se alimentan los cóndores. Se predice, que aunque las aves durante el período dispersivo utilizan diferentes áreas, van a mostrar preferencia por las Reservas de Biósfera.

MÉTODOS

Procesado de datos

Para este capítulo se obtuvieron localizaciones GPS de los 26 cóndores marcados, desde el momento en que cada ave fue liberada hasta enero de 2019, o hasta el momento en que cada unidad dejó de funcionar (Ver Apéndice 4.1) por lo que el período de monitoreo difiere entre los animales. Para estandarizar los intervalos de tiempo entre las localizaciones de GPS y minimizar la dependencia serial entre dos localizaciones consecutivas, se utilizó un sub-set del total de datos obtenidos que incluyó solo una localización de GPS por día la cual fue tomada al azar, proveniente de cualquier momento durante el día. Esta decisión fue tomada en base a los resultados de los análisis de autocorrelación, los cuales fueron hechos usando la función “acf()” en el software R (R Core Team, 2019). Para este análisis cada una de las localizaciones de GPS fue solapada con la base de datos de APs proporcionada por la “Base de Datos Mundial sobre Áreas Protegidas” (*World Database on Protected Areas*) (IUCN & UNEP-WCMC, 2017). Luego, se clasificó cada localización en una de cuatro categorías de acuerdo con el nivel de protección del paisaje: “Fuera”, “RB”, “IUCN Media” y “IUCN Alta” (Tabla 4.1). El análisis de autocorrelación fue realizado para cada animal en relación a la categoría de protección del paisaje utilizado en cada localización de GPS (recolectada cada 15 minutos). Para minimizar el sesgo producido por la cantidad de datos entre días, y representar el movimiento diario de cada ave, se consideró únicamente los días en que se registraron al menos 45 localizaciones de GPS. En base a esto, el análisis reportó que la cantidad de datos necesarios para evitar la autocorrelación espacial entre dos puntos es de 63 localizaciones de GPS (en base al valor de la mediana y de la moda de todos los individuos). Siendo que se obtiene una localización cada 15 minutos, es decir 4 localizaciones por hora, el intervalo de tiempo necesario para evitar la autocorrelación entre dos localizaciones es cercano a las 16 horas (63 locs./4 locs. por hr). Finalmente, dado que el transmisor solo envía datos durante las horas de luz (máximo de luz = 16 hs), para los análisis se utilizó un solo punto por día.

Además, para garantizar que la duración del muestreo cubriera el rango completo de las variaciones en el comportamiento de movimiento de los cóndores, se consideró el valor de la asíntota del *home range* (Laver, 2005). Por lo tanto, para este análisis, solo las

aves que tuvieron al menos 100 localizaciones de GPS (es decir, al menos 100 días de datos de GPS) fueron consideradas. Para cada análisis espacial, las localizaciones de GPS fueron proyectadas al sistema de coordenadas UTM (*Universal Transverse Mercator*) (WGS-1984 UTM Zona-19S) y analizadas utilizando los software R (R Core Team, 2019) y ArcGIS 10.3 (ESRI, Inc.).

Para describir el área que abarcaron los inmaduros de cóndor marcados, y calcular la proporción de APs que utilizaron, se evaluó una combinación de estimadores de *home range* utilizando el set de datos agrupados (es decir, el total de las localizaciones de GPS obtenidas de todos los cóndores marcados que, luego de sub-muestrear una localización al azar por día, tenían un total de 100 localizaciones de GPS) (Fieberg & Bo, 2012; Walter et al., 2015). Los estimadores de *home range* se basaron en Polígonos Convexos Mínimos (MCPs) del 100% y del 95%, y Estimadores de Densidad de Kernel (KDE) con contornos de volumen del 99%, 95% y 50%. Para estos últimos se aplicó un factor de suavizado (h) de 7000 siguiendo los criterios *ad hoc* sugeridos por Laver (2005), utilizando los paquetes `adehabitatHR` y `rgdal` en R (R Core Team, 2019).

Luego, cada estimador del área de acción fue solapado con las APs disponibles. Para esto, se utilizó la base de datos de APs proporcionada por la “Base de Datos Mundial sobre Áreas Protegidas” (*World Database on Protected Areas*) (IUCN & UNEP-WCMC, 2017). Se clasificó cada área dentro del *home range* en una de cuatro categorías de acuerdo con el nivel de protección del paisaje: “Fuera”, “RB”, “IUCN Media” y “IUCN Alta” (Tabla 4.1). Luego se calculó la proporción de cada categoría de paisaje protegido dentro del rango del área de acción estimada. Del mismo modo, a cada localización de GPS se le asignó uno de los cuatro niveles de protección del paisaje. Todas las localizaciones ubicadas en sitios sin protección fueron asignadas a la categoría “Fuera”, mientras que todas las localizaciones de GPS dentro de una RB (de acuerdo al Programa MAB; UNESCO, 1996) pero fuera de cualquier AP categorizada por la UICN (Dudley, 2008) se agruparon en la categoría “RB”. A las APs reconocidas por UICN se las dividió en dos categorías dependiendo del nivel de protección. La categoría “UICN Media” incluye las APs de menor nivel de protección y de mayor intensidad de actividades humanas; mientras que la categoría “UICN Alta” incluye las APs con más restricciones (Tabla 4.1). Es importante resaltar que algunas de las APs por la UICN también pueden incluirse en una RB como Zona Núcleo; en estos casos solo se consideró la categoría de mayor protección,

es decir la categoría de la UICN. Esto se hizo para separar las tierras que son solo RBs de las que también son APs de la UICN.

Tabla 4.1: Descripción de las características usadas para clasificar las diferentes áreas de acuerdo a su nivel de protección (Dudley, 2008).

Categoría	Áreas involucradas	Nivel de Protección
Fuera	Tierras privadas o estatales sin protección oficial	Sin protección
RB	Áreas cuyo máximo nivel de protección es Reserva de Biósfera	Bajo
UICN Medio	Áreas Protegidas reconocidas por la UICN y clasificadas como: IV Áreas de manejo de hábitats/especies (conservación mediante manejo activo), V Paisaje terrestre y marino protegido (conservación de paisajes y recreación), VI Área protegida manejada (uso sostenible de los recursos)	Medio
UICN Alto	Áreas Protegidas reconocidas por la UICN y clasificadas como: Ia Reserva Natural Estricta, Ib Área Natural Silvestre (protección estricta), II Parque Nacional (conservación y protección del ecosistema), III Monumento Natural (conservación de los rasgos naturales)	Alto

Análisis estadístico

Para evaluar cómo los inmaduros de Cóndor Andino distribuyen el tiempo en áreas con diferentes niveles de protección, se utilizó el número de localizaciones como un proxy del tiempo y se realizaron tres comparaciones: (1) áreas desprotegidas (Fuera) versus todas las APs tomadas juntas (es decir, RBs y reservas de la UICN); (2) áreas desprotegidas o aquellas con baja protección (Fuera y RB) versus APs categorizadas por la UICN (Media y Alta); (3) las cuatro categorías de protección consideradas (Fuera, RB, UICN Media y UICN Alta). Para reducir los posibles sesgos causados por los diferentes tamaños de las muestras entre las aves, se realizó estas comparaciones utilizando muestras balanceadas de

100 ubicaciones tomadas al azar para cada ave. Como resultado, estas comparaciones incluyeron datos de 12 individuos inmaduros (Apéndice 4.2).

Se aplicó un diseño de uso-disponibilidad para evaluar si las aves usaron las diferentes categorías de protección de acuerdo con la superficie del área disponible o si preferían alguna categoría en particular. Bajo este enfoque, el uso de una categoría dada se considera selectivo si fue usado desproporcionalmente con más frecuencia comparado con lo que hay disponible (Beyer et al., 2010). Se obtuvo la muestra de disponibilidad generando cinco localizaciones hipotéticas de los animales dentro de un radio de 25 km alrededor de cada localización de GPS. El valor de 25 km fue establecido en base a la distancia promedio que cada ave voló en una hora. Luego, se modeló el uso del espacio como un proceso de Bernoulli (0: localización simulada, 1: localización de GPS), donde la probabilidad de uso fue una función logística de la categoría de protección del paisaje. En el modelo se estableció la categoría “Fuera” como la categoría de referencia (es decir, como el intercepto), ya que esta categoría representa la falta de protección. Los coeficientes de regresión asociados con las tres categorías de protección restantes (β_{RB} , $\beta_{UICN\ Medio}$ y $\beta_{UICN\ Alto}$) midieron la probabilidad de que un individuo fuera encontrado en estos tipos de áreas en comparación con las áreas desprotegidas. Para capturar la estructura jerárquica de los datos (donde las localizaciones GPS estaban anidadas dentro de cada individuo), se estimó un modelo jerárquico Bayesiano utilizando JAGS (Plummer, 2003) mediante el paquete “jugsUI” en el software R (R Core Team, 2019). Para esto, se utilizó previas vagas (es decir, distribución de t con media igual a 0, precisión igual a 5 y valor k igual a 1) y se ejecutó tres cadenas con 10.000 iteraciones cada una, descartando las primeras 5.000 (*burn-in*). Se evaluó la convergencia por medio de *R-hats* y se utilizó la media y los intervalos de credibilidad de las posteriores para la inferencia del modelo (Gelman & Hill, 2006).

Para estimar este modelo, se utilizaron 3 conjuntos de datos diferentes: (1) todos los cóndores marcados (26 aves); (2) las 12 aves que alcanzaron el valor de la asíntota de las curvas de *home range* (Laver, 2005; Alarcón, 2016); y (3) todo el conjunto de datos que proporcionaron datos por al menos un mes (es decir, 19 aves marcadas que proporcionaron datos cada 15 minutos). Como los tres modelos presentaron resultados similares, se decidió presentar solo los resultados del set de datos de 12 cóndores usados en los análisis previos en este capítulo. Sin embargo se incluyen todos los resultados para los tres conjuntos de datos en el Apéndice (Apéndice 4.3 y 4.4).

RESULTADOS

De los 26 cóndores inmaduros marcados, se obtuvieron un total de 114.355 localizaciones de GPS (Fig. 4.1). Sin embargo, para los análisis de *home range*, se obtuvieron un total de 3.670 localizaciones de las 12 aves (Apéndice 4.5) que alcanzaron el valor asintótico de las curvas del *home range*, las cuales, calculadas en conjunto, utilizaron áreas de entre 16.000 y 290.000 km² (MCP 100% = 288.811,68 km²; MCP 95% = 255.110,4 km²; KDE 99% = 161.219 km²; KDE 95% = 107.177,35 km²; KDE 50% = 15.665,9 km²) (Apéndice 4.6). En base al MCP 100%, de la superficie del área total utilizada por las aves marcadas, el 75,3% era paisaje desprotegido, mientras que el 14,4% eran APs reconocidas por UICN (UICN Media= 5,9%, y UICN Alta= 8,6%), y el 10,1% restante fue reconocido como áreas protegidas bajo la categoría de Reserva de Biósfera (Apéndice 4.6). Sin embargo, del total de las localizaciones obtenidas, el 56,4% no tuvieron ningún tipo de protección, el 26,4% fue protegida bajo los criterios de la UICN (con el 10,6% de los datos dentro de las áreas con restricciones menos estrictas -UICN Media- y el 15,8% dentro de las áreas más estrictamente protegidas -UICN Alta-) y el 17,2% restante estaba protegido solo por una RB (Tabla 4.2).

Tabla 4.2: Número y porcentaje de localizaciones de GPS (una localización al azar por día en cualquier momento del día) de inmaduros de Cóndor Andino, y las localizaciones de disponibilidad (ver detalles en métodos) separados por las diferentes categorías de protección del paisaje. *Fuera*: áreas no protegidas; *RB*: únicamente protegidas como Reservas de Biósfera; *UICN Medio*: áreas protegidas clasificadas por la UICN, categorías IV-VI; *UICN Alto*: áreas protegidas clasificadas por la UICN, categorías I-III (IUCN & UNEP-WCMC, 2017).

Categoría	Localizaciones utilizadas (n)	Porcentaje de uso	Disponibilidad (n)	Porcentaje de Disponibilidad
Fuera	2.069	56,4	11.172	60,9
RB	633	17,2	2.281	12,4
UICN Medio	389	10,6	2.119	11,5
UICN Alto	579	15,8	2.778	15,1
Total	3.670	100	18.350	100

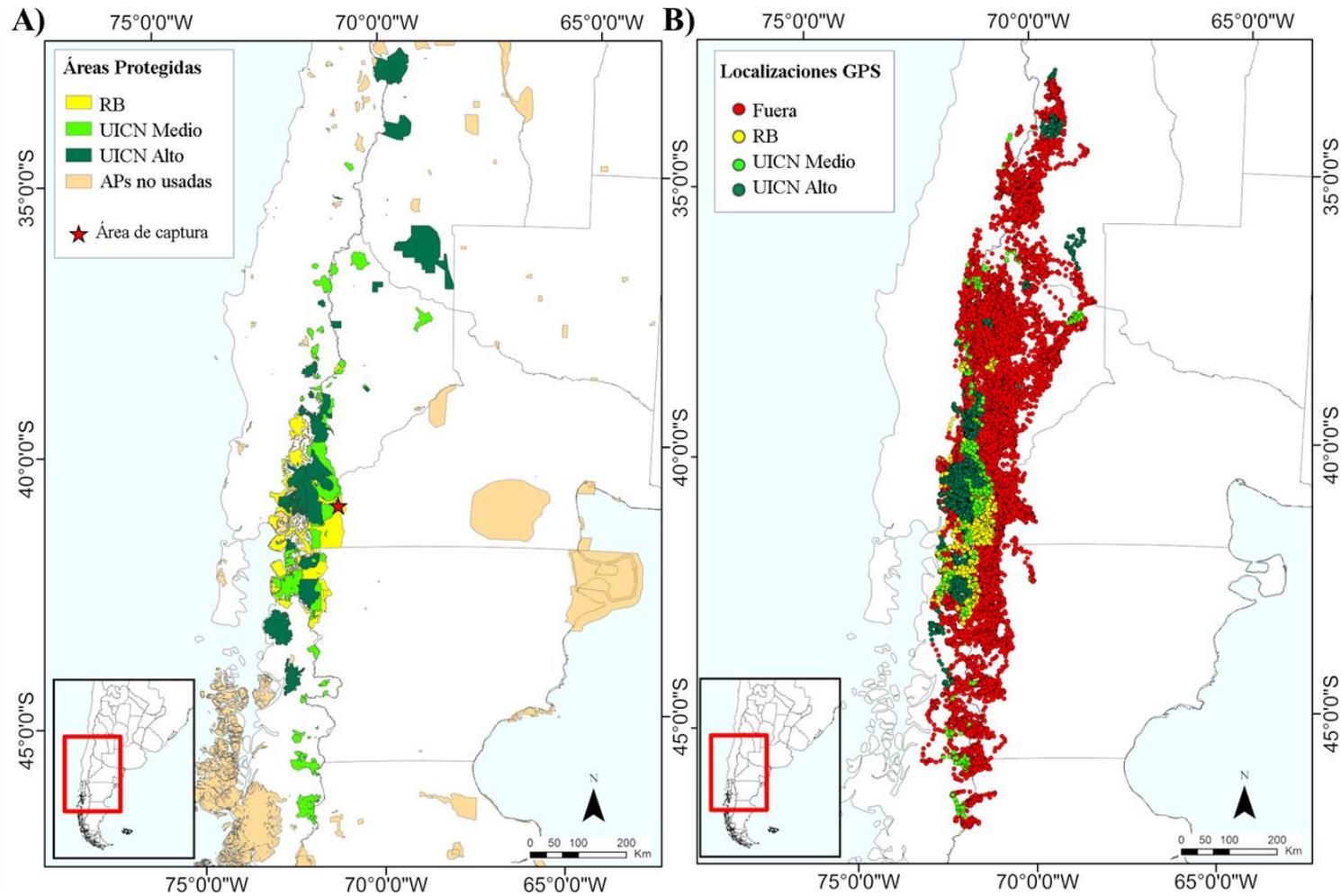


Figura 4.1: A) Distribución de las Áreas Protegidas (APs) en el área de estudio. En Amarillo se muestran las Reservas de Biósfera (RBs) utilizadas por los 26 inmaduros de Cóndor Andino marcados con transmisores de GPS. En verde claro, las APs clasificadas por la UICN entre las categorías IV-VI. En verde oscuro, las APs clasificadas por la UICN entre las categorías I-III. En naranja, todas las APs en el área pero que no fueron utilizadas por las aves marcadas. (B) Localizaciones de los cóndores estudiados, separadas por la categoría de conservación de las APs. Los puntos rojos son las localizaciones de GPS de los cóndores que donde estuvieron fuera de cualquier APs. En amarillo, las localizaciones ubicados dentro de RBs. En verde claro, localizaciones de individuos que usaron APs clasificadas por la UICN entre las categorías IV-VI, y en verde oscuro las APs entre las categorías I-III.

No se encontraron diferencias entre el uso de áreas desprotegidas y todas las áreas protegidas agrupadas. Sin embargo, las aves marcadas pasaron más tiempo en áreas desprotegidas (Fig. 4.2.A). Además, cuando se comparó el tiempo que gastaron en paisajes desprotegidos versus paisajes protegidos en base a los criterios de la UICN, se encontró que las áreas desprotegidas fueron más intensamente utilizadas que las APs de la UICN (Fig. 4.2.B). Del mismo modo, cuando se comparó el tiempo que gastaron en cada categoría de área por separado, el uso de las áreas desprotegidas fue mayor que para todas las categorías de APs (Fig. 4.2.C). Por su parte, el modelo de preferencia mostró que, en comparación con las áreas desprotegidas, los inmaduros de Cóndor Andino usaron desproporcionadamente más las RB que lo que había disponible (Fig. 4.3 y Apéndice 4.5). Sin embargo, no se observaron patrones para las áreas de UICN, independientemente de la categoría de protección, ya que estas áreas fueron usadas en la misma proporción que lo esperado por probabilidad.

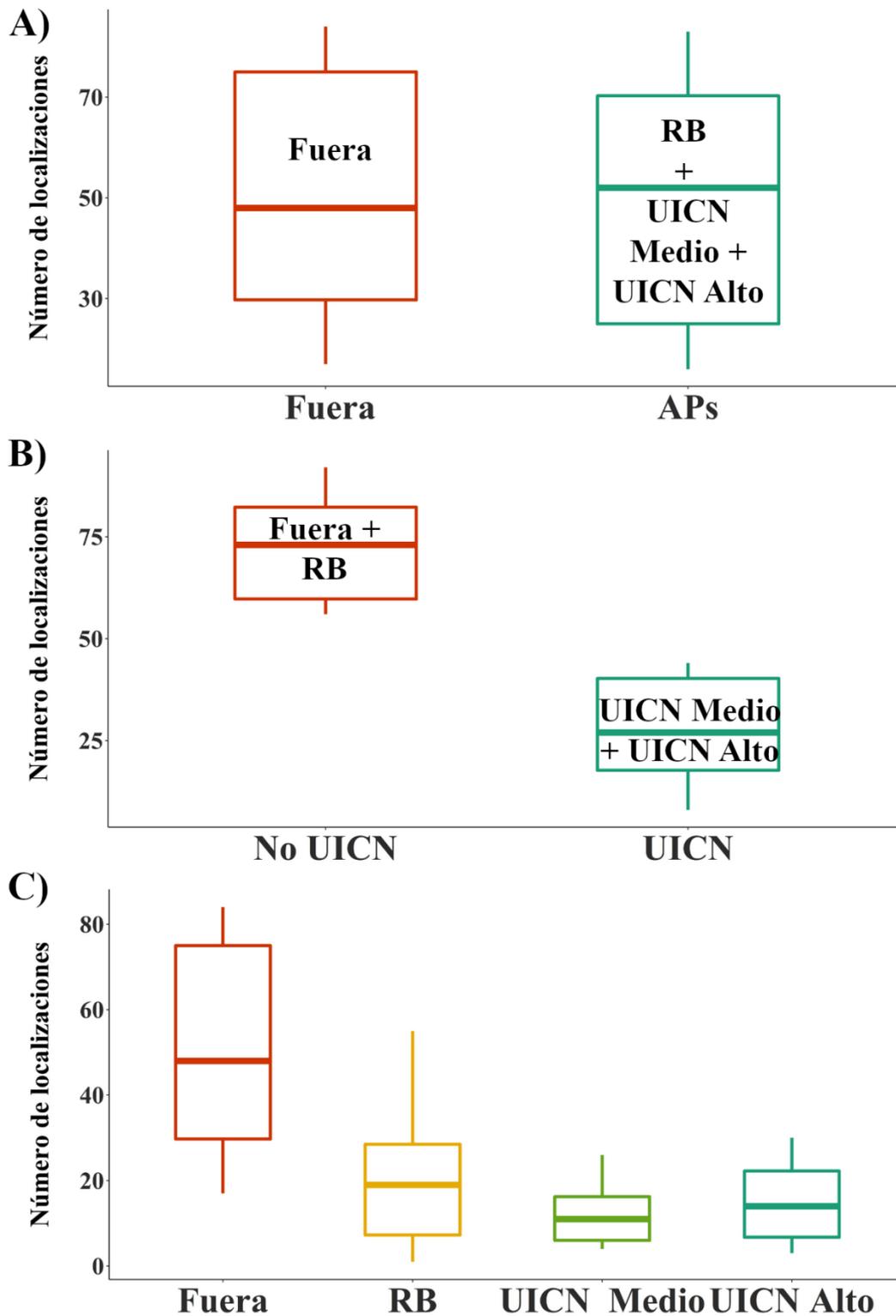


Figura 4.2: Comparaciones entre el número de localizaciones de cóndores en áreas con diferentes categorías de protección (IUCN & UNEP-WCMC, 2017). A) Comparación entre el número de localizaciones de GPS de 12 cóndores Andino inmaduros en áreas no protegidas (*Fuera*: áreas no protegidas) y áreas protegidas (*RB*: áreas solo protegidas por Reservas de Biósfera + *UICN Medio*: áreas protegidas clasificadas por la UICN, categorías IV-VI + *UICN Alto*: áreas protegidas clasificadas por la UICN, categorías I-III). B) Comparación entre áreas no protegidas sumado al área de las RBs que no están en un área protegida por la UICN (es decir: *Fuera + RB*), con las áreas protegidas por la UICN (es decir: *UICN Medio + UICN Alto*). C) Comparación entre áreas con diferentes categorías de protección. *Fuera*, *RB*, *UICN Medio* y *UICN Alto*.

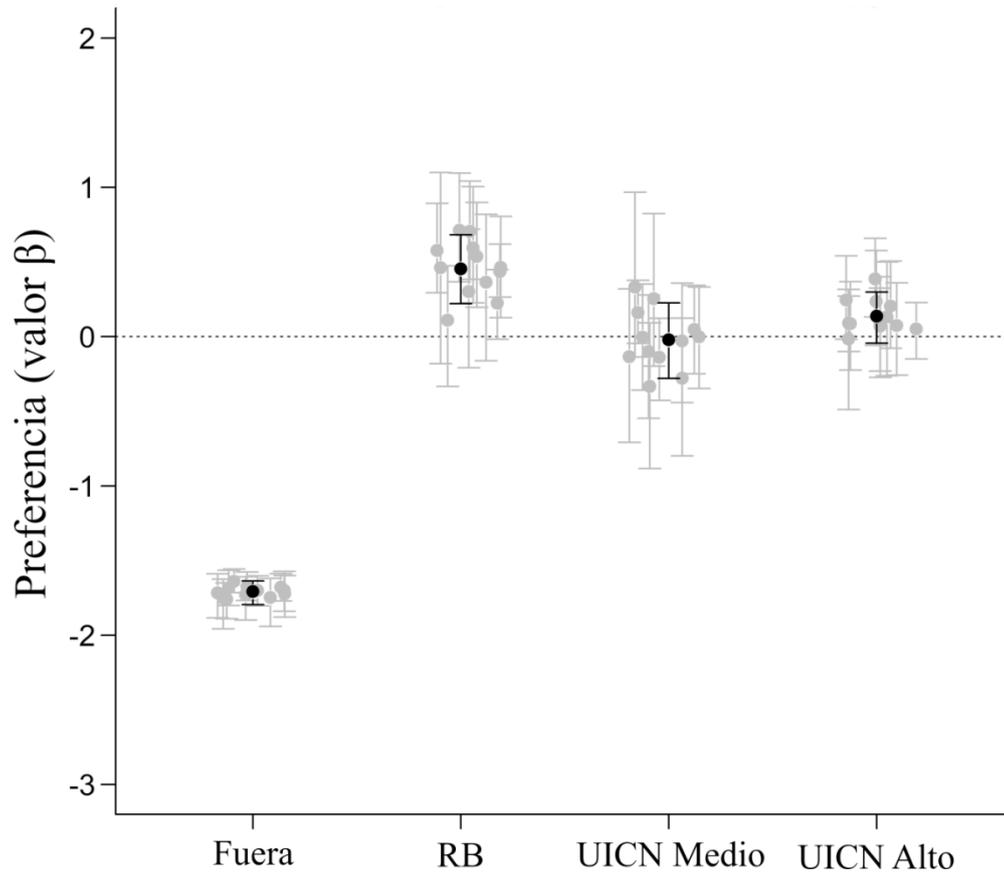


Figura 4.3: Preferencia de hábitat 12 inmaduros de Cóndor Andino por áreas con diferentes niveles de protección basado en el modelo de preferencia. Los parámetros β miden la importancia del nivel de protección de un área para determinar la probabilidad de uso de esa área. Valores positivos de β indican la preferencia por áreas con esa categoría de protección, mientras que valores negativos de β indican la evitación del área. Los puntos negros representan la media y sus intervalos de credibilidad del 95%. Los puntos grises representan el valor de β individual con sus intervalos de credibilidad correspondientes.

DISCUSIÓN

En este capítulo se encontró que los inmaduros de Cóndor Andino pasan mucho más tiempo en áreas desprotegidas que en las Reservas de Biósfera o en las Áreas Protegidas de la UICN. Sin embargo, de acuerdo al análisis de preferencia de hábitat, estas aves prefirieron las RB. En el área de estudio, la creación de la RB incrementó la superficie del área del paisaje protegido en un 10,1% (basado en el MCP 100%, Apéndice 4.6). Es interesante destacar, que del total del tiempo en que estas aves se encontraban dentro de paisajes protegidos, más del 39% (es decir, 633 localizaciones GPS dentro de RB y 1.601 localizaciones de GPS dentro de APs) cayó dentro de áreas que en esta tesis fueron categorizadas como “RB” (es decir, excluyendo las zonas núcleo de APs por la UICN). Sin embargo, considerando la definición real de Reservas de Biósfera (es decir, RB en su totalidad, incluidas las APs por la UICN) el 82,39% del tiempo (1.319 localizaciones de GPS) dentro de las APs fue dentro de una RB. Por lo tanto, las Reservas de Biósfera incrementan en gran medida el uso de las APs por parte del Cóndor Andino.

Estos resultados muestran que los inmaduros de Cóndor Andino tienden a usar más las áreas desprotegidas que las APs durante sus actividades diarias en la Patagonia, pero prefieren las RB. Cuando un área es frecuentemente utilizada debido a su alta disponibilidad, los modelos de preferencia de hábitat pueden mostrar coeficientes negativos (Beyer et al., 2010). Por lo tanto, el que aparentemente eviten fuertemente las áreas desprotegidas puede explicarse por la gran extensión de esta categoría la cual, basado en el MCP 100%, cubre el 75,3% del *home range* de esta porción de la población (Apéndice 4.6). Por otro lado, la creación de dos RBs en la Patagonia -Bosques Templados Lluviosos de los Andes Australes (Chile) y Andino Norpatagónica (Argentina)- ha derivado en la inclusión de una gran cantidad de sitios altamente utilizados por esta especie. Además, la RB Andino Norpatagónica considera al Cóndor Andino como una especie que tiene un valor especial o representativo, y es uno de los principales objetivos para la conservación (RBANP, 2007). Sin embargo, según el informe de revisión periódica de la RB Andino Norpatagónica, esta área sufre de una falta de aplicación de políticas y manejo, con una falta total de controles fuera de áreas protegidas (de la UICN; RBANP, 2017). Sumado a esto, el comité de evaluación de la RB solo funcionó de 2007 a 2010, y no se establecieron nuevas políticas de gestión luego de su creación. Además, según dicho informe, hasta la fecha solo un bajo porcentaje (40% aproximadamente) de los objetivos

propuestos para la RB se han alcanzado, lo que se considera insuficiente, pero de todos modos casi no se han aplicado medidas de manejo para las áreas que no están cubiertas por las reservas de la UICN (RBANP, 2017). Finalmente, los objetivos alcanzados fueron aquellos que principalmente se enfocaron en cuestiones que no están relacionadas con el manejo del ganado en la Estepa o en problemas como el envenenamiento por plomo y por pesticidas, los cuales son una amenaza directa para los cóndores (Lambertucci et al., 2011; Wiemeyer et al., 2017; Alarcón & Lambertucci, 2018a).

Al igual que en los adultos (Lambertucci et al., 2014) los cóndores inmaduros realizan largos vuelos, durante los cuales cruzan tanto áreas protegidas como desprotegidas, a través de la Cordillera de los Andes hasta la estepa. Sin embargo, los resultados de este capítulo muestran que el área utilizada por 12 cóndores inmaduros es tres veces mayor que la utilizada por 24 cóndores adultos en la misma región (288.811,7 km² versus 90.843 km²; y cuatro veces mayor -411.018,2 km²- si la comparamos con el área que cubrieron 26 cóndores inmaduros en un período de tiempo más prologando, ver capítulo I) (Lambertucci et al., 2014). En el área de estudio, la mayoría de las APs de la UICN están ubicadas a lo largo de la cordillera, mientras que la RB Andino Norpatagónica se extiende hacia el Este, cubriendo gran parte del ecotono y la estepa, que es la zona donde hay mayor cantidad de alimento. Las diferencias en los patrones del uso del espacio entre las clases de edades podrían deberse a que las aves inmaduras están continuamente explorando y seleccionando nuevos sitios a medida que buscan recursos (Penteriani et al., 2011). Por lo tanto, como los cóndores inmaduros no están atados a un territorio, pueden realizar viajes exploratorios a lo largo de la Cordillera de los Andes. Durante estos viajes, probablemente están aprovechando la gran cantidad de roquedales que sirven como sitios de refugio y de descanso (Lambertucci & Ruggiero, 2013) y de las condiciones climáticas y geológicas que les facilita la presencia de corrientes de aire ascendentes creadas por la orografía, lo cual es esencial para este tipo de aves planeadoras de gran tamaño (Shepard et al., 2011). Sin embargo, las RBs y las áreas desprotegidas tienen gran abundancia de ganado que es la principal fuente de alimento de los cóndores (Lambertucci et al., 2014 & 2018), y esto probablemente también explica su preferencia por estas áreas.

Los resultados de esta tesis resaltan la relevancia de las tierras desprotegidas o pobremente protegidas para los individuos dispersantes, ya que casi las tres cuartas partes de las localizaciones de GPS estaban en estas tierras (es decir, en las categorías Fuera y RB). Las especies de aves que realizan sus actividades diarias fuera de APs están

comúnmente expuestas a varias amenazas, lo que a menudo conduce a una severa disminución de la población (Thiollay, 2006; Virani et al., 2011). La colisión con las líneas eléctricas y el envenenamiento intencional son algunos ejemplos de estas amenazas (Virani et al., 2011; Ogada et al., 2012). Desafortunadamente, los Cóndores Andinos no son una excepción (Pavez & Estades, 2016). Recientemente, en solo una carroña envenenada, murieron 34 cóndores en un campo argentino ubicado fuera de APs (Alarcón & Lambertucci, 2018a). Tan solo en 2018, más de 90 cóndores fueron encontrados muertos en Argentina debido a la intoxicación por pesticidas (Birdlife International, 2018), y todos ellos fueron eventos fuera de APs. Sin embargo, esto no significa que no hay amenazas dentro de las APs, pero éstas amenazas si estarían mejor controladas allí. Los cóndores también están expuestos a otras amenazas de conservación tales como el envenenamiento por plomo (Lambertucci et al., 2011; Wiemeyer et al., 2017), así como también a amenazas relacionadas con las infraestructuras humanas como por ejemplo la fragmentación del hábitat por las rutas (Speziale et al., 2008), la colisión con tendidos eléctricos (Pavez & Estades, 2016) o disturbios debidos a actividades de recreación (Lambertucci & Speziale, 2009). Es importante destacar, que la mayoría de estos problemas están asociados con las áreas de alimentación, las cuales están principalmente en campos ganaderos privados. Por lo tanto, las RB y las tierras privadas pueden jugar un rol fundamental en la supervivencia de esta especie, ya que cubren la mayor parte de las áreas de forrajeo de los cóndores en la Patagonia. En consecuencia, es importante trabajar de manera conjunta con los propietarios de las tierras privadas, además de fortalecer los controles dentro de las RB. Debería ser una prioridad la reducción de estas amenazas dentro de estas áreas y establecer recomendaciones específicas para el manejo sustentable de estas áreas.

Es evidente que las estrategias de conservación deben considerar tanto las actividades humanas, como los requerimientos de las especies (Mace, 2014). Esto es particularmente relevante para especies que utilizan áreas humanizadas. Algunas especies se han adaptado a coexistir con las actividades humanas. Por ejemplo, el cambio en la composición de la dieta de especies nativas a introducidas (Novaro et al., 2000; Barbar et al., 2016) genera una dependencia en los ambientes con cierto nivel de disturbio antrópico. Este es el caso del Cóndor Andino, el cual en el área de estudio pasó a consumir principalmente especies introducidas, particularmente ganado (ovejas, cabras y vacas) en vez de los recursos nativos (guanacos y choiques) (Lambertucci et al., 2009 & 2018). En

este sentido, la creación de las RBs reconociendo las necesidades humanas para el uso del paisaje y manteniendo el valor de conservación de las APs existentes, puede desempeñar un papel esencial (Batisse, 1982; UNESCO, 1996). Por lo tanto, los sistemas de RBs actuales pueden ser relevantes para la conservación de especies que dependen de un ambiente algo antropizado, al menos para algunas de sus actividades diarias.

A pesar de que las RBs son una buena aproximación para el desarrollo sostenible y la conservación de especies, la falta de implementación de políticas de manejo es evidente, particularmente en las áreas de amortiguamiento y de transición (Coetzer et al., 2014). En este sentido, la designación de una RB no es garantía de una adecuada implementación del concepto (Walker & Solecki, 1999), y a veces son simplemente una etiqueta burocrática que no cumplen los requerimientos de Programa MAB de la UNESCO (Coetzer et al., 2014). Los primeros pasos de una RB después de su creación son avanzar en la implementación de acciones de conservación, para lo cual la falta de acuerdo entre las partes interesadas presenta un problema clave. Las Reservas de Biósfera pueden estar diseñadas adecuadamente, pero un área definida exclusivamente como RB generalmente no tienen el respaldo legislativo necesario para alcanzar sus objetivos y garantizar su persistencia (Coetzer et al., 2014). Este es el caso de la Reserva Andino Norpatagónica, una reserva que pareciera bien diseñada, que es intensamente utilizada por los cóndores y que se estableció habiendo consultado formalmente con especialistas y expertos de diversas áreas (RBANP, 2007). Sin embargo, en esta reserva está faltando la implementación de muchas de las políticas de manejo propuestas, particularmente en áreas que no están designadas como otros tipos de AP. Luego de que la reserva fue aprobada, faltó un fuerte apoyo financiero para poder implementar acciones de manejo sustentable en el campo (RBANP, 2017). Esta reserva es muy importante ya que incrementó significativamente (10,1%) la protección de las áreas usadas por los Cóndores Andinos, pero las amenazas en estas áreas son similares a las que enfrentan en áreas desprotegidas, las cuales continúan siendo un problema (por ejemplo, el envenenamiento con plomo; Lambertucci et al., 2011; Wiemeyer et al., 2017). Por lo tanto, si bien las RBs podrían ser una estrategia útil para mejorar la protección de especies de gran rango de acción, es necesario fomentar la comunicación entre gobiernos, científicos, empresas privadas y otras partes interesadas para implementar con éxito las políticas y gestiones necesarias para garantizar el cumplimiento de los objetivos de estas áreas.

Proteger toda el área cubierta por los inmaduros de Cóndor Andino es un desafío enorme debido a su gran área de acción. Sin embargo, la adecuada implementación de la RB en la Patagonia Andina parece ser una estrategia prometedora. Esto se debe en parte a su gran tamaño (casi 4,5 millones de hectáreas) y a que incluye sitios claves para esta especie, tales como la Estepa, donde los carroñeros como el cóndor se alimentan y descansan. Además, esta RB fue planteada como una reserva internacional que sirve para unificar los criterios de conservación entre Chile y Argentina. Sin embargo, la falta de financiamiento ha llevado a que no alcance la mayoría de los objetivos propuestos durante su creación. Por lo tanto, la generación de más y mejores políticas de manejo es necesaria para apoyar este tipo de reservas, ya que pueden ser sitios claves para algunas especies como los cóndores. También se alienta al fortalecimiento de los controles y la restricción del uso de plomo y veneno, que son las principales amenazas de los carroñeros (Lambertucci et al., 2011; Wiemeyer et al., 2017; Alarcón & Lambertucci, 2018a), principalmente en las RB y fuera de las APs donde forrajean.

Este estudio muestra que los inmaduros de Cóndor Andino cubren grandes áreas con paisajes que presentan diferentes usos humanos, especialmente en las áreas de alimentación y de descanso. Aunque los cóndores pasan la mayor parte de su tiempo en áreas sin protección (generalmente en tierras privadas), las RBs son muy utilizadas, incrementando la superficie protegida del área usada por estas aves. Desafortunadamente, está faltando una mayor implementación de regulaciones serias en aquellas RBs que no están incluidas en las APs categorizadas por la UICN. Por lo tanto, los resultados de esta tesis resaltan la importancia de las Reservas de Biósfera para un carroñero de gran *home range*, pero llaman la atención sobre la necesidad de implementación de prácticas de manejo y control que aseguren la preservación de las especies nativas amenazadas.

APÉNDICE

Apéndice 4.1: Detalles de cada uno de los cóndores marcados. Se reporta la identificación de cada individuo (ID), el sexo, transmisor utilizado, período monitoreado (“Fecha captura” a “Fecha última conexión”), número total de localizaciones de GPS (*Locs. GPS Total*), y las localizaciones de GPS separadas por la categoría de protección, es decir “*Locs. Fuera*” (áreas no protegidas); “*Locs. RB*” (RBs); “*Locs. UICN-Medio*” (áreas protegidas clasificadas por la UICN, categorías IV-VI); y “*Locs. UICN Alto*” (áreas protegidas clasificadas por la UICN, categorías I-III) (IUCN & UNEP-WCMC, 2017).

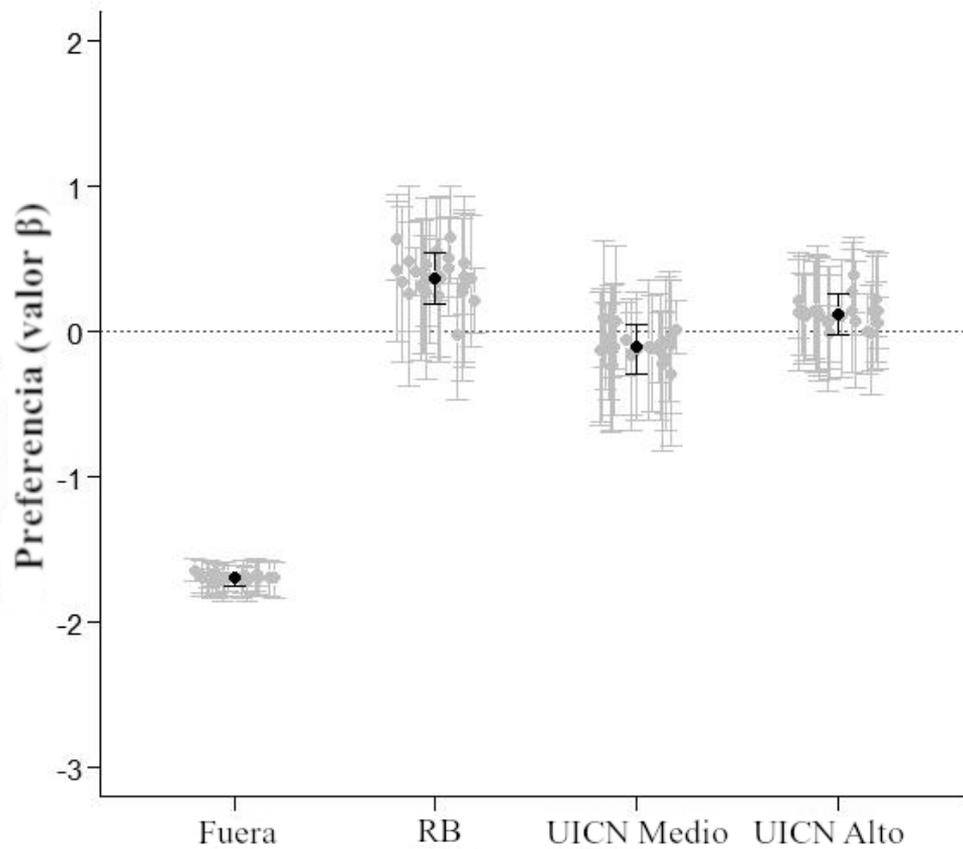
ID	Sexo	Transmisor	Fecha captura	Fecha última conexión	Locs. GPS Total	Locs. Fuera	Locs. RB	Locs. UICN Medio	Locs. UICN Alto
BLANCA	H	CTT [®] -1000-BT3-Series	13/01/2018	05/01/2019	4.614	2.036	904	469	1.205
BM27B3_a	M	NT-VKT	18/12/2013	15/01/2014	1.075	845	79	116	35
BM27B3_b	H	NT-VKT	14/11/2014	06/07/2016	9.868	6.216	2.038	972	642
BPAZIT	H	NT-VKT	26/10/2013	03/12/2013	866	407	302	87	70
CHITA	H	CTT [®] -1000-BT3-Series	13/01/2018	23/11/2018	4.811	1.14	2.515	897	259
CT4072	M	CTT [®] -1090	06/12/2011	15/03/2013	5.718	4.785	222	437	274
CT8654	M	CTT [®] -1090	26/10/2013	02/01/2014	2.514	548	580	85	1.301
CT9058	M	CTT [®] -1090	19/01/2014	16/03/2014	1.691	724	314	72	581
CT9563	M	CTT [®] -1090	04/11/2013	06/06/2015	9.068	6.755	34	572	1.707
DCJ0MT	H	NT-VKT	26/10/2013	07/04/2016	20.647	7.36	6.299	2.911	4.077
HECTOR	M	CTT [®] -1000-BT3-Series	13/01/2018	09/11/2018	3.033	825	1.028	427	753
IHWEY8	H	NT-VKT	04/11/2013	02/01/2014	1.073	950	6	27	90
JA5W9H	M	NT-VKT	18/12/2013	30/12/2013	444	412	7		25
N6M1M6	M	NT-VKT	02/11/2013	20/04/2014	4.227	1.415	1.191	759	862
NT113CZS	H	NT-VKT	26/10/2013	13/11/2013	206	91	95	18	2
NT12VG3Y	M	NT-VKT	18/12/2013	19/01/2014	594	26	316	127	125
O4WOMJ	H	NT-VKT	02/11/2013	14/01/2017	23.913	19.428	679	1.388	2.418

Apéndice 4.1 (continuación): Detalles de cada uno de los cóndores marcados. Se reporta la identificación de cada individuo (ID), el sexo, transmisor utilizado, período monitoreado (“Fecha captura” a “Fecha última conexión”), número total de localizaciones de GPS (*Locs. GPS Total*), y las localizaciones de GPS separadas por la categoría de protección, es decir “*Locs. Fuera*” (áreas no protegidas); “*Locs. RB*” (RBs); “*Locs. UICN-Medio*” (áreas protegidas clasificadas por la UICN, categorías IV-VI); y “*Locs. UICN Alto*” (áreas protegidas clasificadas por la UICN, categorías I-III) (IUCN & UNEP-WCMC, 2017).

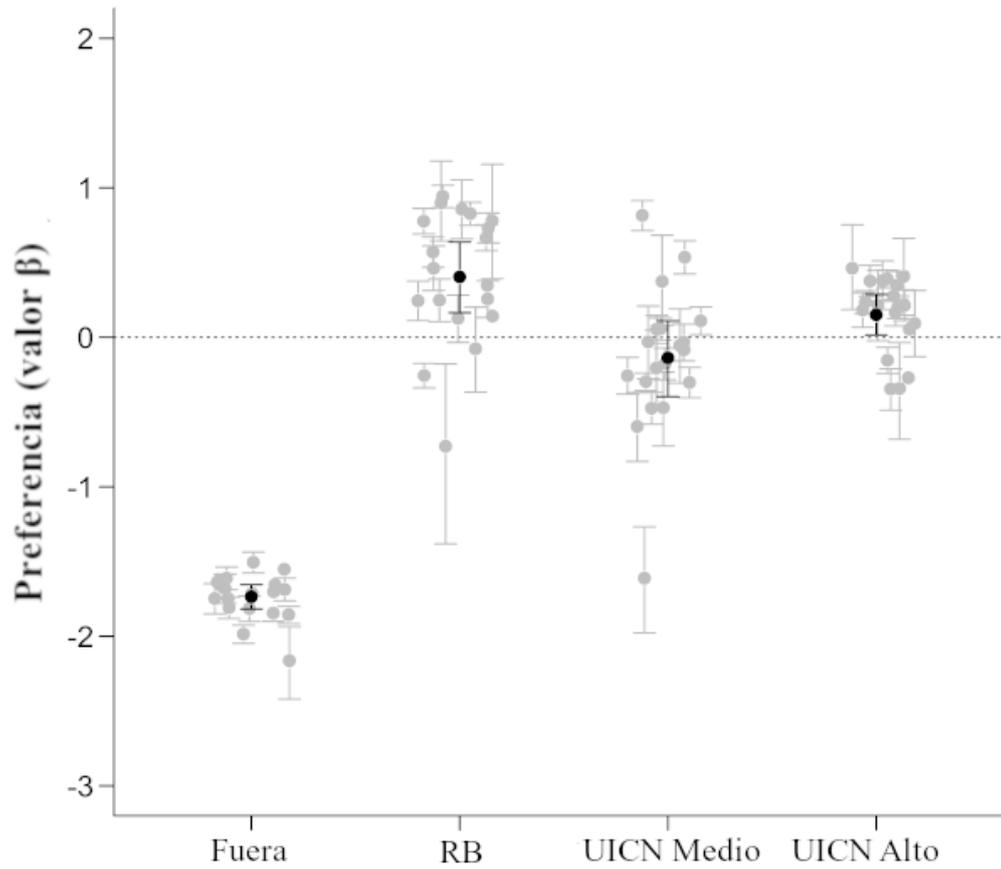
ID	Sexo	Transmisor	Fecha captura	Fecha última conexión	Locs. GPS Total	Locs. Fuera	Locs. RB	Locs. UICN Medio	Locs. UICN Alto
PEPO	M	CTT [®] -1000-BT3-Series	25/01/2018	03/01/2019	3.869	2.47	292	335	772
RK2GX6	H	NT-VKT	02/11/2013	04/12/2013	941	745	51	69	76
TOTO	M	CTT [®] -1000-BT3-Series	27/01/2018	15/01/2019	4.453	1.243	1.838	506	866
TP1PYG	H	NT-VKT	18/12/2013	08/01/2014	246	69	120	30	27
TWFXZJ	M	NT-VKT	02/11/2013	16/01/2014	669	375	185	79	30
U0MLYR	H	NT-VKT	29/10/2013	17/12/2015	9.078	7.197	525	430	926
VFE3F9	H	NT-VKT	29/10/2013	05/11/2013	69	19	42	2	6
VHE95O	H	NT-VKT	29/10/2013	03/11/2013	29	13		1	15
VHSRLQ	H	NT-VKT	19/11/2014	04/12/2014	639	351	154	16	118
Total					114.355	66.445	19.816	10.832	17.262

Apéndice 4.2: Detalles de los 12 cóndores que alcanzaron el valor asintótico de las curvas de *home range* (ver detalles en métodos). Se reporta la identificación de cada individuo (ID), el número total de localizaciones de GPS (*Locs. GPS Total*), y las localizaciones de GPS separadas por la categoría de protección, es decir “*Locs. Fuera*” (áreas no protegidas); “*Locs. RB*” (RBs); “*Locs. UICN-Medio*” (áreas protegidas clasificadas por la UICN, categorías IV-VI); y “*Locs. UICN Alto*” (áreas protegidas clasificadas por la UICN, categorías I-III) (IUCN & UNEP-WCMC, 2017).

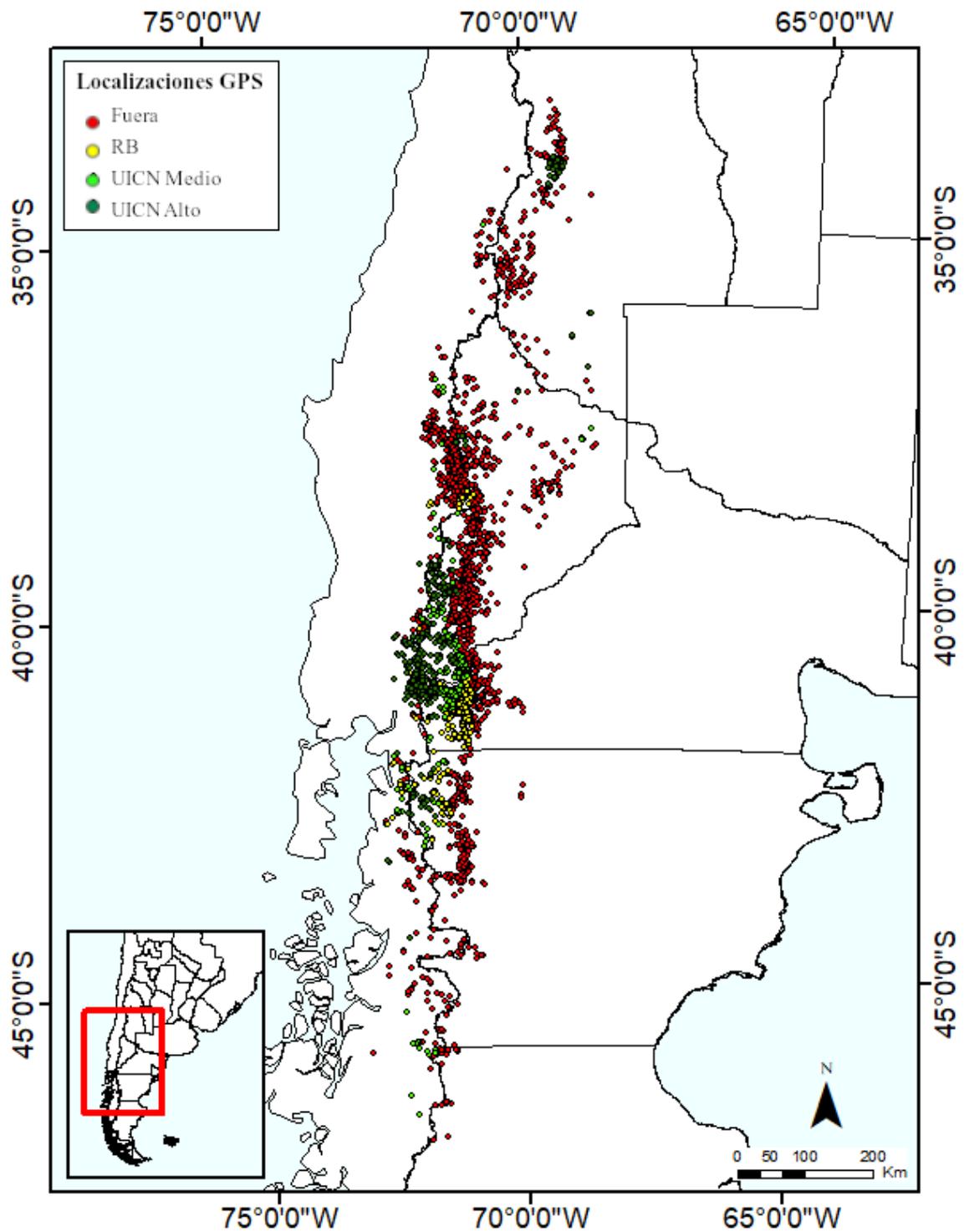
ID	Locs. GPS Total N	Locs. Fuera n (%)	Locs. RB n (%)	Locs. UICN Medio n (%)	Locs. UICN Alto n (%)
BLANCA	130	50 (38,5)	30 (23,1)	17 (13,1)	33 (25,4)
BM27B3_b	468	301 (64,3)	92 (19,7)	42 (9)	33 (7,1)
CHITA	121	25 (20,7)	62 (51,2)	27 (22,3)	7 (5,8)
CT4072	164	135 (82,3)	7 (4,3)	14 (8,5)	8 (4,9)
CT9563	343	238 (69,4)	1 (0,3)	14 (4,1)	90 (26,2)
DCJ0MT	769	213 (27,7)	253 (32,9)	147 (19,1)	156 (20,3)
HECTOR	104	27 (26)	31 (29,8)	15 (14,4)	31 (29,8)
N6M1M6	141	44 (31,2)	41 (29,1)	32 (22,7)	24 (17)
O4WOMJ	847	662 (78,2)	20 (2,4)	51 (6)	114 (13,5)
PEPO	105	63 (60)	10 (9,5)	6 (5,7)	26 (24,8)
TOTO	126	34 (27)	63 (50)	12 (9,5)	17 (13,5)
U0MLYR	352	277 (78,7)	23 (6,5)	12 (3,4)	40 (11,4)
Total	3.670	2.069 (56,4)	633 (17,3)	389 (10,6)	579 (15,8)



Apéndice 4.3: Preferencia de hábitat de 26 inmaduros de Cóndor Andino por áreas con diferentes niveles de protección basado en el modelo de preferencia. Los parámetros β miden la importancia del nivel de protección de un área para determinar la probabilidad de uso de esa área. Valores positivos de β indican la preferencia por áreas con esa categoría de protección, mientras que valores negativos de β indican la evitación del área. Los puntos negros representan la media y sus intervalos de credibilidad del 95%. Los puntos grises representan el valor de β individual con sus intervalos de credibilidad correspondientes.



Apéndice 4.4: Preferencia de hábitat utilizando el set de datos completos de 19 inmaduros de Cóndor Andino, por áreas con diferentes niveles de protección basado en el modelo de preferencia. Los parámetros β miden la importancia del nivel de protección de un área para determinar la probabilidad de uso de esa área. Valores positivos de β indican la preferencia por áreas con esa categoría de protección, mientras que valores negativos de β indican la evitación del área. Los puntos negros representan la media y sus intervalos de credibilidad del 95%. Los puntos grises representan el valor de β individual con sus intervalos de credibilidad correspondientes.



Apéndice 4.5: Localizaciones de los 12 cóndores inmaduros usados para estimar el *home range*, separadas por la categoría de conservación de las APs. Los puntos rojos son las localizaciones de GPS de los cóndores que donde estuvieron fuera de cualquier APs. En amarillo, las localizaciones ubicados dentro de RBs. En verde claro, localizaciones de individuos que usaron APs clasificadas por la UICN entre las categorías IV-VI, y en verde oscuro las APs entre las categorías I-III.

Apéndice 4.6: Área y porcentaje de la superficie cubierta por los 12 inmaduros de Cóndor Andino utilizados en el análisis. Se reporta el MCP del 100% y del 95%, y el KDE del 99%, 95% y del 50% del contorno, y separados por las categorías de protección. *Fuera:* áreas no protegidas; *RB:* Reservas de Biósfera; *UICN Medio:* áreas protegidas clasificadas por la UICN, categorías IV-VI; y *UICN Alto:* (áreas protegidas clasificadas por la UICN, categorías I-III (IUCN & UNEP-WCMC, 2017).

Home Range	Categoría	Área (km²)	Porcentaje
MCP 100%	Fuera	217.572,8	75,3
	RB	29.270,7	10,1
	UICN Medio	17.028,3	5,9
	UICN Alto	24.939,9	8,6
	<i>Total</i>	288.811,7	100
MCP 95%	Fuera	189.330,7	74,2
	RB	29.156,7	11,4
	UICN Medio	14.062,1	5,5
	UICN Alto	22.560,9	8,8
	<i>Total</i>	255.110,4	100
KDE 99%	Fuera	101.927,6	63,2
	RB	26.701,8	16,6
	UICN Medio	13.670,4	8,5
	UICN Alto	18.919,2	11,7
	<i>Total</i>	161.218,99	100
KDE 95%	Fuera	58.798,8	54,9
	RB	23.253,1	21,7
	UICN Medio	10.257,0	9,6
	UICN Alto	14.868,5	13,9
	<i>Total</i>	107.177,4	100
KDE 50%	Fuera	4.762,9	30,4
	RB	5.964,3	38,1
	UICN Medio	1.955,0	12,5
	UICN Alto	2.983,7	19,0
	<i>Total</i>	15.665,9	100

SÍNTESIS

El período de dispersión de una especie es considerado uno de los procesos ecológicos más complejos y multifacéticos, es una etapa crítica que puede resultar sumamente costosa, ya que una mala decisión puede tener graves consecuencias en la supervivencia (Bowler & Benton, 2005; Bonte et al., 2012). Esto es especialmente relevante para aquellos animales de larga vida que pasan mucho tiempo como inmaduros (Morrison & Wood, 2009; Penteriani & Delgado, 2009; Bonte et al., 2012), como es el caso de los buitres. La alta complejidad de este período, sumado a la heterogeneidad de factores tanto internos como externos que pueden estar afectando las decisiones de moverse de un animal hace que, a pesar de ser uno de los temas más estudiados en ecología, sea uno de los menos conocidos y más intrigantes (Clobert et al., 2001 & 2009). Sin embargo, no fue hasta hace unos años atrás que, gracias a los avances en la tecnología de seguimiento satelital, se empezó a alcanzar un mejor entendimiento sobre este período en aves de larga vida y con grandes capacidades de desplazamiento, lo que dificulta su seguimiento mediante técnicas tradicionales.

El período de dispersión es muy dinámico, y a medida que el animal va creciendo los requerimientos son diferentes, y por ende los patrones de movimiento van cambiando (Clobert et al., 2001 & 2009). Por ejemplo, en individuos juveniles de Buitre Negro y Quebrantahuesos marcados en el nido (ver “Dispersión Natal”, capítulo II) (García-Herrera & García González, 2012; López-López et al., 2014b; Castaño et al., 2015; Krüger & Amar, 2017) se vio que durante el período de dispersión natal estas aves abandonan paulatinamente sus nidos, y deben aprender a buscar alimentos, adquirir habilidades de vuelo y empezar a valerse por sí mismos. Una vez que abandonaron el nido permanecen cerca del territorio parental y van realizando desplazamientos cada vez más largos, pero permaneciendo en las cercanías del territorio, hasta que llega un momento donde los movimientos pasan a ser cada vez más largos y más prolongados en el tiempo. Período en el cual comienzan a explorar nuevos sitios sin regresar al área natal.

Hasta la fecha no se habían marcado con transmisores de GPS, individuos inmaduros de Cóndor Andino de vida silvestre, por lo tanto, no había información disponible sobre el comportamiento de los juveniles luego de que abandonan el nido. Esta tesis llena ese vacío de conocimiento ya que evaluó el movimiento de individuos tanto juveniles como sub-adultos de Cóndor Andino. Los resultados muestran una clara

diferencia en los patrones de movimiento entre individuos de diferentes edades (capítulo I y III). Estos resultados sugieren que estas aves durante los primeros dos años podrían estar realizando movimientos similares a los reportados en otras especies de buitres (capítulo II). En esa etapa presentan desplazamientos semejantes al de los adultos, ya que en comparación con los sub-adultos, los juveniles presentaron áreas de acción más reducidas (capítulo I y III) y coincidentes con un comportamiento similar al de forrajeadores de punto central encontrado en adultos (Alarcón, 2016), probablemente debido a que siguen volviendo a la zona del nido y no han sido desplazados del mismo.

Esta tesis reporta los mayores valores de *home range* para buitres no migradores a nivel mundial (capítulo I y II), e incluso el desplazamiento de este grupo etario fue hasta cuatro veces mayor que el reportado en adultos (Lambertucci et al., 2014; Alarcón, 2016). Además de las diferencias entre edades, los resultados muestran una marcada variación estacional tanto en el tamaño de las áreas de acción, como en las distancias que se mueven. La variación estacional en la distancia que vuela en una hora no fue igual entre individuos de diferentes sexos, siendo que los machos se movieron más que las hembras (capítulo I) probablemente debido a las marcadas jerarquías entre sexos. Dada la multiplicidad de factores tanto internos como externos que pueden estar afectando a los individuos en las decisiones de moverse, la interpretación de estos movimientos pueden ser muy compleja. En el capítulo III se evidencia la importancia de considerar el efecto de los factores internos (como por ejemplo el estado de salud y la morfología) y de los factores externos (como por ejemplo el clima y el paisaje) para un mejor entendimiento de las variables que influyen sobre el mismo. En este sentido, el efecto de la variación estacional observada en el capítulo I apoya a los resultados obtenidos en el capítulo III, donde se muestra que los inmaduros se mueven más cuando la temperatura es mayor, es decir durante la temporada cálida. Esto puede deberse a que este clima favorece la formación de corrientes térmicas las cuales son indispensables para poder planear grandes distancias, a un bajo costo energético.

Asimismo, esta variación estacional puede estar relacionada con una mayor disponibilidad de carroñas. A diferencia del resto de las especies de buitres estudiadas, el Cóndor Andino no cuenta con subsidios de alimento a lo largo del área en la que se movieron los individuos marcados como estrategia de conservación (capítulo II), siendo su principal fuente de alimentación el ganado doméstico, con lo cual deben moverse grandes distancias en busca de alimento. Este desplazamiento se ve favorecido no solo por la

formación de térmicas sino también por las zonas montañosas que favorecen la formación de vientos de ladera (capítulo III). Los cóndores están asociados a las zonas ganaderas, las cuales coinciden con las zonas áridas de la estepa andina (capítulo III y IV). Lamentablemente, gran parte de las zonas por las que se mueve el cóndor carecen de algún tipo de protección (capítulo IV), lo cual expone a estas aves a grandes riesgos como por ejemplo el envenenamiento con pesticidas y la contaminación con plomo. En el capítulo III, se muestra que el estado de salud de los individuos, indicada por las alteraciones en los glóbulos blancos, pueden afectar la capacidad de vuelo de las aves. Además, todos los individuos muestran niveles de plomo en sangre, aunque no se encontró un efecto del plomo sobre el movimiento de las aves estudiadas, no se descartan efectos a largo plazo debido a la gran toxicidad de este metal. La acumulación de este tóxico puede generar una cascada de respuestas en el organismo que afecten los parámetros sanguíneos, como los glóbulos blancos, y por ende alteren la salud de los individuos. Todos estos factores actuando en conjunto son los que determinan los patrones de movimiento de los inmaduros.

Proteger esta especie presenta un gran desafío para la conservación debido a su gran área de acción. Sin embargo, en el capítulo IV se evidencia que si bien los cóndores pasan la mayor parte del tiempo en áreas privadas, no protegidas por ninguna categoría de conservación, las Reservas de Biósfera están siendo seleccionadas. En el área de estudio estas reservas consideran al Cóndor Andino como una especie de interés para la conservación, e incluyen sitios claves para la supervivencia de estos individuos, como por ejemplo las zonas de forrajeo y de descanso. Por lo tanto, las Reservas de Biósfera pueden ser una buena herramienta para la conservación del cóndor.

Esta tesis resalta la importancia de considerar la relación entre el estado interno y los factores externos para predecir los movimientos ante eventuales cambios en el ambiente, aportando información novedosa sobre los factores que determinan el movimiento durante el período de dispersión, y sobre las áreas de mayor intensidad de uso, dejando en evidencia la falta de protección que tienen estas aves, principalmente en las zonas de la estepa andina. Al igual que la mayoría de las especies de buitres del mundo, el Cóndor Andino está siendo negativamente afectado por las actividades antrópicas. Aunque a lo largo de su distribución se están realizando grandes esfuerzos enfocados en la conservación de esta especie, las poblaciones están reduciendo sus abundancias. Varios son los factores que pueden impulsar a estas declinaciones, pero principalmente están

asociados a cambios en el ambiente y a las actividades humanas, los cuales muchas veces los deja expuestos a, por ejemplo, alimentarse de carroñas envenenadas. Conocer cómo estos factores están afectando a la población, e incluir los estudios realizados en individuos inmaduros dentro de los planes de manejo es de vital importancia para poder proteger a la especie en todas sus etapas. Las estrategias de conservación deben considerar que la distribución espacial y temporal puede diferir entre adultos e inmaduros de una misma especie. Donde los inmaduros pueden estar utilizando las zonas de mayor protección de manera temporal mientras exploran nuevas áreas. Además, deben considerar que la dispersión sesgada por el sexo es dependiente de la edad, sugiriendo que los machos subadultos son excluidos de los sitios de mejor calidad por competencia. Por lo tanto, para incrementar aún más los conocimientos de la especie, futuros estudios deberían enfocarse en la evaluación espacial y temporal de los patrones de movimiento del Cóndor Andino comparando entre las diferentes etapas del desarrollo y entre sexos, considerando luego el resultado del movimiento en la dinámica de la genética poblacional.

BIBLIOGRAFÍA

- Aebischer A., Nyffeler P. & Arlettaz R. (2010) Wide-range dispersal in juvenile Eagle Owls (*Bubo bubo*) across the European Alps calls for transnational conservation programmes. *Journal of Ornithology* **151**: 1
- Al Fazari W. & McGrady M. (2016) Counts of Egyptian vultures *Neophron percnopterus* and other avian scavengers at Muscat's municipal landfill, Oman, November 2013–March 2015. *Sandgrouse* **38**: 99–105
- Alarcón P. A. E. (2016) *Movimiento animal y patrones emergentes de uso del espacio: hacia una interpretación mecanística de la ecología del Cóndor andino* (*Vultur gryphus*). San Carlos de Bariloche: Universidad Nacional del Comahue
- Alarcón P. A. E. & Lambertucci S. A. (2018a) Pesticides thwart condor conservation. *Science* **360**: 612–612
- Alarcón P. A. E. & Lambertucci S. A. (2018b) A three-decade review of telemetry studies on vultures and condors. *Movement Ecology* **6**: 13
- Alarcón P. A., Morales J. M., Donázar J. A., Sánchez-Zapata J. A., Hiraldo F. & Lambertucci S. A. (2017) Sexual-size dimorphism modulates the trade-off between exploiting food and wind resources in a large avian scavenger. *Scientific reports* **7**: 11461
- Anderson D. R., Burnham K. P. & Thompson W. L. (2000) Null hypothesis testing: problems, prevalence, and an alternative. *The journal of wildlife management*: 912–923
- Baguette M. & Van Dyck H. (2007) Landscape connectivity and animal behavior: functional grain as a key determinant for dispersal. *Landscape ecology* **22**: 1117–1129
- Ballejo F., Lambertucci S. A., Trejo A. & De Santis L. J. (2018) Trophic niche overlap among scavengers in Patagonia supports the condor-vulture competition hypothesis. *Bird Conservation International* **28**: 390–402
- Bamford A. J., Diekmann M., Monadjem A. & Mendelsohn J. (2007) Ranging behaviour of Cape Vultures *Gyps coprotheres* from an endangered population in Namibia. *Bird Conservation International* **17**: 331–339
- Barbar F., Hiraldo F. & Lambertucci S. A. (2016) Medium-sized exotic prey create novel food webs: the case of predators and scavengers consuming lagomorphs. *PeerJ* **4**: e2273:
- 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**: e0118851
- Barros V. R., Cordon V., Moyano C., Méndez R., Forquera J. & Pizzio O. (1983) *Cartas de precipitación de la zona oeste de las provincias de Río Negro y Neuquén*.

Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional del Comahue Cinco Saltos, Argentina

- Bartumeus F., Giuggioli L., Louzao M., Bretagnolle V., Oro D. & Levin S. A. (2010) Fishery discards impact on seabird movement patterns at regional scales. *Current Biology* **20**: 215–222
- Batisse M. (1982) The biosphere reserve: a tool for environmental conservation and management. *Environmental Conservation* **9**: 101–111
- 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
- Beltrán A. (1997) Caracterización microclimática del Distrito Occidental de la estepa patagónica. *Magister Thesis, Universidad de Buenos Aires. Buenos Aires*
- Bennetts R. E., Nichols J. D., Pradel R., Lebreton J. D. & Kitchens W. M. (2001) Methods for estimating dispersal probabilities and related parameters using marked animals.
- Beyer H. L., Haydon D. T., Morales J. M., Frair J. L., Hebblewhite M., Mitchell M. & Matthiopoulos J. (2010) The interpretation of habitat preference metrics under use–availability designs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**: 2245–2254
- Birdlife International (2017) *Vultur gryphus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2017*: e.T22697641A117360971. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T22697641A117360971.en>
- Birdlife International (2018) *23 Condors Killed by Poison in Argentina*. <https://www.birdlife.org/worldwide/news/23-condors-killed-poison-argentina>
- Blanco G. (2018) Supplementary feeding as a source of multiresistant Salmonella in endangered Egyptian vultures. *Transboundary and emerging diseases* **65**: 806–816
- Bonn A., Rodrigues A. S. & Gaston K. J. (2002) Threatened and endemic species: are they good indicators of patterns of biodiversity on a national scale? *Ecology Letters* **5**: 733–741
- Bonte D., Van Dyck H., Bullock J. M., Coulon A., Delgado M., Gibbs M., Lehouck V., Matthysen E., Mustin K. & Saastamoinen M. (2012) Costs of dispersal. *Biological Reviews* **87**: 290–312
- Boshoff A. F., Minnie J. C., Tambling C. J. & Michael M. D. (2011) The impact of power line-related mortality on the Cape Vulture *Gyps coprotheres* in a part of its range, with an emphasis on electrocution. *Bird Conservation International* **21**: 311–327
- Bowler D. E. & Benton T. G. (2005) Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biological Reviews* **80**: 205–225

- Brown A., Martínez Ortiz U., Acerbi M. & Corcuera J. (2006) *La situación ambiental argentina 2005*. Fundación Vida Silvestre Argentina Buenos Aires
- Buechley E. R., McGrady M. J., Çoban E. & Şekercioğlu Ç. H. (2018) Satellite tracking a wide-ranging endangered vulture species to target conservation actions in the Middle East and East Africa. *Biodiversity and conservation* **27**: 2293–2310
- Buechley E. R. & Şekercioğlu Ç. H. (2016) The avian scavenger crisis: looming extinctions, trophic cascades, and loss of critical ecosystem functions. *Biological Conservation* **198**: 220–228
- Burnham K. P. & Anderson D. R. (2002) Model selection and multi-model inference. Second Edition. *Springer-Verlag, New York, USA*.
- Bustamante J. & Hiraldo F. (1989) Post-fledging dependence period and maturation of flight skills in the Black Kite *Milvus migrans*. *Bird Study* **36**: 199–204
- Bustamante J. & Negro J. J. (1994) The post-fledging dependence period in the Lesser Kestrel *Falco naumanni*. *Journal of Raptor Research* **28**: 158–163
- Cadahía L., Urios V. & Negro J. J. (2005) Survival and movements of satellite-tracked Bonelli's Eagles *Hieraaetus fasciatus* during their first winter. *Ibis* **147**: 415–419
- Cagnacci F., Boitani L., Powell R. A. & Boyce M. S. (2010) Animal ecology meets GPS-based radiotelemetry: a perfect storm of opportunities and challenges. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* **365**: 2157–2162
- Campbell M. O. (2015) *Vultures: their evolution, ecology and conservation*. CRC Press
- Campbell T. W. & Dein F. J. (1984) Avian hematology. The basics. *The Veterinary clinics of North America. Small animal practice* **14**: 223
- Carrete M. & Donazar J. A. (2005) Application of central-place foraging theory shows the importance of Mediterranean dehesas for the conservation of the cinereous vulture, *Aegypius monachus*. *Biological Conservation* **126**: 582–590
- Carrete M., Lambertucci S. A., Speziale K., Ceballos O., Travaini A., Delibes M., Hiraldo F. & Donazar J. A. (2010) Winners and losers in human-made habitats: interspecific competition outcomes in two Neotropical vultures. *Animal Conservation* **13**: 390–398
- Carrete M., Sánchez-Zapata J. A., Benítez J. R., Lobón M., Montoya F. & Donazar J. A. (2012) Mortality at wind-farms is positively related to large-scale distribution and aggregation in griffon vultures. *Biological Conservation* **145**: 102–108
- Castaño J. P., Sánchez J. F., Díaz-Portero M. A. & Robles M. (2015) Dispersal and survival of juvenile black vultures *Aegypius monachus* in Central Spain. *Ardeola* **62**: 351–362
- Center for International Earth Science Information Network - CIESIN - Columbia University (2017) Gridded Population of the World, Version 4 (GPWv4): Population Density Adjusted to Match 2015 Revision UN WPP Country Totals,

Revision 10. Palisades, NY: NASA Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC).

Center for International Earth Science Information Network - CIESIN - Columbia University, and Information Technology Outreach Services - ITOS - University of Georgia. (2013) Global Roads Open Access Data Set, Version 1 (gROADSv1). Palisades, NY: NASA Socioeconomic Data and Applications Center (SEDAC).

Clobert J., Baguette M., Benton T. G. & Bullock J. M. (2012) *Dispersal ecology and evolution*. Oxford University Press

Clobert J., Danchin E., Dhondt A. A. & Nichols J. (2001) *Dispersal*.

Clobert J., Ims R. A. & Rousset F. (2004) Causes, mechanisms and consequences of dispersal. In: *Ecology, genetics and evolution of metapopulations*, pp. 307–335. Elsevier.

Clobert J., Le Galliard J.-F., Cote J., Meylan S. & Massot M. (2009) Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology letters* **12**: 197–209

Cockrem J. F. (2007) Stress, corticosterone responses and avian personalities. *Journal of Ornithology* **148**: 169–178

Coetzer K. L., Witkowski E. T. & Erasmus B. F. (2014) Reviewing Biosphere Reserves globally: effective conservation action or bureaucratic label? *Biological Reviews* **89**: 82–104

Coles B. H. (2007) Chapter 8: Surgery. *Essentials of Avian Medicine and Surgery* **3**: 181–182

Cooper J. E. (2008) *Birds of prey: health and disease*. John Wiley & Sons

Cortés-Avizanda A., Blanco G., DeVault T. L., Markandya A., Virani M. Z., Brandt J. & Donazar J. A. (2016) Supplementary feeding and endangered avian scavengers: benefits, caveats, and controversies. *Frontiers in Ecology and the Environment* **14**: 191–199

Cortés-Avizanda A., Carrete M., Serrano D. & Donazar J. A. (2009) Carcasses increase the probability of predation of ground-nesting birds: a caveat regarding the conservation value of vulture restaurants. *Animal Conservation* **12**: 85–88

Cote J. & Clobert J. (2007) Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **274**: 383–390

Cote J., Clobert J., Brodin T., Fogarty S. & Sih A. (2010) Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **365**: 4065–4076

Cray C. & Tatum L. M. (1998) Applications of protein electrophoresis in avian diagnostics. *Journal of Avian Medicine and Surgery*: 4–10

- Cuadras C. M. (2007) *Nuevos métodos de análisis multivariante*. CMC editions Barcelona
- Cuello J. P. (1988) Lista de las aves fósiles de la región neotropical y de las islas antillanas. *Paula-Coutiana* **2**: 3–79
- Cumming G. S. (2016) The relevance and resilience of protected areas in the Anthropocene. *Anthropocene* **13**: 46–56
- David M., Auclair Y. & Cézilly F. (2011) Personality predicts social dominance in female zebra finches, *Taeniopygia guttata*, in a feeding context. *Animal Behaviour* **81**: 219–224
- De Martino E. (2009) Estudio de home range y estacionalidad en el comportamiento de vuelo de ejemplares de cóndor andino (*Vultur gryphus*) liberados en la Argentina y Chile. *Buenos Aires, Argentina: Universidad CAECE*
- Delgado M. del M. & Penteriani V. (2008) Behavioral states help translate dispersal movements into spatial distribution patterns of floaters. *The American Naturalist* **172**: 475–485
- Delgado M. del M., Penteriani V., Nams V. O. & Campioni L. (2009a) Changes of movement patterns from early dispersal to settlement. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **64**: 35–43
- Delgado M. del M., Penteriani V. & Nams V. O. (2009b) How fledglings explore surroundings from fledging to dispersal. A case study with Eagle Owls *Bubo bubo*. *Ardea* **97**: 7–16
- Delgado M. del M., Penteriani V., Revilla E. & Nams V. O. (2010) The effect of phenotypic traits and external cues on natal dispersal movements. *Journal of Animal Ecology* **79**: 620–632
- Dinerstein E., Olson D., Joshi A., Vynne C., Burgess N. D., Wikramanayake E., Hahn N., Palminteri S., Hedao P., Noss R., Hansen M., Locke H., Ellis E. C., Jones B., Barber C. V., Hayes R., Kormos C., Martin V., Crist E., Sechrest W., et al. (2017) An Ecoregion-Based Approach to Protecting Half the Terrestrial Realm. *BioScience* **67**: 534–545
- 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., Kazem A. J., Réale D. & Wright J. (2010) Behavioural reaction norms: animal personality meets individual plasticity. *Trends in ecology & evolution* **25**: 81–89
- Donazar J. A., Travaini A., Ceballos O., Rodríguez A., Delibes M. & Hiraldo F. (1999) Effects of sex-associated competitive asymmetries on foraging group structure and despotic distribution in Andean condors. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **45**: 55–65

- Dudley N. (2008) *Guidelines for applying protected area management categories*. IUCN, Gland, Switzerland.
- Ecke F., Singh N. J., Arnemo J. M., Bignert A., Helander B., Berglund Å. M. M., Borg H., Bröjer C., Holm K., Lanzone M., Miller T., Nordström Å., Räikkönen J., Rodushkin I., Ågren E. & Hörnfeldt B. (2017) Sublethal Lead Exposure Alters Movement Behavior in Free-Ranging Golden Eagles. *Environmental Science & Technology* **51**: 5729–5736
- Eigenbrod F., Hecnar S. J. & Fahrig L. (2008) The relative effects of road traffic and forest cover on anuran populations. *Biological conservation* **141**: 35–46
- Espín S., Martínez-López E., Jiménez P., María-Mojica P. & García-Fernández A. J. (2014) Effects of heavy metals on biomarkers for oxidative stress in Griffon vulture (*Gyps fulvus*). *Environmental research* **129**: 59–68
- Espín S., Martínez-López E., Jiménez P., María-Mojica P. & García-Fernández A. J. (2015) Delta-aminolevulinic acid dehydratase (δ ALAD) activity in four free-living bird species exposed to different levels of lead under natural conditions. *Environmental research* **137**: 185–198
- Farkhondeh T., Boskabady M. H., Kohi M. K., Sadeghi-Hashjin G. & Moin M. (2014) Lead exposure affects inflammatory mediators, total and differential white blood cells in sensitized guinea pigs during and after sensitization. *Drug and chemical toxicology* **37**: 329–335
- Ferguson-Lees J. & Christie D. A. (2001) *Raptors of the world*. Boston: Houghton Mifflin Harcourt
- Fernández M., Oria J., Sánchez R., Mariano Gonzalez L. & Margalida A. (2009) Space use of adult Spanish imperial eagles *Aquila adalberti*. *Acta Ornithologica* **44**: 17–26
- Fick S. E. & Hijmans R. J. (2017) WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International journal of climatology* **37**: 4302–4315
- Fieberg J. & Bo L. (2012) Could you please phrase ‘home range’ as a question? *Journal of Mammalogy* **93**: 890–902
- Finkelstein M. E., Doak D. F., George D., Burnett J., Brandt J., Church M., Grantham J. & Smith D. R. (2012) Lead poisoning and the deceptive recovery of the critically endangered California condor. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**: 11449–11454
- Forsman E. D., Anthony R. G., Reid J. A., Loschl P. J., Sovern S. G., Taylor M., Biswell B. L., Ellingson A., Meslow E. C. & Miller G. S. (2002) Natal and breeding dispersal of northern spotted owls. *Wildlife Monographs*: 1–35
- Fraser D. F., Gilliam J. F., Daley M. J., Le A. N. & Skalski G. T. (2001) Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *The American Naturalist* **158**: 124–135

- Fraser K. C., Davies K. T. A., Davy C. M., Ford A. T., Flockhart D. T. T. & Martins E. G. (2018) Tracking the Conservation Promise of Movement Ecology. *Frontiers in Ecology and Evolution* **6**: 150
- Gálvez Martínez C. F., Ramirez Benavides G. F. & Osorio J. H. (2009) El laboratorio clínico en hematología de aves exóticas. *Biosalud* **8**: 178–188
- Gangoso L., Agudo R., Anadón J. D., de la Riva M., Suleyman A. S., Porter R. & Donazar J. A. (2013) Reinventing mutualism between humans and wild fauna: insights from vultures as ecosystem services providers. *Conservation Letters* **6**: 172–179
- García-Herrera J. J. & García González L. M. (2012) Patrones de movimiento y uso del espacio en la dispersión juvenil del buitre negro (*Aegypius monachus*). *Ecología* **24**: 73–93
- García-Jiménez R., Pérez-García J. M. & Margalida A. (2018) Drivers of daily movement patterns affecting an endangered vulture flight activity. *BMC ecology* **18**: 39
- García-Ripollés C., López-López P. & Urios V. (2011) Ranging Behaviour of Non-Breeding Eurasian Griffon Vultures *Gyps fulvus*: A GPS-Telemetry Study. *Acta Ornithologica* **46**: 127–134
- Gavashelishvili A., McGrady M., Ghasabian M. & Bildstein K. L. (2012) Movements and habitat use by immature cinereous vultures (*Aegypius monachus*) from the Caucasus. *Bird Study* **59**: 449–462
- Gelman A. & Hill J. (2006) *Data analysis using regression and multilevel/hierarchical models*. Cambridge University Press
- Gil J. A., Báguena G., Sánchez-Castilla E., Antor R. J., Alcántara M. & López-López P. (2014) Home ranges and movements of non-breeding bearded vultures tracked by satellite telemetry in the Pyrenees. *Ardeola* **61**: 379–387
- Gil J. A. & Díez Ó. (1993) Dispersión juvenil del quebrantahuesos en los Pirineos. *Quercus* **91**: 13–16
- Gradev G., García V., Ivanov I., Zhelev P. & Kmetova E. (2012) Data from Egyptian vultures *Neophron percnopterus* tagged with GPS/GSM transmitters in Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica, Suppl* **4**: 137–147
- Graña Grilli M., Lambertucci S. A., Therrien J.-F. & Bildstein K. L. (2017) Wing size but not wing shape is related to migratory behavior in a soaring bird. *Journal of avian biology* **48**: 669–678
- Grande J. M., Serrano D., Tavecchia G., Carrete M., Ceballos O., Díaz-Delgado R., Tella J. L. & Donazar J. A. (2009) Survival in a long-lived territorial migrant: effects of life-history traits and ecological conditions in wintering and breeding areas. *Oikos* **118**: 580–590
- Greenwood P. J. (1980) Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal behaviour* **28**: 1140–1162

- Harel R., Duriez O., Spiegel O., Fluhr J., Horvitz N., Getz W. M., Bouten W., Sarrazin F., Hatzofe O. & Nathan R. (2016a) Decision-making by a soaring bird: time, energy and risk considerations at different spatio-temporal scales. *Philosophical Transactions Royal Society B* **371**: 20150397
- Harel R., Horvitz N. & Nathan R. (2016b) Adult vultures outperform juveniles in challenging thermal soaring conditions. *Scientific reports* **6**: 27865
- Harrison G. J., Lightfoot T. L. & Harrison L. R. (2006) *Clinical avian medicine*. Spix Florida
- Hofman M. P. G., Hayward M. W., Heim M., Marchand P., Rolandsen C. M., Mattisson J., Urbano F., Heurich M., Mysterud A., Melzheimer J., Morellet N., Voigt U., Allen B. L., Gehr B., Rouco C., Ullmann W., Holand Ø., Jørgensen N. H., Steinheim G., Cagnacci F., et al. (2019) Right on track? Performance of satellite telemetry in terrestrial wildlife research. *PLoS One* **14**: e0216223
- del Hoyo J., Elliot A. & Sargatal J. (1994) Handbook of the birds of the world. New world vultures to guineafowl, 2nd end. *Lynx Editions. Barcelona*
- Iglesias-Merchán C., Diaz-Balteiro L. & de la Puente J. (2016) Road traffic noise impact assessment in a breeding colony of cinereous vultures (*Aegypius monachus*) in Spain. *The Journal of the Acoustical Society of America* **139**: 1124–1131
- Ingley S. J. & Johnson J. B. (2014) Animal personality as a driver of reproductive isolation. *Trends in ecology & evolution* **29**: 369–371
- IUCN (2019) The IUCN Red List of Threatened Species. *IUCN Red List of Threatened Species* URL <https://www.iucnredlist.org>
- IUCN & UNEP-WCMC (2017) The World Database on Protected Areas (WDPA) [Online] [September/2017]. URL Available at: www.protectedplanet.net
- Jachowski D. S. & Singh N. J. (2015) Toward a mechanistic understanding of animal migration: incorporating physiological measurements in the study of animal movement. *Conservation physiology* **3**: 1
- Kane A., Wolter K., Naser W., Kotze A., Naidoo V. & Monadjem A. (2016) Home range and habitat selection of Cape Vultures *Gyps coprotheres* in relation to supplementary feeding. *Bird Study* **63**: 387–394
- Knott J., Gilbert J., Hoccom D. G. & Green R. E. (2010) Implications for wildlife and humans of dietary exposure to lead from fragments of lead rifle bullets in deer shot in the UK. *Science of the Total Environment* **409**: 95–99
- Kociolek A. V. & Clevenger A. P. (2009) *Effects of Paved Roads on Birds: A Literature review and recommendations for the Yellowstone to Yukon Ecoregion*. Western Transportation Institute
- Kociolek A. V., Clevenger A. P., Clair C. C. S. & Proppe D. S. (2011) Effects of Road Networks on Bird Populations. *Conservation Biology* **25**: 241–249

- Krone O. (2018) Lead poisoning in birds of prey. In: *Birds of Prey*, pp. 251–272. Springer.
- Krüger S. & Amar A. (2017) Insights into post-fledging dispersal of Bearded Vultures *Gypaetus barbatus* in southern Africa from GPS satellite telemetry. *Bird Study* **64**: 125–131
- Krüger S., Reid T. & Amar A. (2014) Differential range use between age classes of Southern African Bearded Vultures *Gypaetus barbatus*. *PLoS One* **9**: e114920
- Lambertucci S. A. (2007) Biología y conservación del Cóndor Andino (*Vultur gryphus*) en Argentina. *El hornero* **22**: 149–158
- Lambertucci S. A. (2010) Size and spatio-temporal variations of the Andean condor *Vultur gryphus* population in north-west Patagonia, Argentina: communal roosts and conservation. *Oryx* **44**: 441–447
- Lambertucci S. A., Alarcón P. A., Hiraldo F., Sanchez-Zapata J. A., Blanco G. & Donázar J. A. (2014) Apex scavenger movements call for transboundary conservation policies. *Biological Conservation* **170**: 145–150
- Lambertucci S. A., Donázar J. A., Huertas A. D., Jiménez B., Sáez M., Sanchez-Zapata J. A. & Hiraldo F. (2011) Widening the problem of lead poisoning to a South-American top scavenger: Lead concentrations in feathers of wild Andean condors. *Biological Conservation* **144**: 1464–1471
- Lambertucci S. A., Luis Jácome N. & Trejo A. (2008) Use of communal roosts by Andean Condors in northwest Patagonia, Argentina. *Journal of Field Ornithology* **79**: 138–146
- Lambertucci S. A. & Mastrantuoni O. A. (2008) Breeding behavior of a pair of free-living Andean Condors. *Journal of Field Ornithology* **79**: 147–151
- Lambertucci S. A., Navarro J., Zapata J. A. S., Hobson K. A., Alarcón P. A., Wiemeyer G., Blanco G., Hiraldo F. & Donázar J. A. (2018) Tracking data and retrospective analyses of diet reveal the consequences of loss of marine subsidies for an obligate scavenger, the Andean condor. *Proceedings of the Royal Society B* **285**: 20180550
- Lambertucci S. A. & Ruggiero A. (2013) Cliffs used as communal roosts by Andean Condors protect the birds from weather and predators. *PLoS One* **8**: e67304
- Lambertucci S. A., Shepard E. L. & Wilson R. P. (2015) Human-wildlife conflicts in a crowded airspace. *Science* **348**: 502–504
- Lambertucci S. A. & Speziale K. L. (2009) Some possible anthropogenic threats to breeding Andean condors (*Vultur gryphus*). *Journal of Raptor Research* **43**: 245–249
- Lambertucci S. A., Trejo A., Di Martino S., Sánchez-Zapata J. A., Donázar J. A. & Hiraldo F. (2009) Spatial and temporal patterns in the diet of the Andean condor: ecological replacement of native fauna by exotic species. *Animal conservation* **12**: 338–345

- Lara A., Donoso C., Aravena J. C., Armesto J. J. & Villagrán C. (1996) La conservación del bosque nativo en Chile: Problemas y desafíos. *Ecología de los bosques nativos de Chile*: 335–362
- Laver P. (2005) ABODE: Kernel home range estimation for ArcGIS, using VBA and ArcObjects. *User manual, Beta version 2*: 62
- Laver P. & Kelly M. (2008) A critical review of home range studies. *The Journal of Wildlife Management* **72**: 290-298
- Li X.-Y. & Kokko H. (2019) Sex-biased dispersal: a review of the theory. *Biological Reviews* **94**: 721–736
- Litchfield C. A. (2013) Rhino poaching: Apply conservation psychology. *Science* **340**: 1168–1168
- López-López P., García-Ripollés C. & Urios V. (2014a) Food predictability determines space use of endangered vultures: implications for management of supplementary feeding. *Ecological Applications* **24**: 938–949
- López-López P., Gil J. A. & Alcántara M. (2014b) Post-fledging dependence period and onset of natal dispersal in Bearded Vultures (*Gypaetus barbatus*): new insights from GPS satellite telemetry. *Journal of Raptor Research* **48**: 173–182
- Ma Z., Li B., Li W., Han N., Chen J. & Watkinson A. R. (2009) Conflicts between biodiversity conservation and development in a biosphere reserve. *Journal of Applied Ecology* **46**: 527–535
- Mace G. M. (2014) Whose conservation? *Science* **345**: 1558
- Mandel J. T., Bildstein K. L., Bohrer G. & Winkler D. W. (2008) Movement ecology of migration in turkey vultures. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**: 19102–19107
- Margalida A., Carrete M., Hegglin D., Serrano D., Arenas R. & Donázar J. A. (2013) Uneven large-scale movement patterns in wild and reintroduced pre-adult bearded vultures: conservation implications. *PLoS One* **8**: e65857
- Margalida A., Colomer M. À. & Oro D. (2014) Man-induced activities modify demographic parameters in a long-lived species: effects of poisoning and health policies. *Ecological Applications* **24**: 436–444
- Margalida A., Donázar J. A., Carrete M. & Sánchez-Zapata J. A. (2010) Sanitary versus environmental policies: fitting together two pieces of the puzzle of European vulture conservation. *Journal of Applied Ecology* **47**: 931–935
- Margalida A., Garcia D., Bertran J. & Heredia R. (2003) Breeding biology and success of the Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* in the eastern Pyrenees. *Ibis* **145**: 244–252
- 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

- Margalida A., Pérez-García J. M., Afonso I. & Moreno-Opo R. (2016) Spatial and temporal movements in Pyrenean bearded vultures (*Gypaetus barbatus*): Integrating movement ecology into conservation practice. *Scientific Reports* **6**: 35746
- Margalida A., Pérez-García J. M. & Moreno-Opo R. (2017) European policies on livestock carcasses management did not modify the foraging behavior of a threatened vulture. *Ecological Indicators* **80**: 66–73
- Martens F. R., Pfeiffer M. B., Downs C. T. & Venter J. A. (2018) Post-fledging movement and spatial ecology of the endangered Cape Vulture (*Gyps coprotheres*). *Journal of ornithology* **159**: 913–922
- Masello J. F. & Quillfeldt P. (2004) Are haematological parameters related to body condition, ornamentation and breeding success in wild burrowing parrots *Cyanoliseus patagonus*? *Journal of Avian Biology* **35**: 445–454
- MAyDS & AA (2017) *Categorización de las aves de la Argentina (2015)*. Informe del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación y de Aves Argentinas. Buenos Aires, Argentina
- McGrady M. J., Karelus D. L., Rayaleh H. A., Sarrouf Willson M., Meyburg B.-U., Oli M. K. & Bildstein K. (2018) Home ranges and movements of Egyptian Vultures *Neophron percnopterus* in relation to rubbish dumps in Oman and the Horn of Africa. *Bird study* **65**: 544–556
- Merg C., Petri D., Bodoira F., Nini M., Díez M. F., Schmindt F., Montalva R., Guzmán L., Rodríguez K. & Blanco F. (2011) Mapas digitales regionales de lluvias, índice estandarizado de precipitación e índice verde. *Pilquen-Sección Agronomía* **11**: 5
- Meyburg B.-U., Gallardo M., Meyburg C. & Dimitrova E. (2004) Migrations and sojourn in Africa of Egyptian vultures (*Neophron percnopterus*) tracked by satellite. *Journal of Ornithology* **145**: 273–280
- Milá B., Wayne R. K. & Smith T. B. (2008) Ecomorphology of migratory and sedentary populations of the yellow-rumped warbler (*Dendroica coronata*). *The Condor* **110**: 335–344
- Møller A. P. & Ibáñez-Álamo J. D. (2012) Escape behaviour of birds provides evidence of predation being involved in urbanization. *Animal Behaviour* **84**: 341–348
- Monsarrat S., Benhamou S., Sarrazin F., Bessa-Gomes C. & Bouten W. (2013) How Predictability of Feeding Patches Affects Home Range and Foraging. *PLoS One* **8**: e53077
- Morales J. M., Moorcroft P. R., Matthiopoulos J., Frair J. L., Kie J. G., Powell R. A., Merrill E. H. & Haydon D. T. (2010) Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* **365**: 2289–2301
- Morrison J. L. & Wood P. B. (2009) Broadening our approaches to studying dispersal in raptors. *Journal of Raptor Research* **43**: 81–89

- Mundy P., Butchart D., Ledger J. & Piper S. (1992) *The vultures of Africa*. Academic Press London
- NASA/METI/AIST/Japan Spacesystems, and U.S./Japan ASTER Science Team (2019) ASTER Global Digital Elevation Model V003. 2019, distributed by NASA EOSDIS Land Processes DAAC,.
- Nathan R., Getz W. M., Revilla E., Holyoak M., Kadmon R., Saltz D. & Smouse P. E. (2008) A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **105**: 19052–19059
- Noguera J. C., Metcalfe N. B., Surai P. F. & Monaghan P. (2015) Are you what you eat? Micronutritional deficiencies during development influence adult personality-related traits. *Animal Behaviour* **101**: 129–140
- Novaes W. G. & Cintra R. (2015) Anthropogenic features influencing occurrence of Black Vultures (*Coragyps atratus*) and Turkey Vultures (*Cathartes aura*) in an urban area in central Amazonian Brazil. *The Condor* **117**: 650–659
- Novaro A. J., Funes M. C. & Susan Walker R. (2000) Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological Conservation* **92**: 25–33
- Oaks J. L., Gilbert M., Virani M. Z., Watson R. T., Meteyer C. U., Rideout B. A., Shivaprasad H. L., Ahmed S., Chaudhry M. J. I., Arshad M., Mahmood S. M., Ali A. & Khan A. A. (2004) Diclofenac residues as the cause of vulture population decline in Pakistan. *Nature* **427**: 630–633
- Ogada D. L., Keesing F. & Virani M. Z. (2012) Dropping dead: causes and consequences of vulture population declines worldwide. *Annals of the New York Academy of Sciences* **1249**: 57–71
- Ogada D., Shaw P., Beyers R. L., Buij R., Murn C., Thiollay J. M., Beale C. M., Holdo R. M., Pomeroy D. & Baker N. (2016) Another continental vulture crisis: Africa's vultures collapsing toward extinction. *Conservation Letters* **9**: 89–97
- Oppel S., Dobrev V., Arkumarev V., Saravia V., Bounas A., Kret E., Veleviski M., Stoychev S. & Nikolov S. C. (2015) High juvenile mortality during migration in a declining population of a long-distance migratory raptor. *Ibis* **157**: 545–557
- Oro D., Genovart M., Tavecchia G., Fowler M. S. & Martínez-Abraín A. (2013) Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecology letters* **16**: 1501–1514
- Oro D., Margalida A., Carrete M., Heredia R. & Donazar J. A. (2008) Testing the goodness of supplementary feeding to enhance population viability in an endangered vulture. *PLoS One* **3**: e4084
- Padró J., Pauli J. N., Perrig P. L. & Lambertucci S. A. (2019) Genetic consequences of social dynamics in the Andean condor: the role of sex and age. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **73**: 100

- Paruelo J. M., Beltran A., Jobbagy E., Sala O. E. & Golluscio R. A. (1998) The climate of Patagonia: general patterns and controls on biotic. *Ecol. Austral* **8**: 85–101
- Pavez E. F. (2014) Patrón de movimiento de dos cóndores andinos *Vultur gryphus* (aves: cathartidae) en los Andes centrales de Chile y Argentina. *Boletín Chileno de Ornitología* **20**: 1–12
- Pavez E. F. & Estades C. F. (2016) Causes of admission to a rehabilitation center for andean condors (*vultur gryphus*) in Chile. *Journal of Raptor Research* **50**: 23–32
- Pennycuik C. J. & Scholey K. D. (1984) Flight behavior of Andean condors *Vultur gryphus* and Turkey vultures *Cathartes aura* around the Paracas Peninsula, Perú. *Ibis* **126**: 253–256
- Penteriani V. & Delgado M. del M. (2009) Thoughts on natal dispersal. *Journal of Raptor Research* **43**: 90–98
- Penteriani V., Delgado M. del M. & Campioni L. (2015) Quantifying space use of breeders and floaters of a long-lived species using individual movement data. *The Science of Nature* **102**: 1–12
- Penteriani V., Ferrer M. & Delgado M. del M. (2011) Floater strategies and dynamics in birds, and their importance in conservation biology: towards an understanding of nonbreeders in avian populations. *Animal Conservation* **14**: 233–241
- Penteriani V., Fortuna M. A., Melián C. J., Otalora F. & Ferrer M. (2006) Can prey behaviour induce spatially synchronic aggregation of solitary predators? *Oikos* **113**: 497–505
- Penteriani V., Otalora F., Sergio F. & Ferrer M. (2005) Environmental stochasticity in dispersal areas can explain the ‘mysterious’ disappearance of breeding populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **272**: 1265–1269
- Pérez-García J. M., Margalida A., Afonso I., Ferreiro E., Gardiazábal A., Botella F. & Sánchez-Zapata J. A. (2013) Interannual home range variation, territoriality and overlap in breeding Bonelli’s Eagles (*Aquila fasciata*) tracked by GPS satellite telemetry. *Journal of Ornithology* **154**: 63–71
- 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
- Péron C. & Grémillet D. (2013) Tracking through Life Stages: Adult, Immature and Juvenile Autumn Migration in a Long-Lived Seabird. *PLoS One* **8**: e72713
- Peshev H., Stoyanov E., Parvanov D. & Grozdanov A. (2018) Seasonal and Spatial Dynamics of the Population of the Griffon Vulture *Gyps fulvus* (Hablizl, 1783)(Aves: Accipitridae) in Southwestern Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*: 67–75

- Phipps W. L., Willis S. G., Wolter K. & Naidoo V. (2013a) Foraging ranges of immature African white-backed vultures (*Gyps africanus*) and their use of protected areas in southern Africa. *PLoS One* **8**: e52813
- Phipps W. L., Wolter K., Michael M. D., MacTavish L. M. & Yarnell R. W. (2013b) Do Power Lines and Protected Areas Present a Catch-22 Situation for Cape Vultures (*Gyps coprotheres*)? *PLoS One* **8**: e76794
- Piper S. E., Boshoff A. F. & Scott H. A. (1999) Modelling survival rates in the Cape Griffon *Gyps coprotheres*, with emphasis on the effects of supplementary feeding. *Bird Study* **46**: S230–S238
- Plaza P. I., Blanco G., Madariaga M. J., Boeri E., Teijeiro M. L., Bianco G. & Lambertucci S. A. (2019a) Scavenger birds exploiting rubbish dumps: Pathogens at the gates. *Transboundary and emerging diseases* **66**: 873–881
- Plaza P. I., Martínez-López E. & Lambertucci S. A. (2019b) The perfect threat: Pesticides and vultures. *Science of the total environment* **687**: 1207–1218.
- Plaza P. I., Blanco G., Barbar F., Wiemeyer G. M., Alarcón P. A. E., Donazar J. A., Hiraldo F. & Lambertucci S. A. (2019c) Protein electrophoresis in Andean condors (*Vultur gryphus*): Reference values, and differences between wild and rehabilitation individuals. *Zoo Biology*
- Plaza P. I. & Lambertucci S. A. (2017) How are garbage dumps impacting vertebrate demography, health, and conservation? *Global Ecology and Conservation* **12**: 9–20
- Plaza P. I. & Lambertucci S. A. (2018a) More massive but potentially less healthy: black vultures feeding in rubbish dumps differed in clinical and biochemical parameters with wild feeding birds. *PeerJ* **6**: e4645
- Plaza P. I. & Lambertucci S. A. (2018b) What do we know about lead contamination in wild vultures and condors? A review of decades of research. *Science of the Total Environment* **654**: 409–417
- Plaza P. I., Uhart M., Caselli A., Wiemeyer G. M. & Lambertucci S. A. (2018) A review of lead contamination in South American birds: The need for more research and policy changes. *Perspectives in Ecology and Conservation* **16**: 201–207
- Plummer M. (2003) JAGS: A program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. In: *Proceedings of the 3rd international workshop on distributed statistical computing*, p. 10. Vienna.
- Powell R. A. & Mitchell M. S. (2012) What is a home range? *Journal of Mammalogy* **93**: 948–958
- de la Puente J., Bermejo A., del Moral J. C. & Ruiz A. (2011) *Juvenile dispersion, dependence period, phylopatry and breeding maturity age of the Cinereous Vulture*. Zuberogoitia, I. & Martínez, J.E. Ecology and Conservation of European Forest-dwelling Raptors. Diputación Foral de Bizkaia. Bilbao.

- R Core Team (2019) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>
- RBANP (2007) Documento Base para la incorporación del territorio de NorPatagonia a la Red Mundial de Reservas de Biósfera.
- RBANP (2017) *Informe de Revisión Periódica RBANP 2007-2017*. Argentina: Administración de Parques Nacionales, Provincia de Chubut y Provincia de Río Negro
- Réale D. & Dingemanse N. J. (2012) Animal personality. *eLS John Wiley & Sons, Ltd: Chichester*
- Réale D., Gallant B. Y., Leblanc M. & Festa-Bianchet M. (2000) Consistency of temperament in bighorn ewes and correlates with behaviour and life history. *Animal Behaviour* **60**: 589–597
- Réale D., Garant D., Humphries M. M., Bergeron P., Careau V. & Montiglio P.-O. (2010) Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences* **365**: 4051–4063
- Ritchie B. W., Hsarrison G. J., Zantop D. & Harrison L. R. (1997) Avian medicine: principles and application, abridged edition. *Idaho Falls, ID: Wingers Publishing*
- Rivers J. W., Johnson J. M., Haig S. M., Schwarz C. J., Burnett L. J., Brandt J., George D. & Grantham J. (2014) An analysis of monthly home range size in the critically endangered California Condor *Gymnogyps californianus*. *Bird Conservation International* **24**: 492–504
- Robinson T. P., Wint G. W., Conchedda G., Van Boeckel T. P., Ercoli V., Palamara E., Cinardi G., D'Aietti L., Hay S. I. & Gilbert M. (2014) Mapping the global distribution of livestock. *PLoS One* **9**: e96084
- Ronce O. (2007) How does it feel to be like a rolling stone? Ten questions about dispersal evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* **38**: 231–253
- Runge C. A., Martin T. G., Possingham H. P., Willis S. G. & Fuller R. A. (2014) Conserving mobile species. *Frontiers in Ecology and the Environment* **12**: 395–402
- Ruxton G. D. & Houston D. C. (2004) Obligate vertebrate scavengers must be large soaring fliers. *Journal of theoretical biology* **228**: 431–436
- Samour J. & Howlett J. C. (2008) Avian Medicine. *Mosby Elsevier (2nd Edition)*
- Senar J. C. & Pascual J. (1997) Keel and tarsus length may provide a good predictor of avian body size. *Ardea-Wageningen* **85**: 269-274
- Senay JR L. C. & Christensen M. L. (1965) Changes in blood plasma during progressive dehydration. *Journal of Applied Physiology* **20**: 1136–1140

- Sesé J. A., Antor R. J., Alcántara M., Ascaso J. C. & Gil J. A. (2005) La alimentación suplementaria en el quebrantahuesos: estudio de un comedero del Pirineo occidental aragonés. *Biología de la conservación del quebrantahuesos Gypaetus barbatus en España. Madrid: Organismo Autónomo Parques Nacionales*: 279–304
- Shah F., Kazi T. G., Afridi H. I., Baig J. A., Khan S., Kolachi N. F., Wadhwa S. K. & Shah A. Q. (2010) Environmental exposure of lead and iron deficit anemia in children age ranged 1–5 years: a cross sectional study. *Science of the total environment* **408**: 5325–5330
- Shepard E. L. & Lambertucci S. A. (2013) From daily movements to population distributions: weather affects competitive ability in a guild of soaring birds. *Journal of The Royal Society Interface* **10**: 20130612
- Shepard E. L., Lambertucci S. A., Vallmitjana D. & Wilson R. P. (2011) Energy beyond food: foraging theory informs time spent in thermals by a large soaring bird. *PLoS One* **6**: e27375
- Shepard E. L., Wilson R. P., Rees W. G., Grundy E., Lambertucci S. A. & Vosper S. B. (2013) Energy landscapes shape animal movement ecology. *The American Naturalist* **182**: 298–312
- Sherub S., Fiedler W., Duriez O. & Wikelski M. (2017) Bio-logging, new technologies to study conservation physiology on the move: a case study on annual survival of Himalayan vultures. *Journal of Comparative Physiology A* **203**: 531–542
- Sih A. & Bell A. M. (2008) Insights for behavioral ecology from behavioral syndromes. *Advances in the Study of Behavior* **38**: 227–281
- Smith S. B., McWilliams S. R. & Guglielmo C. G. (2007) Effect of diet composition on plasma metabolite profiles in a migratory songbird. *The Condor* **109**: 48–58
- Snyder N. F. & Schmitt N. J. (2002) *California Condor: Gymnogyps Californianus*. American Ornithologists' Union
- Soutullo A., Urios V., Ferrer M. & Peñarrubia S. G. (2006) Dispersal of Golden Eagles *Aquila chrysaetos* during their first year of life. *Bird Study* **53**: 258–264
- Spellerberg I. A. N. (1998) Ecological effects of roads and traffic: a literature review. *Global Ecology & Biogeography Letters* **7**: 317–333
- Speziale K. L., Lambertucci S. A. & Olsson O. (2008) Disturbance from roads negatively affects Andean condor habitat use. *Biological Conservation* **141**: 1765–1772
- Spiegel O., Harel R., Centeno-Cuadros A., Hatzofe O., Getz W. M. & Nathan R. (2015) Moving beyond curve fitting: using complementary data to assess alternative explanations for long movements of three vulture species. *The American Naturalist* **185**: E44–E54
- Spiegel O., Leu S. T., Bull C. M. & Sih A. (2017) What's your move? Movement as a link between personality and spatial dynamics in animal populations. *Ecology Letters* **20**: 3–18

- Stephens D. W., Brown J. S. & Ydenberg R. C. (2008) *Foraging: behavior and ecology*. University of Chicago Press
- Swaddle J. P. & Witter M. S. (1998) Cluttered habitats reduce wing asymmetry and increase flight performance in European starlings. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **42**: 281–287
- Terraube J., Vasko V. & Korpimäki E. (2015) Mechanisms and reproductive consequences of breeding dispersal in a specialist predator under temporally varying food conditions. *Oikos* **124**: 762–771
- Thiollay J. (2006) The decline of raptors in West Africa: long-term assessment and the role of protected areas. *Ibis* **148**: 240–254
- Thrall M. A., Weiser G., Allison R. & Campbell T. (2012) *Veterinary hematology and clinical chemistry*. John Wiley & Sons
- Trochet A., Courtois E. A., Stevens V. M., Baguette M., Chaine A., Schmeller D. S., Clobert J. & Wiens J. J. (2016) Evolution of Sex-Biased Dispersal. *The Quarterly Review of Biology* **91**: 297–320
- Tucker M. A., Böhning-Gaese K., Fagan W. F., Fryxell J. M., Van Moorter B., Alberts S. C., Ali A. H., Allen A. M., Attias N. & Avgar T. (2018) Moving in the Anthropocene: Global reductions in terrestrial mammalian movements. *Science* **359**: 466–469
- UNESCO (1996) *Biosphere reserves: the Seville strategy & the statutory framework of the world network*. UNESCO
- Urios V., López-López P., Limiñana R. & Godino A. (2010) Ranging behaviour of a juvenile Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus meridionalis*) in South Africa revealed by GPS satellite telemetry. *Ornis Fennica* **87**: 114–118
- Van Dyck H. & Baguette M. (2005) Dispersal behaviour in fragmented landscapes: routine or special movements? *Basic and Applied Ecology* **6**: 535–545
- Vasilakis D. P., Poirazidis K. S. & Elorriaga J. N. (2008) Range use of a Eurasian black vulture (*Aegypius monachus*) population in the Dadia-Lefkimi-Soufli National Park and the adjacent areas, Thrace, NE Greece. *Journal of Natural History* **42**: 355–373
- Virani M. Z., Kendall C., Njoroge P. & Thomsett S. (2011) Major declines in the abundance of vultures and other scavenging raptors in and around the Masai Mara ecosystem, Kenya. *Biological Conservation* **144**: 746–752
- Walker R. T. & Solecki W. D. (1999) Managing Land Use and Land-Cover Change: The New Jersey Pinelands Biosphere Reserve. *Annals of the Association of American Geographers* **89**: 220–237
- Wallace M. P. & Temple S. A. (1988) Impacts of the 1982-1983 El Niño on population dynamics of Andean Condors in Peru. *Biotropica*: 144–150

- Walls S. S. & Kenward R. E. (1998) Movements of radio-tagged Buzzards *Buteo buteo* in early life. *Ibis* **140**: 561–568
- Walter W. D., Onorato D. P. & Fischer J. W. (2015) Is there a single best estimator? Selection of home range estimators using area-under-the-curve. *Movement Ecology* **3**: 10
- Walters J. R. (2000) Dispersal behavior: an ornithological frontier. *The Condor* **102**: 479–481
- Watanabe Y. Y. (2016) Flight mode affects allometry of migration range in birds. *Ecology letters* **19**: 907–914
- Weiss D. J. & Wardrop K. J. (2011) *Schalm's veterinary hematology*. John Wiley & Sons
- Wey T. W., Spiegel O., Montiglio P.-O. & Mabry K. E. (2015) Natal dispersal in a social landscape: considering individual behavioral phenotypes and social environment in dispersal ecology. *Current Zoology* **61**: 543–556
- Wiemeyer G. M., Pérez M. A., Bianchini L. T., Sampietro L., Bravo G. F., Jácome N. L., Astore V. & Lambertucci S. A. (2017) Repeated conservation threats across the Americas: High levels of blood and bone lead in the Andean Condor widen the problem to a continental scale. *Environmental Pollution* **220**: 672–679
- Yamaç E. & Bilgin C. C. (2012) Post-fledging movements of Cinereous Vultures *Aegypius monachus* in Turkey revealed by GPS telemetry. *Ardea* **100**: 149–157
- Zuur A., Ieno E. N., Walker N., Saveliev A. A., & Smith G. M. (2009) *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer Science & Business Media.

AGRADECIMIENTOS

Quiero agradecerle a la educación pública, especialmente a la Universidad Nacional del Comahue por brindarme la posibilidad de continuar con mis estudios de postgrado en un ámbito de excelencia académica. A la comisión del Doctorado en Biología del Centro Regional Universitario Bariloche, por su labor. Y a los doctores Víctor Cueto, Agustina Gómez Laich y José Sarasola por aceptar corregir esta tesis y por sus correcciones las cuales hicieron mejorar esta tesis.

A los docentes de los cursos de postgrado que muchas veces a través de la pasión por esta profesión hacían que cosas súper complejas resultaran simples.

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por subsidiarme durante el doctorado, y permitir seguir formándome en esta hermosa profesión.

Y a la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica por el subsidio PICT-BID-0725/2014 y The Eppley Foundation por proveer los fondos para la compra de los transmisores satelitales. Y a “The Peregrine Fund” y en especial a Hernán Vargas, por proveerme los fondos necesarios para el trabajo de campo, realización de cursos de postgrado y asistencia a congresos.

A la Administración de Parques Nacionales y la Dirección de Fauna de la Provincia de Río Negro por otorgarnos los permisos para la captura y monitoreo de los cóndores.

A los dueños y administradores de la estancia El Cóndor por facilitarnos el acceso y permitirnos trabajar en sus propiedades, y sobre todo por la buena onda durante las campañas.

A mi Director, que si no hubiese sido por Sergio no hubiese llegado a terminar. Gracias por ser tan presente, por la paciencia, por ser tan buen director y sobre todo tan humano! Por corregir siempre aunque te entregue a último momento! Gracias por siempre tirar para adelante, empujarnos a todos a crecer, a avanzar, por enseñarnos con el ejemplo a cómo hacer las cosas. Y gracias por darme la oportunidad cuando decidí venir a vivir a Bari!!

A Facu Barbar!!! Por acompañarme durante toda la carrera y más! Por enseñarme tanto y volverme mejor bióloga. Sos un gran ejemplo!!! Mil cosas tengo para agradecer, pero sobre todo por confiar en mí cuando yo no lo hice, no dejarme flaquear y darme la seguridad de que podía con todo. Te debo el estar terminando esta tesis! De corazón, Gracias!.

A Nico por tantas charlas ñoñas, debates estadísticos e intentos fallidos de contagiarme el fanatismo por las gráficas en R.

Al Orly, por tantas horas tan geniales de campaña!!! Por ponerle tan buena onda al campo y hacerlo todo más divertido. Por transmitir tanta pasión y dedicación. Fue muy lindo trabajar con vos!

A mis amigos y pilares estos días, a Maricel, Florcis, Nico, Plazita y Rami que estuvieron siempre listos para discutir cualquier duda, ayudar con los gráficos, a pensar ideas, siempre sumando, siempre apoyando y tirando para adelante. GRACIAS!!

A Gonzalo Ignazi, José Ignacio Pérez y Manuel de la Riva por las fotos que embellecieron esta tesis.

A todos mis compañeros del GrInBiC, Pablo P. Pablo A., Fer, Gonza, Facu, Guille, Mari, Ro, Naty, Agus y Kari. Por estar siempre predispuestos, por discutir ideas y sumarle tanto a mi trabajo. Por las ganas de ir por más siempre y por la ayuda en el campo.

A Todos los voluntarios del trabajo de campo, por la paciencia los días sin capturas, y porque hicieron posibles que las campañas fueran un éxito!

A todos los ecotonianos por estar siempre pendientes y deseando lo mejor.

Para terminar esta tesis tuve muchísimo apoyo, me sentí querida y acompañada por un montón de gente que de diferentes maneras hicieron que hoy este escribiendo estas últimas líneas. No se separar lo profesional de lo emocional, por eso necesito agradecerle de corazón a todos los que estuvieron presentes desde otro lugar. Especialmente...

A mi amigos de acá: La flaca, el Yodri, Michus, Lula, Dani, Abus, Lucis, Pepén, Chichi, Meli, Mari, Flor, Nico, Pablo, Fer y Rami. Por estar siempre presentes, compartiendo la vida, risas, mates, birra y tesis!! Por esos momentos de estrés donde una simple caminata o charlas de otros temas me llenaban de energía. Fueron un gran apoyo!! Gracias.

A mi amigos de allá: Meli, Euge, Pame, Vicky 1, Majo, Vicky 2, Ale, Dani, Guada, Tildu, Ger, Roby (y flia) y los Patitos que también siempre estuvieron presentes y muy pendientes de todo. Por no hacer notar la distancia e impulsarme siempre a ir por más.

Y a toda mi familia y especialmente a mis 6 abuelos, que los amo con todo mi corazón. Pero por sobre todo a Mamá, a Papá y a mis hermanas Mar, Guiti y Manu. A quienes les quiero dedicar especialmente esta tesis... gracias por tanto TANTO apoyo, por estar siempre pendientes y buscando el modo de ayudarme o hacer que las cosas fueran más simples, por enseñarme a ser libre, a no bajar los brazos, y por respetar mis decisiones aun cuando no las compartieran. Los amo con todo mi corazón!!!



Research Paper

Cite this article: Guido JM, Alarcón PE, Donázar JA, Hiraldo F and Lambertucci SA (2019) The use of biosphere reserves by a wide-ranging avian scavenger indicates its significant potential for conservation. *Environmental Conservation* page 1 of 8. doi: [10.1017/S0376892919000304](https://doi.org/10.1017/S0376892919000304)

Received: 17 February 2019
Revised: 13 August 2019
Accepted: 17 August 2019

Keywords:

Andean condor; immature; long-lived species; protected areas; *Vultur gryphus*

Author for correspondence:

Jorgelina M Guido,
Email: jorgelinaguido@comahue-conicet.gob.ar

The use of biosphere reserves by a wide-ranging avian scavenger indicates its significant potential for conservation

Jorgelina M Guido^{1,2} , Pablo AE Alarcón¹, José A Donázar³, Fernando Hiraldo³ and Sergio A Lambertucci¹

¹Grupo de Investigaciones en Biología de la Conservación, Laboratorio Ecotono, INIBIOMA (Universidad Nacional del Comahue – CONICET), Pasaje Gutiérrez 1125, R8400FRF, San Carlos de Bariloche, Río Negro, Argentina; ²The Peregrine Fund, 5668 West Flying Hawk Lane, Boise, ID 83709, USA and ³Department of Conservation Biology, Estación Biológica de Doñana-CSIC, C/Américo Vespucio, 26, 41092 Seville, Spain

Summary

The framing of environmental conservation has been changing, mainly towards a reconciliation between human needs and nature conservation. A major challenge of biosphere reserves (BRs) is the integration of biodiversity conservation and the sustainable development of local communities. Although these areas are large, they are often not large enough to contain the movements of wide-ranging species. We studied immature Andean condor (*Vultur gryphus*) movements to evaluate their habitat use in relation to protected areas (PAs). We particularly aimed to determine whether BRs significantly increase the protection of this wide-ranging species. We analysed the movement overlap of 26 GPS-tagged birds with the PAs of Patagonia, and we evaluated preferences for particular landscape categories with a use-availability design. Condors were mainly located in unprotected areas (56.4%), whereas 26.4% of locations were within International Union for Conservation of Nature (IUCN) PAs and 17.2% of locations were in BRs (not including IUCN PAs). When compared to availability, birds preferred BRs over other areas, highlighting the importance of BRs in protecting species that forage in humanized areas. However, the lack of controls and management policies expose condors to several threats, such as poisoning and persecution, in both private lands and BRs. Implementing strict management practices for BRs will help to conserve wide-ranging scavengers that feed in humanized areas.

Introduction

While conservation paradigms have evolved in their views of human–nature relationships, the current framing of ‘people and nature’ promotes an inclusive focus on environmental conservation and human needs (Mace 2014). This view is particularly relevant to species that depend on humanized areas for their survival, as it emphasizes the importance of human activities in achieving sustainable human–wildlife interactions (Cumming 2016, Mace 2014). This new conceptualization is promising since reconciling the needs of stakeholders with the conservation goals of protected areas (PAs) has been one of the major challenges in conservation biology. PAs are classified by the International Union for Conservation of Nature (IUCN) according to their management aims (Dudley 2008). They have traditionally been thought of as places with low levels of human activity, with such activities being almost non-existent in the most strictly controlled areas. However, it is well known that these areas are insufficient to protect many species, including those with large home ranges or that use humanized areas (Krüger et al. 2014, Lambertucci et al. 2014, Phipps et al. 2013).

Biosphere reserves (BRs) are one example of PAs that have the potential to improve the conservation of species that use humanized areas. They were established in 1971 under UNESCO’s Man and the Biosphere (MAB) Programme to improve the relationship between people and their environments, harmonizing biodiversity conservation and sustainable development based on scientific knowledge (Batisse 1982, UNESCO 1996). Each BR comprises three different zones: a core, a buffer and a transition area. Only the core area is strictly protected (including at least one IUCN PA), with human activities that foster sustainable development allowed in both buffer and transitional areas (UNESCO 1996). These areas increase the amount of protected landscape and ultimately connect PAs recognized by the IUCN, which should result in important benefits for highly mobile species (Runge et al. 2014, Tucker et al. 2018) and those with long dispersal distances (Krüger et al. 2014, Phipps et al. 2013). While the effectiveness of BRs in landscape protection has been widely studied (Coetzer et al. 2014), much less attention has been paid to the role that BRs play in protecting wide-ranging species (but see Ma et al. 2009).

Over the years, PAs have changed their conservation targets from a species-specific focus or singular landscapes to an ecosystem conservation approach. Nonetheless, PAs have not historically been designed to protect wide-ranging species (Runge et al. 2014), but have mainly considered threatened or endemic species (Bonn et al. 2002). Thus, wide-ranging species frequently use unprotected areas where regulations are almost absent and where controls and management are scarce (Coetzer et al. 2014). This exposes them to a wider diversity of threats. In these areas, human–wildlife conflicts are common and threaten several of the species that use them (Ogada et al. 2012). The challenge is particularly great for scavenger birds, since individuals face different types of threats both on the ground and in the air (Lambertucci et al. 2015, Runge et al. 2014). Outside of PAs, endangered species can be exposed to direct threats such as through persecution (Ogada et al. 2012) and poaching (Litchfield 2013), or indirect threats such as habitat fragmentation (Speziale et al. 2008), unintentional poisoning (Ogada et al. 2012, Wiemeyer et al. 2017) and collision with human infrastructure such as buildings, aircraft, drones and powerlines (Lambertucci et al. 2015). Therefore, individuals of species that spend more time in unprotected areas are comparatively less protected and more exposed to threats (Ogada et al. 2012, Thiollay 2006).

The Andean condor (*Vultur gryphus*) is globally ‘Near Threatened’. It is included in CITES I (Birdlife International 2017) and is categorized as ‘Threatened’ in Argentina (MAyDS & AA 2017), where a large population occurs (Lambertucci 2010). Adult condors perform long-distance movements (more than 350 km in a day) and have large home ranges (Lambertucci et al. 2014). During these trips, they cross several political boundaries, including those of PAs, provinces and countries (Lambertucci et al. 2014). As the exploratory movements of immature birds during the dispersal period may occur over even larger areas than those of adults, this exposes them to multiple threats, especially outside PAs (Krüger et al. 2014, Phipps et al. 2013). Thus, PAs are generally too small for this species (Lambertucci et al. 2014). The movement patterns of wild immature condors are mostly unknown. During dispersal, immature individuals are not territorial and can continuously explore new areas in the search for food resources, which creates a challenge in designing suitable conservation strategies. Thus, it is essential to understand the ranging behaviour of this portion of the population in order to identify potential threats and improve current management and conservation strategies for the species. In this sense, large PAs that include the relationship between people and their environments, such as BRs, could be important for scavengers and particularly for immature birds.

Here, we explore the extent to which immature condor movements overlap with different PAs. Specifically, we study the space use by immature Andean condors in order to evaluate how much of their home ranges are covered by PAs. We also evaluate the increase in overlap between condor movements and the type of PA. For these purposes, we tracked the movement of immature individuals in Patagonia by means of GPS-based telemetry. We hypothesized that BRs increase the area that is protected, and this is important for immature condors, since BRs protect lands that include human activities such as sustainable livestock ranching where condors forage. We predicted that birds would prefer BRs, even when they use different areas. To this end, we evaluated condor habitat preference conditioned by a sample of availability of unprotected areas, IUCN PAs and BRs with a use–availability design (Beyer et al. 2010).

Materials and methods

Study area

The study was carried out in Patagonia (33–48°S, 68–72°W). The specific area was determined by the movement patterns of the tagged birds, which covered a large part of Andean Patagonia (Argentina–Chile) (Fig. 1 & Supplementary Fig. S1, available online). This area includes a west-to-east gradient of coastline, high mountain environments, temperate forests, pastures and sub-Andean steppes. The Andes Mountains become flatter to the east, turning first into a transitional area (‘ecotone’) and then into the Patagonian Monte (north) and the Steppe (south) ecoregions (Dinerstein et al. 2017) (Supplementary Fig. S1). Given the population retraction that most terrestrial native herbivore species have experienced, condors commonly use the flattest areas of the ecotone and Steppe to feed on domestic (livestock) and wild herbivores (Lambertucci et al. 2009b). Overexploitation of marine wildlife on the Chilean coastline may have contributed to this change in diet, as it reduced availability of marine prey (Lambertucci et al. 2018). Due to the dense canopies of forests in the west of the Andes and the low availability of herbivore carcasses, condors do not feed in those areas. In Patagonia, the mountains between Chile and Argentina mainly serve as nesting and roosting sites (Lambertucci et al. 2009b, 2018). In the study area, the main PAs are located along the mountains mostly covering the sub-Antarctic forest; this area has a large number of cliffs that are used for breeding or roosting. However, only 4% of the Monte and Steppe ecoregions is protected, with <1% belonging to a national park (Brown et al. 2006). With regards to the Andes Mountains, 10% and 34% of its total area is protected in Chile and Argentina, respectively (Brown et al. 2006, Lara et al. 1996).

Study species

The Andean condor is distributed along the Andes from Venezuela to southern Argentina and Chile (Ferguson-Lees & Christie 2001). It is a long-lived, slow-reproducing bird that commonly lays one egg every 2 years. After a successful hatching, the chick spends up to 6 months inside the nest, and may remain with its parents until 15 months of age. It has a long immature period of up to 6 years (Ferguson-Lees & Christie 2001, Lambertucci 2007). Condors are among the largest flying birds with a wingspan and weight that can exceed 3 m and 16 kg, respectively (Alarcón et al. 2017, Ferguson-Lees & Christie 2001). Their large size imposes space-use restrictions, as they need specific environmental conditions to fly with low energy requirements (Shepard et al. 2013). However, condors can cover several hundreds of kilometres; the maximum home range estimated for an adult was 77 309 km² (Alarcón 2016). Their huge movements often result in individuals moving between two countries (Lambertucci et al. 2014, Pavez 2014). Andean condors are obligate scavengers that, in Patagonia, currently feed mainly on mammal carcasses, particularly livestock and other wild exotic species that replaced the native fauna (Lambertucci et al. 2009b, 2018). These feeding habits expose them to threats such as lead contamination, poisoning and persecution (Alarcón & Lambertucci 2018, Lambertucci et al. 2011).

Bird tagging

During the austral spring–summer seasons between 2013 and 2018, we trapped and tagged 26 immature Andean condors (14 females and 12 males) between 2 and 5 years old using cannon net traps baited with sheep carcasses in the surroundings of Bariloche city (41°13'8.48"S, 71°4'39.44"W). This area is located at the limit between Nahuel Huapi National Park and private lands,

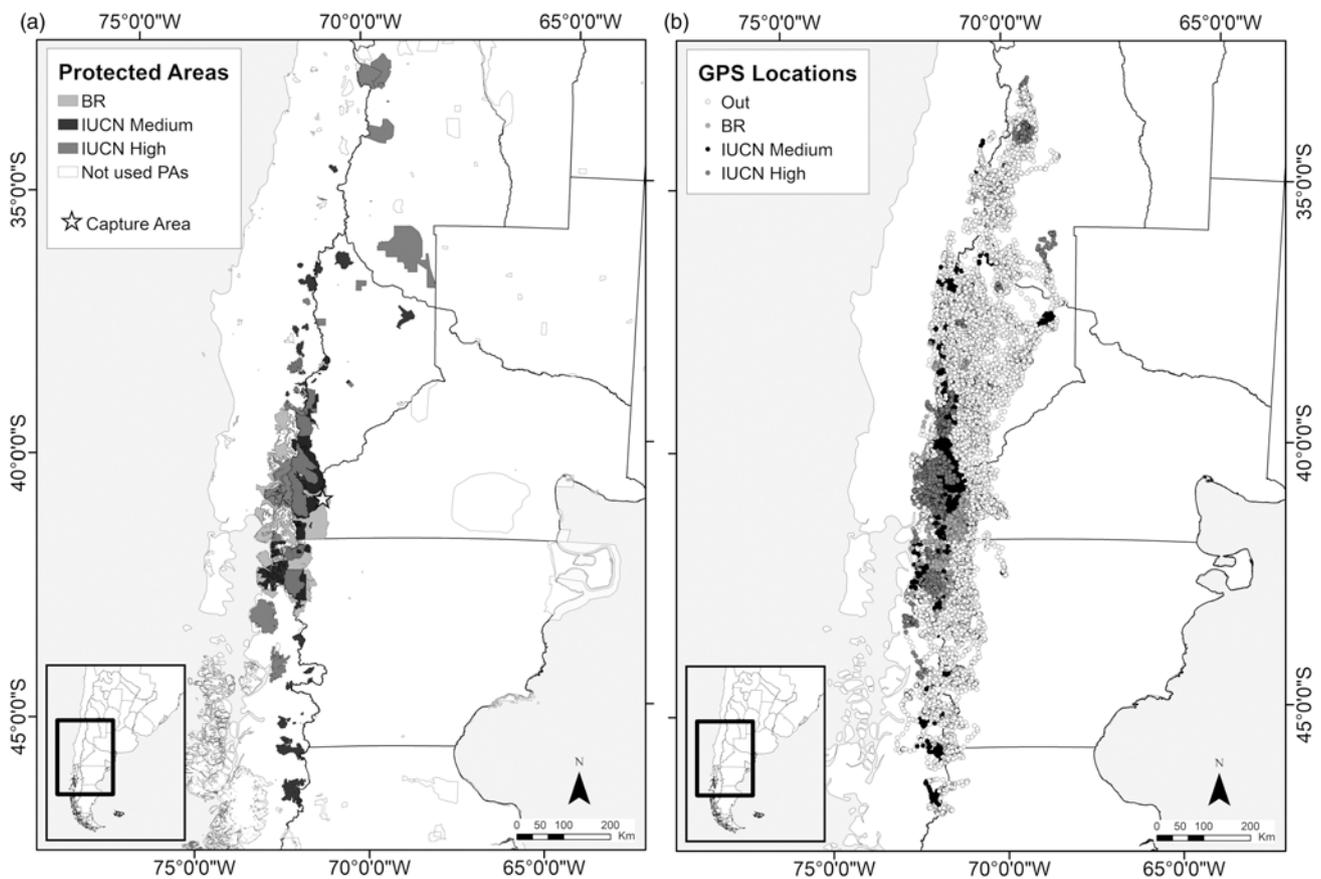


Fig. 1. (a) Distribution of protected areas (PAs) in the study area (IUCN & UNEP-WCMC 2017). In light grey are shown the biosphere reserves (BRs) used by tagged immature Andean condors. In black are shown the PAs categorized as International Union for Conservation of Nature (IUCN) levels IV–VI. In dark grey are shown the PAs categorized as IUCN levels I–III. In white are shown all existing PAs in the study area but not used by the tagged immature condors. (b) Locations of 26 immature tagged Andean condors separated by categories of conservation of the PAs. The white dots were immature condors outside of any PAs. In light grey are shown the GPS locations of condors located inside the BRs. In black are shown the individuals that use PAs categorized by the IUCN levels IV–VI. In dark grey are shown the PAs categorized by the IUCN levels I–III (see details in the ‘Materials and methods’ section) (Dudley 2008).

close to the border of the Andino Norpatagónica BR (Fig. 1). We tagged 17 birds with backpack 100-g solar GPS-GSM CTT® (NorthStar-VektorTek LLC), four with backpack 90-g solar CTT-1090 GPS-GSM (Cellular Tracking Technologies) and five with 75-g solar CTT-1000-BT3-Series GPS-GSM, third generation (Cellular Tracking Technologies) (Supplementary Table S1). The weights of the devices varied between 75 and 100 g (<1.5% of the weight of the bird) and were fitted with Teflon ribbon backpack harnesses. All of the tags were duty-cycled to transmit every day from dawn to dusk at the minimum time interval allowed by the tags (i.e., every 15 minutes). Tags recorded the speed and geographical coordinates of the birds.

Data analysis

Data processing. We obtained the GPS locations from the 26 tagged immature condors between the times that each bird was released until January 2019 or until the time the unit stopped working. Only the devices placed in 2018 are still transmitting – the others stopped at different time intervals (Supplementary Table S1), so the monitoring periods differed between individuals. We could not detect the causes for transmitter failure, but similar errors are frequently reported in telemetry studies (Hofman et al. 2019). In order to standardize the interval times between GPS

locations and to minimize serial dependence between consecutive locations, we used a subsample of our dataset including only a random GPS location per day coming from a location at any time during the day. This decision was made based on the results of the autocorrelation analysis, which was made using the *acf()* function in R software (R Core Team 2017). This analysis was done for each individual in relation to the category of the landscape used in each GPS location (collected every 15 minutes). We considered the days with at least 45 GPS locations to minimize the possible bias produced by the amount of data between days. As the test indicated that the amount of data needed to avoid autocorrelation is 63 GPS locations (based on the mode and the median of all individuals), the necessary interval time between two GPS locations is *c.* 16 hours, so we used one data point per day.

In addition, in order to ensure that the sampling duration covered the full range of variation in movement behaviour of the condors, we considered the home range asymptotes (Laver 2005) using as references the asymptotic value of the home range curves (100 GPS locations) estimated for adult condors (Alarcón 2016). Therefore, for this analysis, only the birds that reached at least 100 GPS locations (i.e., at least 100 days of GPS data) were considered. For every spatial analysis, GPS locations were projected into the Universal Transverse Mercator (UTM) coordinate system (WGS-1984 UTM Zone-19S) and analysed using R (R Core Team 2017) and ArcGIS v.10.3 (ESRI, Inc.).

Table 1. Description of the characteristics used to classify the different areas according to their level of protection (Dudley 2008).

Category	Areas involved	Protection level
Out	Private or state lands without official protection	No protection
BR	Areas whose maximum level of protection is the BR	Low
IUCN Medium	Protected areas recognized by the IUCN and classified as: IV – habitat/species management area; V – protected landscape/seascape; VI – protected area with sustainable use of natural resources	Medium
IUCN High	Protected areas recognized by the IUCN and classified as: Ia – strict nature reserve; Ib – wilderness area; II – national park; III – natural monument or feature	High

BR = biosphere reserve; IUCN = International Union for Conservation of Nature.

In order to describe the area covered and calculate the proportion of PAs used by the tagged immature condors that met the criteria mentioned above, we assessed a combination of home range estimators using a pooled dataset (i.e., the total GPS locations obtained from condors tagged that, after subsampling a random location per day, reached a total of 100 GPS locations; Fieberg & Bo 2012, Walter et al. 2015). Home range estimators were based on 100% and 95% minimum convex polygons (MCPs) and 99%, 95% and 50% volume contours of kernel density estimators (KDEs). We applied a smoothing factor of 7000 following the ad hoc criteria suggested by Laver (2005), using the *adehabitatHR* and *rgdal* packages in R (R Core Team 2017). Each home range estimate was then overlapped with the PAs available. For this purpose, we used the shapefile of PAs provided by the World Database on Protected Areas (IUCN & UNEP-WCMC 2017). We classified each area within the home range into one of four categories according to the protection level of the landscape: ‘Out’, ‘BR’, ‘IUCN Medium’ and ‘IUCN High’ (Table 1). We then calculated the proportion of each landscape category within the area of each home range estimate. Similarly, we assigned each GPS location to one of four levels of landscape protection. All GPS locations in places without protection were assigned to the category ‘Out’, whereas GPS locations inside a BR (according to the MAB Programme; UNESCO 1996) but outside of any PA categorized by the IUCN (Dudley 2008) were grouped into the category ‘BR’. The PAs recognized by the IUCN were split into two categories depending on the protection level. The category ‘IUCN Medium’ includes the PAs with a lower protection level and more human activities, whereas the ‘IUCN High’ category includes the PAs with more restrictions (Table 1). It is important to note that some of those IUCN PAs may also be included in a BR; in those cases, we only considered the IUCN category. This was done in order to separate lands that are only BRs from those that are also IUCN PAs.

Statistical analysis. To evaluate how immature Andean condors allocate time to areas with different protection levels, we used the number of locations as a proxy of time and conducted three comparisons: (1) unprotected areas (Out) versus all PAs taken together (i.e., BRs and IUCN reserves); (2) unprotected areas or those with low protection (Out and BR) versus PAs categorized by the IUCN (Medium and High); and (3) the four protection categories considered (Out, BR, IUCN Medium and IUCN High). To reduce possible biases caused by different sample sizes among birds, we conducted these comparisons using balanced 100-location random samples. This value corresponds to the minimum number of GPS locations necessary to reach the asymptotic value of the home range curves in Andean condors (Alarcón 2016). As a result, these comparisons included data from 12 individuals (Supplementary Table S2).

We applied a use-availability design to evaluate whether the birds used the different protection categories according to their available surface area or whether they preferred particular

categories. Under this approach, the use of a given category was considered selective if it was disproportionately used more frequently compared to its availability (Beyer et al. 2010). We obtained the availability sample by generating five hypothetical animal locations within a 25-km radius centred in each GPS location. The 25-km value was established based on the average distance that birds flew in 1 hour. Space use was then modelled as a Bernoulli process (0: simulated location, 1: GPS location), where the probability of use was a logistic function of landscape protection category. The category ‘Out’ was set as the reference category in the model (i.e., as the intercept), as it represents the lack of protection. The regression coefficients associated with the three remaining protection categories (β_{BR} , $\beta_{IUCN-Medium}$ and $\beta_{IUCN-High}$) measured how likely it was that an individual would be found in these types of areas in comparison to unprotected areas. To capture the hierarchical structure of the data (where GPS locations were nested into individual birds), we estimated a Bayesian hierarchical model using Markov chain Monte Carlo techniques using JAGS (Plummer 2003) via the *jagsUI* package in R software (R Core Team 2017). We used vague priors (i.e., t-distribution with mean equal to 0, precision equal to 5 and k value equal to 1) and ran three chains with 10 000 iterations each, discarding the first 5000 as burn-in. We evaluated convergence by means of R-hats and used the mean and credible intervals of posteriors for model inference (Gelman & Hill 2006). To estimate this model, we used three different datasets: (1) all of the tagged condors (26); (2) the 12 tagged birds that reached the asymptotic value of the home range curves (Alarcón 2016, Laver 2005); and (3) the whole dataset of the birds that provided data for at least 1 month (i.e., 19 tagged birds with data collected every 15 minutes). As the three models presented similar results, we decided to present here only the results of the dataset from the 12 birds used in previous analyses in the main text. However, we included all of the results for the three datasets in the Supplementary Material (results for all birds in Supplementary Fig. S2 and results from 19 individuals compared with the entire dataset in Supplementary Fig. S3).

Results

From the 26 tracked immature condors, we obtained a total of 114 355 GPS locations (Fig. 1). However, for the home ranges analysed, we obtained 3670 GPS locations from 12 tracked immature Andean condors (Supplementary Fig. S4) that reached the asymptotic value of the home range curves, which, taken together, used an area of between 160 000 and 290 000 km² (MCP-100% = 288 811.68 km²; MCP-95% = 255 110.4 km²; KDE-99% = 161 219 km²; KDE-95% = 107 177.35 km²; KDE-50% = 15 665.9 km²) (Supplementary Table S3). Of the total surface area used by the tagged birds based on MCP-100%, 75.3% was unprotected landscape, whereas 14.4% was IUCN PA (IUCN Medium: 5.9% and

Table 2. Numbers and percentages of GPS locations (a random location per day at any time of the day) of immature Andean condors and available locations (see details in the ‘Materials and methods’ section) separated by the different categories of landscape protection.

Category	Locations used (n)	Percentage of use	Availability (n)	Percentage of availability
Out	2 069	56.4	11 172	60.9
BR	633	17.2	2 281	12.4
IUCN Medium	389	10.6	2 119	11.5
IUCN High	579	15.8	2 778	15.1
Total	3 670	100	18 350	100

Out: unprotected areas; BR: only protected by BRs; IUCN Medium: protected areas categorized by the IUCN levels IV–VI; IUCN High: protected areas categorized by the IUCN levels I–III.
BR = biosphere reserve; IUCN = International Union for Conservation of Nature.
Source: World Database on Protected Areas (IUCN & UNEP-WCMC, 2017).

IUCN High: 8.6%), and the remaining 10.1% was recognized only as BR (Supplementary Table S3). However, of the total GPS locations obtained, 56.4% did not have any type of protection, 26.4% was protected under the IUCN criteria (with 10.6% of the data inside less restricted areas (IUCN Medium) and 15.8% inside the strictest areas (IUCN High)) and the remaining 17.2% was protected only by a BR (Table 2).

We found no differences between the use of unprotected areas and the PAs pooled together; however, the tagged birds spent more time in unprotected areas (Fig. 2(a)). Moreover, when we compared the time they spent in unprotected landscapes versus landscapes protected by the IUCN criteria, we found that unprotected areas were used more than IUCN PAs (Fig. 2(b)). In the same way, when we compared the time they spent in each area separately, the use of unprotected areas was higher than for all of the PA categories (Fig. 2(c)). Our preference model showed that, when compared to unprotected areas, immature condors used the BRs disproportionately more than their availability (Fig. 3 & Supplementary Fig. S3). However, no pattern was observed for IUCN areas, regardless of the protection category, as these areas were used in the same proportion as expected by chance.

Discussion

We found that immature Andean condors spent much more time in unprotected areas than in BRs or IUCN PAs. However, according to our analysis of habitat preference, these birds preferred BRs. In the study area, the creation of the BR increased the surface area of protected landscape by 10.1% (based on MCP-100%; Supplementary Table S3). Interestingly, of the total time immature condors were located inside protected lands, more than 39% (i.e., 633 GPS locations inside BR and 1601 GPS locations inside PAs) fell within areas here categorized as BRs (i.e., excluding IUCN PAs). However, considering the actual definition of a BR (i.e., BR in its entirety, including IUCN PAs), 82.39% (1319 GPS locations) of the locations in PAs were inside a BR. Therefore, BRs strongly improve PA use by this wide-ranging species.

Our results show that immature Andean condors tend to use more unprotected areas than PAs during their daily activities in Patagonia, but they prefer BRs. When an area is frequently used because of its high availability, habitat preference models can show negative coefficients (Beyer et al. 2010). Therefore, the apparent strong avoidance of unprotected areas can be explained by the huge extension of this category, which covers 75.3% of the condor home

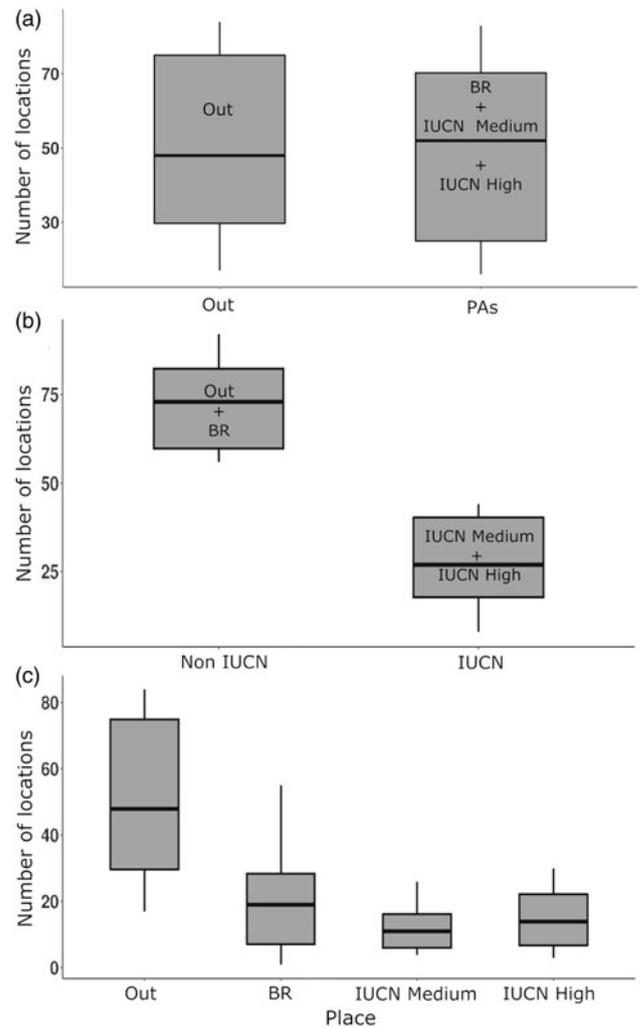


Fig. 2. Comparisons between the numbers of condor locations in areas with different protection categories (IUCN & UNEP-WCMC, 2017). (a) Comparison between the number of GPS locations of 12 immature Andean condors in unprotected areas (‘Out’) and protected areas (‘BR’ – only protected by BRs; ‘IUCN Medium’ – PAs at IUCN levels IV–VI; ‘IUCN High’ – PAs at IUCN levels I–III). (b) Comparison between unprotected areas plus the areas of the BRs that are not in an IUCN protected area (i.e., Out + BR) with IUCN PAs (i.e., IUCN Medium + IUCN High). (c) Comparison between areas with different levels of protection – Out, BR, IUCN Medium and IUCN High. BR = biosphere reserve; IUCN = International Union for Conservation of Nature; PA = protected area.

range based on MCP-100% (Supplementary Table S3). On the other hand, the creation of two BRs in Patagonia – Bosques Templados Lluviosos (Chile) and Andino Norpatagónica (Argentina) – has resulted in a broader inclusion of sites highly used by the species. Moreover, in the Andino Norpatagónica BR, the Andean condor is considered to have special or representative value, and it is one of the main conservation targets (RBANP 2007). However, according to a report on the Andino Norpatagónica BR, this area suffers from a lack of policy and management enforcement, with a total lack of controls outside of areas not covered by the IUCN criteria (RBANP 2017). Moreover, the evaluation committee only operated from 2007 to 2010, and no new management policies were established after this in the BR. Furthermore, to date, a low percentage (c. 40%) of the goals proposed for the BR have been reached, which is considered insufficient, but almost no management measures have been applied for the area that are not covered by IUCN PAs (RBANP 2017). Finally, the achieved goals are those focused mainly

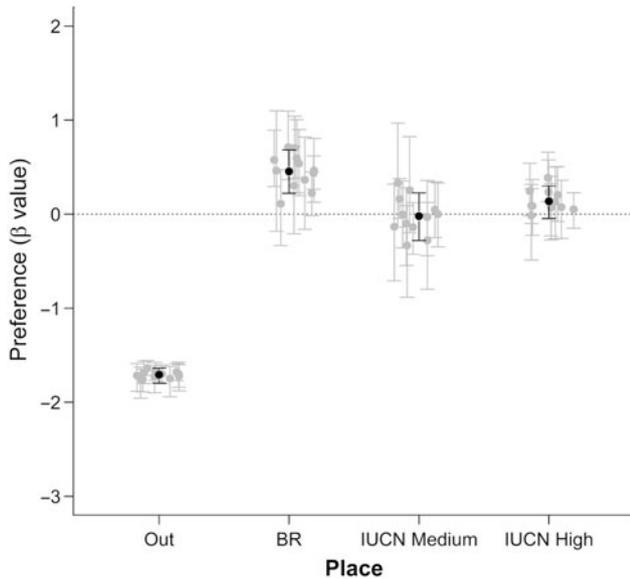


Fig. 3. Habitat preferences of 12 immature Andean condors for areas with different levels of protection based on the preference model. The β parameters measure the importance of the level of protection of an area in determining the probability of use of that area. Positive β values indicate preference for areas with that category of protection, whereas negative β values indicate avoidance of the area. The black dots represent the mean β values and their 95% confidence intervals. The grey dots represent the individual β values with their corresponding confidence intervals. BR = biosphere reserve; IUCN = International Union for Conservation of Nature.

on issues not related to the management of livestock in the Steppe or on problems such as pesticide or lead poisoning, which are direct threats for condors (Alarcón & Lambertucci 2018, Lambertucci et al. 2011, Wiemeyer et al. 2017).

As observed in adults (Lambertucci et al. 2014), immature condors perform long flights, during which they cross protected and unprotected areas, through the Andes Mountains to the Steppe. However, our results show that the area used by 12 immature condors is three times larger than that of 24 adults from the same region (288 811.7 versus 90 843 km²) (Lambertucci et al. 2014). In the study area, most IUCN PAs are located along the Andes, whereas the Andino Norpatagónica BR extends eastward, covering part of the ecotone and the Steppe. Differences in the space-use patterns between age classes may occur due to immature birds continuously exploring and selecting new sites as they look for resources (Penteriani et al. 2011). Therefore, as immature condors are not tied to a territory, they may carry out exploratory trips throughout the Andes. During their trips, they are probably taking advantage of the large number of cliffs that serve as refuges and roosting sites (Lambertucci & Ruggiero 2013) and the geological and climatic conditions that facilitate orographic lift, which is essential for this large soaring bird (Shepard et al. 2013). However, BRs and unprotected areas have high livestock abundances that are the main food source for condors (Lambertucci et al. 2014, 2018), and this likely also explains their preference for those areas.

Our results highlight the relevance of unprotected or poorly protected lands for dispersing individuals, since almost three-quarters of the GPS locations were on those lands (i.e., in the Out and BR categories). Bird species that perform their daily activities outside PAs are commonly exposed to several threats, often leading to severe population declines (Thiollay 2006, Virani et al. 2011). Collision with powerlines and intentional

and unintentional poisoning are examples of these threats (Ogada et al. 2012, Virani et al. 2011). Unfortunately, Andean condors are not an exception (Pavez & Estades 2016); from just one poisoned carcass, 34 condors were recently killed on a farm located outside the PAs in Argentina (Alarcón & Lambertucci 2018). In 2018 alone, more than 90 condors were killed in Argentina due to pesticide poisoning (Birdlife International 2018), all of them outside PAs. This does not mean that there are no threats inside PAs, but they are better controlled. Condors are also exposed to other conservation threats related to human infrastructure (Lambertucci et al. 2009a, Speziale et al. 2008) and lead poisoning (Lambertucci et al. 2011, Wiemeyer et al. 2017). Importantly, most of those problems are associated with foraging areas, which are mainly in private livestock farms. Therefore, BRs and private farms may play a key role in the survival of this species, since they cover most of the condors' foraging areas in Patagonia. Thus, it is important to work with the owners of private lands, in addition to strengthening controls within BRs. The reduction of threats inside these areas, and particularly in BRs, with specific recommendations for sustainable management should be a priority.

It is evident that conservation strategies should consider both human activities and species requirements (Mace 2014), and this is particularly relevant for species that use humanized areas. Some species have adapted to coexisting with human activities. For example, the change in the diet composition from native to introduced species (Barbar et al. 2016, Novaro et al. 2000) generates a dependency on environments with some level of anthropogenic disturbance. This is the case of the Andean condor, which in our study area switched to consuming mainly introduced species, particularly livestock (sheep, goats and cows), over native resources (Lambertucci et al. 2009b, 2018). In this sense, the creation of BRs, recognizing human needs for landscape use while maintaining the conservation value of existing PAs, may play an essential role (Batisse 1982, UNESCO 1996). Therefore, the current BR systems may be relevant to conserving species that depend on an anthropogenic environment for at least some of their daily activities.

Despite the fact that BRs are a good approach for sustainable development and species conservation, the lack of implementation of management policy is evident, particularly in the buffer and transitional areas (Coetzer et al. 2014). To this extent, BR designation does not guarantee the effective implementation of the concept (Walker & Solecki 1999), and sometimes they are simply a bureaucratic label not reflecting the requirements of the UNESCO MAB Programme (Coetzer et al. 2014). The first steps of a BR after its creation are to move towards the implementation of conservation actions, for which the lack of agreement among stakeholders presents a key problem. BRs may be properly designed, but an area defined exclusively as a BR generally does not have the legislative backing needed to achieve its goals and ensure its persistence (Coetzer et al. 2014). This is the case for the Andino Norpatagónica BR, a well-designed reserve that is highly used by the condors and that was established in formal consultation with specialists and experts (RBANP 2007). However, in that reserve, the implementation of many of the proposed management policies is lacking, particularly in areas not designated as other types of PA. After the reserve was approved, there was a lack of strong financial support to implement sustainable management actions in the field (RBANP 2017). This BR is very important since it significantly increases (10.1%) the protection of the area used by Andean condors, but threats similar to those in unprotected areas remain a problem (e.g., lead poisoning; Lambertucci et al. 2011,

Wiemeyer et al. 2017). Therefore, while BRs could be a useful strategy to improve the protection of wide-ranging species, it is necessary to foster communication among governors, scientists, private companies and other stakeholders in order to successfully implement the policies and management needed to ensure the fulfilment of the aims of the area.

Protecting the entire area covered by immature condors is challenging due to its enormous home range. However, the proper implementation of the BR in Andean Patagonia seems to be a promising strategy. This is in part because of its large size (almost 4.5 million ha) and due to it including key sites for the species, such as the Steppe, where scavengers such as condors forage and rest. Additionally, it is an international reserve that serves to unify conservation criteria between Argentina and Chile. However, the lack of financial support has meant that these reserves have not achieved most of their goals. Therefore, we call for more and better management policies to support these types of reserve, since they can be key areas for some species, such as condors. We also encourage the strengthening of controls and the restriction of poison and lead contamination, which are key threats to scavengers particularly in BRs and outside PAs where they forage.

Conclusion

Our study shows that immature Andean condors cover large areas with landscapes that are exposed to different human uses, especially roosting and foraging areas. Although they spend most of their time in unprotected (generally private) lands, BRs are significantly used, increasing the protected surface area for Andean condors. Unfortunately, the implementation of serious regulations is lacking in those BRs that are not also included in PAs categorized by the IUCN. Therefore, our results highlight the importance of BRs for a wide-ranging scavenger, but call for the implementation of management and control practices that ensure the preservation of threatened native species.

Supplementary material. To view supplementary material for this article, please visit <https://doi.org/10.1017/S0376892919000304>

Acknowledgements. We thank the field team of O Mastrantuoni, F Barbar, M Graña Grilli, P Plaza, F Ballejo, N Reboló-Ifrán, G Wiemeyer, M Encabo, G Ignazi, N Cecchetto, H Williams and E Shepard. We appreciate the comments of the GrInBiC team and three anonymous reviewers, who provided valuable suggestions on a previous version of this manuscript.

Financial support. The authors received financial support from The Peregrine Fund, PICT-BID-0725/2014, PICT-3933/2016 and The Epley Foundation.

Conflict of interest. None.

Ethical standards. The authors assert that all of the procedures contributing to this work comply with applicable national and institutional ethical guidelines on the care and use of laboratory or otherwise regulated animals.

References

Alarcón PAE (2016) *Movimiento animal y patrones emergentes de uso del espacio: hacia una interpretación mecanística de la ecología del Cóndor andino* (Vultur gryphus). San Carlos de Bariloche, Argentina: Universidad Nacional del Comahue.

Alarcón PA, Morales JM, Donázar JA, Sánchez-Zapata JA, Hiraldo F, Lambertucci SA (2017) Sexual-size dimorphism modulates the trade-off between exploiting food and wind resources in a large avian scavenger. *Scientific Reports* 7: 11461.

Alarcón PAE, Lambertucci SA (2018) Pesticides thwart condor conservation. *Science* 360: 612.

Barbar F, Hiraldo F, Lambertucci SA (2016) Medium-sized exotic prey create novel food webs: the case of predators and scavengers consuming lagomorphs. *PeerJ* 4: e2273.

Batisse M (1982) The biosphere reserve: a tool for environmental conservation and management. *Environmental Conservation* 9: 101–111.

Beyer HL, Haydon D T, Morales JM, Frair JL, Hebblewhite M, Mitchell M, Matthiopoulos J (2010) The interpretation of habitat preference metrics under use-availability designs. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365: 2245–2254.

Birdlife International (2017) *Vultur gryphus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2017: e.T22697641A117360971 [www document]. URL <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2017-3.RLTS.T22697641A117360971.en>.

Birdlife International (2018) 23 Condors Killed by Poison in Argentina [www document]. URL <https://www.birdlife.org/worldwide/news/23-condors-killed-poison-argentina>.

Bonn A, Rodrigues AS, Gaston KJ (2002) Threatened and endemic species: are they good indicators of patterns of biodiversity on a national scale? *Ecology Letters* 5: 733–741.

Brown A, Martínez Ortiz U, Acerbi M, Corcuera J (2006) *La situación ambiental Argentina 2005*. Buenos Aires, Argentina: Fundación Vida Silvestre Argentina.

Coetzer KL, Witkowski ET, Erasmus BF (2014) Reviewing biosphere reserves globally: effective conservation action or bureaucratic label? *Biological Reviews* 89: 82–104.

Cumming GS (2016) The relevance and resilience of protected areas in the Anthropocene. *Anthropocene* 13: 46–56.

Dinerstein E, Olson D, Joshi A, Vynne C, Burgess ND, Wikramanayake E et al. (2017) An ecoregion-based approach to protecting half the terrestrial realm. *BioScience* 67: 534–545.

Dudley N (2008) *Guidelines for Applying Protected Area Management Categories*. Gland, Switzerland: IUCN.

Ferguson-Lees J, Christie DA (2001) *Raptors of the World*. Boston, MA, USA: Houghton Mifflin Harcourt.

Fieberg J, Bo L (2012) Could you please phrase ‘home range’ as a question? *Journal of Mammalogy* 93: 890–902.

Gelman A, Hill J (2006) *Data Analysis Using Regression and Multilevel/Hierarchical Models*. Cambridge, UK: Cambridge University Press.

Hofman MPG, Hayward MW, Heim M, Marchand P, Rolandsen CM, Mattisson J et al. (2019) Right on track? Performance of satellite telemetry in terrestrial wildlife research. *PLoS ONE* 14: e0216223.

IUCN, UNEP-WCMC (2017) The World Database on Protected Areas (WDPA) [www document]. URL www.protectedplanet.net.

Krüger S, Reid T, Amar A (2014) Differential range use between age classes of southern African bearded vultures *Gypaetus barbatus*. *PLoS ONE* 9: e114920.

Lambertucci SA (2007) Biología y conservación del Cóndor Andino (*Vultur gryphus*) en Argentina. *El Hornero* 22: 149–158.

Lambertucci SA (2010) Size and spatio-temporal variations of the Andean condor *Vultur gryphus* population in north-west Patagonia, Argentina: communal roosts and conservation. *Oryx* 44: 441–447.

Lambertucci SA, Ruggiero A (2013) Cliffs used as communal roosts by Andean condors protect the birds from weather and predators. *PLoS ONE* 8: e67304.

Lambertucci SA, Speziale KL, Rogers TE, Morales JM (2009a) How do roads affect the habitat use of an assemblage of scavenging raptors? *Biodiversity and Conservation* 18: 2063–2074.

Lambertucci SA, Trejo A, di Martino S, Sánchez-Zapata JA, Donázar JA, 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.

Lambertucci SA, Donázar JA, Huertas AD, Jiménez B, Sáez M, Sánchez-Zapata JA, Hiraldo F (2011) Widening the problem of lead poisoning to a South-American top scavenger: lead concentrations in feathers of wild Andean condors. *Biological Conservation* 144: 1464–1471.

Lambertucci SA, Alarcón PAE, Hiraldo F, Sánchez-Zapata JA, Blanco G, Donázar JA (2014) Apex scavenger movements call for transboundary conservation policies. *Biological Conservation* 170: 145–150.

Lambertucci SA, Shepard EL, Wilson RP (2015) Human-wildlife conflicts in a crowded airspace. *Science* 348: 502–504.

- Lambertucci SA, Navarro J, Zapata JAS, Hobson KA, Alarcón PA, Wiemeyer G et al. (2018) Tracking data and retrospective analyses of diet reveal the consequences of loss of marine subsidies for an obligate scavenger, the Andean condor. *Proceedings of the Royal Society B* 285: 20180550.
- Lara A, Donoso C, Aravena JC, Armesto JJ, Villagrán C (1996) La conservación del bosque nativo en Chile: problemas y desafíos. In: *Ecología de los Bosques Nativos de Chile*, eds JJ Armesto, C Villagrán, MK Arroyo, pp. 335–361. Santiago, Chile: Editorial Universitaria.
- Laver P (2005) *ABODE: Kernel Home Range Estimation for ArcGIS, Using VBA and ArcObjects. User Manual, Beta Version 2*. Blacksburg, VA, USA: Virginia Technical University.
- Litchfield CA (2013) Rhino poaching: apply conservation psychology. *Science* 340: 1168–1168.
- Ma Z, Li B, Li W, Han N, Chen J, Watkinson AR (2009) Conflicts between biodiversity conservation and development in a biosphere reserve. *Journal of Applied Ecology* 46: 527–535.
- Mace GM (2014) Whose conservation? *Science* 345: 1558.
- MAyDS, AA (2017) *Categorización de las aves de la Argentina (2015)*. Buenos Aires, Argentina: Informe del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación y de Aves Argentinas.
- Novaro AJ, Funes MC, Walker SR (2000) Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentine Patagonia. *Biological Conservation* 92: 25–33.
- Ogada DL, Keesing F, Virani MZ (2012) Dropping dead: causes and consequences of vulture population declines worldwide. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1249: 57–71.
- Pavez EF (2014) Patrón de movimiento de dos cóndores andinos *Vultur gryphus* (Aves: Cathartidae) en los Andes centrales de Chile y Argentina. *Boletín Chileno de Ornitología* 20: 1–12.
- Pavez EF, Estades CF (2016) Causes of admission to a rehabilitation center for Andean condors (*Vultur gryphus*) in Chile. *Journal of Raptor Research* 50: 23–32.
- Penteriani V, Ferrer M, Delgado MM (2011) Floater strategies and dynamics in birds, and their importance in conservation biology: towards an understanding of nonbreeders in avian populations. *Animal Conservation* 14: 233–241.
- Phipps WL, Willis SG, Wolter K, Naidoo V (2013) Foraging ranges of immature African white-backed vultures (*Gyps africanus*) and their use of protected areas in southern Africa. *PLoS ONE* 8: e52813.
- Plummer M (2003) JAGS: a program for analysis of Bayesian graphical models using Gibbs sampling. In: *Proceedings of the 3rd International Workshop on Distributed Statistical Computing*, Vol. 124, No. 125, p. 10. Vienna, Austria.
- R Core Team (2017) R: a language and environment for statistical computing., Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing [www document]. URL <https://www.R-project.org>.
- RBANP (2007) *Documento Base para la incorporación del territorio de NorPatagonia a la Red Mundial de Reservas de Biosfera* [www document]. URL https://www.biosferapatagonica.org/descargas/La%20Creacion/Presentacion%20Formal/formulario/Formulario_RB_Completo.pdf.
- RBANP (2017) Informe de Revisión Periódica RBANP 2007–2017. Buenos Aires: Argentina: Administración de Parques Nacionales, Provincia de Chubut y Provincia de Río Negro.
- Runge CA, Martin TG, Possingham HP, Willis SG, Fuller RA (2014) Conserving mobile species. *Frontiers in Ecology and the Environment* 12: 395–402.
- Shepard EL, Wilson RP, Rees WG, Grundy E, Lambertucci SA, Vosper SB (2013) Energy landscapes shape animal movement ecology. *The American Naturalist* 182: 298–312.
- Speziale KL, Lambertucci SA, Olsson O (2008) Disturbance from roads negatively affects Andean condor habitat use. *Biological Conservation* 141: 1765–1772.
- Thiollay J (2006) The decline of raptors in West Africa: long-term assessment and the role of protected areas. *Ibis* 148: 240–254.
- Tucker MA, Böhning-Gaese K, Fagan WF, Fryxell JM, Van Moorter B, Alberts SC et al. (2018) Moving in the Anthropocene: global reductions in terrestrial mammalian movements. *Science* 359: 466–469.
- UNESCO (1996) *Biosphere Reserves: The Seville Strategy and the Statutory Framework of the World Network*. Paris, France: UNESCO.
- Virani MZ, Kendall C, Njoroge P, Thomsett S (2011) Major declines in the abundance of vultures and other scavenging raptors in and around the Masai Mara ecosystem, Kenya. *Biological Conservation* 144: 746–752.
- Walker RT, Solecki WD (1999) Managing land use and land-cover change: the New Jersey Pinelands biosphere reserve. *Annals of the Association of American Geographers* 89: 220–237.
- Walter WD, Onorato DP, Fischer JW (2015) Is there a single best estimator? Selection of home range estimators using area-under-the-curve. *Movement Ecology* 3: 10.
- Wiemeyer GM, Pérez MA, Bianchini LT, Sampietro L, Bravo GF, Jácome NL et al. (2017) Repeated conservation threats across the Americas: high levels of blood and bone lead in the Andean condor widen the problem to a continental scale. *Environmental Pollution* 220: 672–679.