Biblioteca Digital
F C E N - U B A

BIBLIOTECA CENTRAL LUIS F LELOIR
BIBLIOTECA CENTRAL LELOIR
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES UBA

Tesis Doctoral

Mecanismos de ocupación y adaptación, costos y beneficios de un proceso contemporáneo de urbanización en aves

Rebolo Ifrán, Natalia

2017-03-27

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

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

Cita tipo APA:
Rebolo Ifrán, Natalia. (2017-03-27). Mecanismos de ocupación y adaptación, costos y beneficios de un proceso contemporáneo de urbanización en aves. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:
Rebolo Ifrán, Natalia. "Mecanismos de ocupación y adaptación, costos y beneficios de un proceso contemporáneo de urbanización en aves". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2017-03-27.

EXACTAS UBA
Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

UBA
Universidad de Buenos Aires

Dirección: Biblioteca Central Dr. Luis F. Leloir, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires. Intendente Güiraldes 2160 - C1428EGA - Tel. (++54 +11) 4789-9293

Contacto: digital@bl.fcen.uba.ar

UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE ECOLOGÍA, GENÉTICA Y EVOLUCIÓN &
IEGEBA-CONICET

Mecanismos de ocupación y adaptación, costos y beneficios de un proceso contemporáneo de urbanización en aves

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

NATALIA REBOLO IFRÁN

Directores
Dra. Martina Carrete
y
Dr. Juan Carlos Reboreda

Consejero de estudios
Dr. Juan Carlos Reboreda

Buenos Aires, 2016

MECANISMOS DE OCUPACIÓN Y ADAPTACIÓN, COSTOS Y BENEFICIOS DE UN PROCESO CONTEMPORÁNEO DE URBANIZACIÓN EN AVES

RESUMEN

Los seres humanos han colonizado gran parte de los ecosistemas de la Tierra, lo que ha conllevado a una progresiva modificación de los ambientes naturales. La urbanización del medio es un caso particularmente drástico de modificación del hábitat en la que la mayoría de las especies no logran persistir. Sin embargo, muchas de ellas son capaces de adaptarse a estos nuevos entornos e incluso prosperar exitosamente, volviéndose muchas veces más abundantes que en los entornos rurales. Este escenario ha generado un interés creciente en comprender cuáles son los procesos y mecanismos implicados en la colonización exitosa de los hábitats urbanos, así como los costos y beneficios derivados de ésta. La Lechucita de las Vizcacheras (*Athene cunicularia*) es una pequeña ave rapaz que se distribuye a través del continente americano, donde muestra diferentes tendencias poblacionales. Mientras que en el hemisferio norte la pérdida de hábitat, sumado a otras amenazas, ha llevado a la disminución de sus poblaciones, en el hemisferio sur es una especie frecuente que habita ambientes naturales, semi-naturales y urbanizados. En esta tesis se presentan los resultados de un estudio a largo plazo de una población de Lechucita de las Vizcacheras en la ciudad de Bahía Blanca y en los alrededores rurales que la circundan. El seguimiento de la población se realizó mediante la captura y marcaje de los individuos, tanto en áreas urbanas como rurales. Este marcaje permitió estimar tanto parámetros demográficos (fundamentalmente supervivencia y productividad), así como estimadores fisiológicos con el fin de determinar los costos y beneficios de la ocupación de ambientes urbanos. Los objetivos de esta tesis fueron: 1) evaluar la selección de

hábitat de reproducción de la especie teniendo en cuenta la disponibilidad de ambientes naturales y urbanizados, 2) analizar la respuesta al estrés a largo plazo en individuos urbanos y rurales, evaluando su relación con la eficacia biológica de los individuos en ambos ambientes, y 3) comparar los parámetros demográficos de la especie (supervivencia, éxito reproductivo, productividad), teniendo en cuenta la dispersión de los individuos entre hábitats. Los resultados indican que la liberación de depredadores que se produce en ambientes urbanos (menor riqueza y abundancia de depredadores que en ambientes rurales) podrían explicar la selección positiva de este hábitat por parte de la especie, así como la mayor densidad de parejas reproductoras frente a las observadas en el hábitat más natural. Pese a las diferencias en las condiciones ecológicas existentes entre los medios urbanos y rurales, los individuos urbanos no mostraron mayores niveles de estrés crónico que sus conespecíficos rurales. Esto sugiere que la vida en la ciudad no constituye una fuente de estrés adicional para los organismos. Más aún, los individuos adultos alcanzaron valores de supervivencia mayores en estos hábitats comparados con los individuos rurales, algo que no se observó en individuos juveniles, cuya supervivencia en medios urbanos y rurales no fue estadísticamente diferente. La diferente supervivencia de los individuos adultos en uno y otro medio evidenció una relación cuadrática entre los niveles de estrés y la supervivencia de los individuos, con mayores mortalidades en individuos con bajos y altos niveles de corticosterona en pluma. Finalmente, también se encontraron diferencias en los parámetros reproductivos de los individuos urbanos y rurales, con valores medios superiores para el caso de los primeros. Cabe destacar la interacción existente entre hábitat y años, que evidencia la estabilidad de los valores de productividad para el caso de los individuos urbanos frente a las fluctuaciones observadas en los rurales. En resumen, los resultados sugieren que las ciudades tienen una papel de conservación importante para las especies que son capaces de colonizarlas exitosamente, algo fundamental cuando consideramos especies cuyos hábitats naturales se

encuentran amenazados o en declive, como es el caso de los pastizales templados.

Palabras clave: Urbanización, eficacia biológica, estrés, selección de hábitat, modelos de supervivencia, Lechucita de las Vizcacheras, *Athene cunicularia*.

MECHANISMS OF OCCUPATION AND ADAPTATION, COSTS AND BENEFITS OF A CONTEMPORARY PROCESS OF URBANIZATION ON BIRDS

ABSTRACT

Humans have colonized most of the Earth's ecosystems, which has led to a progressive modification of natural environments. Urbanization process is a particularly drastic form of habitat modification in which most species fail to persist. However, many of them are able to adapt to these new environments and even thrive successfully, becoming many times more abundant than in rural surroundings. This scenario has lead a growing interest in understanding the processes and mechanisms involved in the successful colonization of urban habitats, as well as the implicated costs and benefits. The Burrowing Owl (*Athene cunicularia*) is a small raptor that spread throughout the american continent, where it shows different population tendencies. While in the northern hemisphere habitat loss, coupled with other threats, has led to the decline of its populations, in the southern hemisphere it is a frequent species lives in natural, semi-natural and urbanized environments. In this thesis, a long-term study of a population of Burrowing Owl has been carried out in the city of Bahía Blanca and in the surroundings rural areas. Population monitoring was done by capturing and banding individuals, both in urban and rural areas. The marked of individuals allowed it to estimate both demographic parameters (fundamentally survival and productivity) as well as physiological estimators in order to determine the costs and benefits of occupying urban environments. The objectives of this thesis were: 1) to evaluate the habitat breeding selection taking into account the availability of natural and urban habitats, 2) to analyze the long-term stress response in urban and rural individuals, evaluating their relationship with the fitness of individuals in both environments, and 3)

to compare the demographic parameters of the species (survival, breeding success, productivity), taking into account the dispersion of individuals among habitats. The results indicate that the release of predators that occurs in urban environments (lower richness and abundance of predators than in rural environments) may explain the positive selection of this habitat by the species, as well as the higher density of breeding pairs compared to observed in the most natural habitat. Despite differences in ecological conditions between urban and rural environments, urban individuals did not show higher levels of chronic stress than their rural conspecifics. This suggests that life in the city does not constitute an additional source of stress for organisms. Moreover, adult individuals reached higher survival values in these habitats compared to rural individuals, which was not observed for juvenile individuals whose survival in urban and rural environments was not statistically different. Different survivals of adult individuals in both habitats evidenced a quadratic relationship between stress levels and survival of individuals, with higher mortalities in individuals with low and high levels of feather corticosterone. Finally, differences were also found in the reproductive parameters of urban and rural individuals, with higher mean values for the urban ones. It is worth mentioning the interaction between habitat and years, which shows the stability of productivity values for urban individuals in the face of fluctuations observed in rural areas. In summary, the results suggest that cities have an important conservation role for species that are able to colonize them successfully, which is fundamental when considering species whose natural habitats are threatened or in decline, such as temperate grasslands.

Key words: Urbanization, fitness, stress, habitat selection, survival models, Burrowing Owl, *Athene cunicularia*.

Esta tesis está dedicada a…

mis padres, Delia y José.

Lechucita de las Vizcacheras (*Athene cunicularia*). Foto: Natalia Rebolo

AGRADECIMIENTOS

A Martina Carrete por aceptarme para este proyecto casi sin conocerme. Aprendí muchísimo en este camino, no solo en lo académico.

A Juan Reboreda que siempre estuvo cuando lo necesité, desplegando todo su conocimiento siempre con una sonrisa. Gran persona.

A Pepe Tella por enseñarme con su gran sabiduría y sencillez. Ambos (con Martina) son unos locos del campo con los que aprendí a darlo todo y siempre esforzarme un poquito más.

A Ana Sanz Aguilar por tener la paciencia de enseñarme, por hospedarme en su casa y ser tan buena onda, pero sobre todo por aportar tanto conocimiento a esta tesis.

A mi familia, mamá y papá, que siempre me apoyaron para que haga lo que quiera, pero por sobre todo porque me dieron todo su amor. A los hermanos más lindos del mundo Nico y Bren, no podrían ser mejores. Al primo Nahue, el tercer hermano, ¡sos lo más neiguel!. A mi sobris que me dan tanta alegría: Helenita, Julia y Mirko. A las tías, Carmen y Laura. A la abuela María, que siempre quiso algún nieto o nieta doctor/a y, por supuesto, a la familia gallega, que los conocí de grande y siempre me recibieron con todo su amor, Eladio, Gelis, Manolo, Yoli y la pequeña Sarita.

A la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, la universidad pública de la que no podría estar más orgullosa. Gracias a toda la gente que hace posible que siga funcionando de la forma que lo hace, desde profesores, directivos y no docentes. Gracias a Mabel, Graciela y Nadia por hacer más fácil los trámites siempre con la mejor onda. Gracias a la gente que hizo y hace posible la funcionalidad de las becas Sadosky, en especial a Diego Picco.

A CONICET que me brindo una beca para poder realizar esta tesis.

A la Asociación Universitaria Iberoamericana de Posgrado (AUIP) que me ofreció una beca de movilidad para viajar a España.

Al Programa CSIC de Cooperación Científica para el Desarrollo iCOOP que me permitió realizar dos estancias de investigación en la Estación Biológica de Doñana (EBD), Sevilla, España.

A Sergio Briones por acompañarme durante parte de este camino y animarme a explorar la libertad.

A los muchos compañeros de trabajo que fui "colectando" durante mis idas y vueltas a Bs As, Sevilla y Bariloche:

A los chicos del labo 40 de Exactas, con los que compartí muchas mañanas, tardes, mates y buenas birras. A Sol, JuanMa, Naty, Nico, Vani, Diego, Beti, Ali y Ceci. A Kini por la ayuda con sugerencias a esta tesis y por alentarme a seguir, a Cyn por aportar la calma en momentos críticos, a Romi por su energía y buena onda siempre y, especialmente, a Carito por bancarme con la cantidad de trámites y por las tantas veces que me hospedó en su casa como una buena amiga.

A los chicos de Sevilla, Sol, Paloma, Josico, Eneko, Erica y Chico. Gracias por los momentos en la EBD, los desayunos con jamón y las tardes/noches de tapas y cañas. Son la principal razón por la que Sevilla es mi segundo hogar.

Y a los más nuevitos, la gente del grupo GRINBIC de Bariloche que conocí en la última etapa de la tesis y me recibieron con los brazos abiertos, quiero decirles que gracias y que ¡llegué para quedarme!, a Maricel, Coli, Facu, Fer, Pablo A., Pablo P., Agus, Gonza, Kari y Sergio. Gracias a toda la gente de Ecotono que siempre me cedió un lugarcito, porque…¡la casa es chiquita pero el corazón es grande!

A mis compañeros de campo, a Sol con la que compartimos muchos momentos, gracias por enseñarme y también aprender de mi. A Sergio, por brindar siempre su conocimiento sin esperar nada a cambio. A Nico Lois, por enseñarme en mis primeros pasos con las lechus, un gran biólogo y persona. A los "gallegos" andaluces, Alvaro y Antonio con los que compartí muchas horas de campo y se rieron de mis "argentinadas" como yo de sus "gallegadas".

A todos los voluntarios que me ayudaron en las campañas y fueron indispensables para que las cosas salgan bien: a Rocío Souto, Lula de Tommaso, Fannie Malet, Joaco Albisu, Gustavo Retamar, Cecilia Gómez, Elsa Asensio, Delia Ifrán, Clara Enrique, Julián Alvarado y Nahuel Tella Carrete. A Rocco, fiel compañero que me acompañó durante una campaña entera, recibiéndome con toda su alegría cuando llegaba a la casa.

A la gente de la EBD (Estación Biológica de Doñana), en especial a al Isa, Ricardo y David del LAST y a los "informáticos" (Jesús) que con sus conocimientos y paciencia han facilitado enormemente el desarrollo de esta tesis.

¡A los Puertas! esa familia hermosa que tanto me brindó. A Carmen y Mario por todo el cariño que me dieron y por el apoyo logístico y de corazón durante gran parte de la carrera y del doctorado. A Joaquín, por el aguante y el amor incondicional. Esta tesis tiene mucho de ustedes hermosas personas.

A toda la gente del campo de Bahía Blanca y sus alrededores, muchos con los que hablé quizás solo una vez pero que estuvieron de acuerdo en dejarme acceder a sus propiedades privadas para trabajar. Y a todos los que me ayudaron en las numerosas veces que quedé enterrada en el barro con la kangoo, mucha gente solidaria. ¡Qué lindo que es el campo argentino y su gente!

A Sergio Zalba que siempre estuvo presente para lo que necesitáramos durante las campañas.

A Sergio Lambertucci que me brindó un lugar los últimos meses de la tesis y aceptó ser mi director de postdoc. Gracias Sergio por contagiar el entusiasmo.

A los amigos/as de siempre que, valga la redundancia, siempre están, Clarita, Pablito, Juli, Cintia y Emi.

A Martin que, aunque no le gusten los agradecimientos, estuvo acompañando y aportando mucha energía.

Y finalmente a las lechucitas que, aunque no se enteren de los agradecimientos, son la parte esencial de esta tesis. Gracias y, ¡perdón por molestarlas tanto!

Capítulo 1: Introducción general **1**

1.1 La ecología en el contexto de la globalización actual 1

1.2 Colonización de medios urbanos por la avifauna 2

1.3 Las ciudades como puntos clave de investigación 6

1.3.1 Objetivos de la tesis 6

1.4 Especie de estudio 7

1.4.1 Descripción general 7

1.4.2 Distribución mundial y tendencias poblacionales 10

1.5 Área de estudio 10

1.6 Metodología general de trabajo 12

1.6.1 Localización de territorios e identificación de individuos 13

1.6.2 Captura de individuos y toma de muestras 15

1.6.3 Parámetros reproductivos 18

1.6.4 Riqueza y abundancia de depredadores 18

1.6.5 Miedo al hombre 19

1.7 Bibliografía 19

Capítulo 2: Conservación en medios urbanos: La liberación de depredadores permite a una especie generalista de pastizal prosperar en la ciudad **27**

2.1 Introducción 28

2.2 Materiales y métodos 30

2.2.1 Área de estudio y hábitats 30

2.2.2 Localización de las parejas reproductoras 31

2.2.3 Disponibilidad de hábitats 32

2.2.4 Selección del hábitat de reproducción y estimación de la densidad 34

2.2.5 Muestreo de depredadores 34

2.2.6 Parámetros reproductivos 36

2.3 Resultados 37

2.3.1 Distribución de parejas reproductoras entre hábitats y densidades de cría 37
2.3.2 Abundancia y riqueza de depredadores 40
2.3.3 Parámetros reproductivos 44
2.4 Discusión 45
2.4.1 Las ciudades como puntos calientes de conservación para las especies nativas 49
2.5 Bibliografía 51

Capítulo 3: Las relaciones entre el miedo al hombre, el estrés y la supervivencia de los individuos aportan un patrón no aleatorio de distribución de las aves en hábitats urbanos y rurales 60

3.1 Introducción 61
3.2 Materiales y métodos 65
3.2.1 Sistema de estudio y procedimientos de campo 65
3.2.2 Determinación de Corticosterona en pluma 67
3.2.3 Análisis estadístico 69
3.2.4 Análisis de supervivencia 69
3.3 Resultados 71
3.3.1 Miedo a los humanos y estrés 71
3.3.2 Estrés y supervivencia 73
3.4 Discusión 78
3.4.1 Perturbaciones humanas y estrés en aves urbanas y rurales 78
3.4.2 Estrés y supervivencia 83
3.5 Bibliografía 86

Capítulo 4: Consecuencias demográficas de la urbanización en aves 92

4.1 Introducción 92
4.2 Materiales y métodos 94

4.2.1 Área de estudio y procedimientos de campo 94
4.2.2 Análisis de supervivencia 95
4.2.3 Parámetros reproductivos 100
4.3 Resultados 101
4.3.1 Supervivencia de individuos adultos y jóvenes 101
4.3.2 Parámetros reproductivos 104
4.4 discusión 109
4.5 bibliografía 115
Capítulo 5: Conclusiones generales **121**
5.1 aportes de la tesis 121
5.2 Direcciones futuras 125
5.3 Bibliografía 126

Capítulo 1

Introducción general

1.1 La ecología en el contexto de la globalización actual

Los seres humanos han colonizado gran parte de los ecosistemas de la Tierra, lo que ha conllevado a una progresiva modificación de los ambientes naturales (Vitousek 1997). Entre las principales consecuencias del cambio global por causas antrópicas se encuentran las modificaciones en el uso del suelo, la alteración de los ciclos biogeoquímicos y la transformación de la biodiversidad, ya sea a través de la extinción de especies nativas como de la introducción de especies no nativas (McKinney 2006). De este modo, las actividades humanas generan un gran impacto sobre la superficie terrestre provocando transformaciones con consecuencias sobre el resto de los organismos vivientes. Estos nuevos escenarios, generados por los rápidos cambios ambientales, pueden ejercer una fuerte presión de selección para las especies sometidas a estos ambientes.

A través de un proceso de evolución contemporánea, algunas especies son capaces de adaptarse mediante la transformación gradual de los rasgos fenotípicos. En las aves por ejemplo, se han reportado cambios morfológicos en la forma del ala (Desrochers 2010) y del pico (Rolshausen *et al.* 2009), inducidos por los cambios antropogénicos como la fragmentación del hábitat y la alimentación suplementaria

respectivamente. De esta forma, las actividades humanas son las principales conductoras de los cambios microevolutivos, trayendo consecuencias ecológicas a corto plazo (Palkovacs *et al.* 2012, Alberti 2015). En este contexto, todavía no está claro cuáles son los mecanismos asociados al proceso de adaptación, cómo tampoco las consecuencias ecológicas implicadas. En un mundo cada vez más globalizado, la colonización de nuevos medios por especies no nativas ha sido facilitada en gran medida por el aumento en las vías de comunicación (Hulme 2009) lo que ha inducido a la dispersión de especies que colonizan y prosperan y que, muchas veces, alcanzan densidades más altas que en sus ambientes naturales, convirtiéndose en especies invasoras.

1.2 Colonización de medios urbanos por la avifauna

La urbanización del medio es un caso particularmente drástico de modificación del hábitat ya que supone un cambio radical en la estructura del mismo, así como en las presiones a las que deben enfrentarse los seres vivos que los ocupan (McKinney 2006). Actualmente, más de la mitad de la población humana (54%) vive en las ciudades, frente al 30% que lo hacía en 1950 (Figura 1.1) y se proyecta que la población mundial urbana alcanzará el 66% para el año 2050 (DESA 2015). Desde la perspectiva de la conservación de las especies, el proceso de urbanización representa un desafío, ya que se considera como una importante causa de pérdida de la biodiversidad (Mcdonald *et al.* 2008, Butchart *et al.* 2010, Dearborn & Kark 2010). En este sentido, las aves presentan una gran variabilidad en las respuestas a la modificación del ambiente, lo que las convierte en un buen modelo de estudio. Los medios urbanos proporcionan un hábitat novedoso que contempla cambios en la vegetación, riesgo de depredación, alimentación, competencia, clima y presencia humana (Marzluff 2016).

Esto ha generado una dicotomía en la cual la mayoría de las especies se ven afectadas negativamente (Chace & Walsh 2006), mientras que otras son capaces de adaptarse y explotar los recursos, prosperando exitosamente (Kark *et al.* 2007, Møller 2007) e incluso, llegando a ser exclusivamente urbanas, como es el caso del Gorrión Doméstico (*Passer domesticus*). Es así como las áreas urbanas proporcionan un hábitat con desafíos pero también con oportunidades para algunas especies.

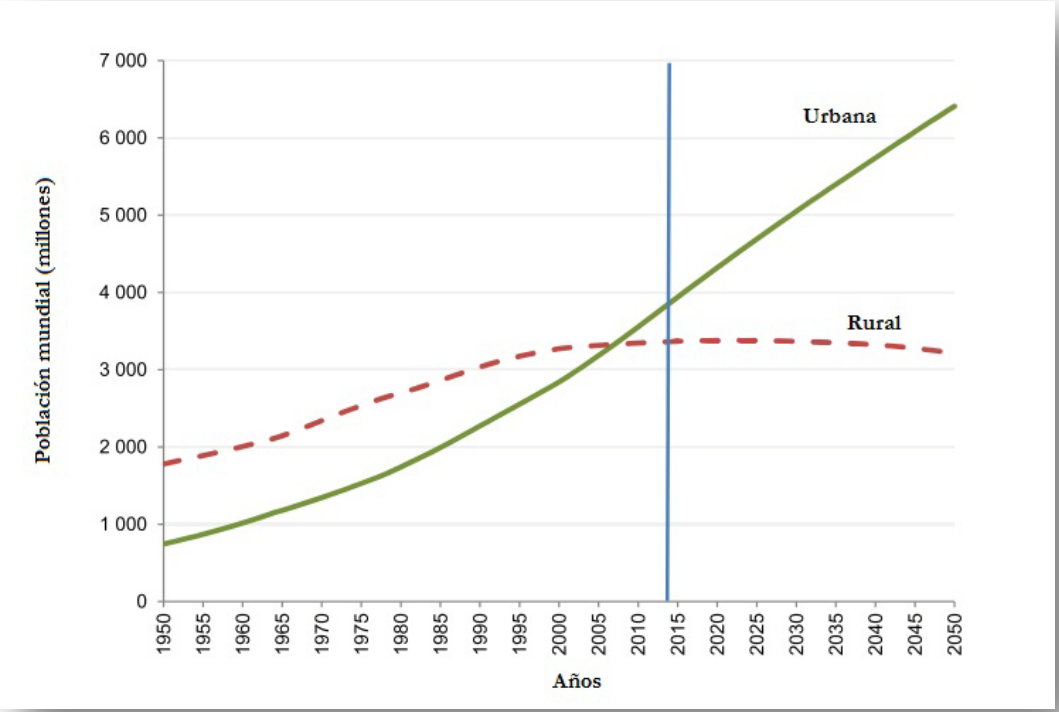


Figura 1.1: Crecimiento de la población mundial urbana y rural entre los años 1950 y 2050. Los datos representan la información disponible hasta 2014, año a partir del cual se utilizan proyecciones. Modificado de DESA 2015.

A pesar de que el estudio sobre la avifauna urbana ha recibido mucha atención y, aún hoy, se sigue generando numerosa bibliografía (Marzluff 2016) todavía no está claro cómo y por qué algunas especies son capaces de adaptarse a vivir en entornos urbanos (Chace & Walsh 2006). Entre las principales hipótesis de la adaptación exitosa de aves a medios urbanos se ha propuesto que las especies generalistas tienen mayor capacidad para hacer frente a la urbanización dada su gran tolerancia ambiental (Bonier *et al.* 2007; Kark *et al.* 2007). La plasticidad comportamental también ha sido una de las propuestas más frecuentes en este sentido (Sol *et al.* 2002, Yeh *et al.* 2004, Shochat *et al.* 2006). Por otra parte, el tamaño del cerebro de las aves podría ser un factor determinante de la colonización exitosa, de manera que las especies con cerebros relativamente más grandes tendrían una mayor capacidad de adaptación (Lefebvre *et al.* 2004, Sol *et al.* 2005, Maklakov *et al.* 2011). Sin embargo, la combinación de múltiples rasgos como la dieta, el riesgo de depredación y la selección de hábitat de reproducción podrían ser la clave para una colonización exitosa (Kark *et al.* 2007).

Por otra parte los rasgos específicos que proporcionan un éxito en ambientes urbanos, también abarcan la variabilidad interindividual (Carrete & Tella 2011) por la que algunos individuos con personalidades más audaces son capaces de adaptarse, mientras que otros con personalidades menos propensas a explorar los recursos novedosos permanecen en áreas alejadas de la ciudad (Groothuis & Carere 2004, Bókoni *et al.* 2012). En este sentido, estudios recientes sugieren que el miedo al hombre impide a la mayoría de las especies invadir las ciudades. Sin embargo, aquellas que cuentan con poblaciones rurales con alta variabilidad interindividual en este comportamiento, son capaces de colonizar los medios urbanos ya que cuentan con individuos confiados que pueden invadir áreas urbanizadas e individuos más tímidos que permanecen en las zonas rurales (Møller 2008, 2009, 2010, Carrete & Tella 2011). Además, este comportamiento de miedo al

hombre es muy repetible a lo largo de la vida de los individuos (repetitividad ~0.8; Carrete & Tella 2010), apoyando la idea de que las diferencias observadas en el miedo al hombre entre poblaciones urbanas y rurales es debida a un proceso de selección de individuos tolerantes y no a cambios producidos como consecuencia de la habituación (Rodríguez-Prieto *et al.* 2009). Más aún, cuando se analiza la semejanza padres-hijos en este comportamiento, se observa que además presenta una heredabilidad relativamente elevada (Carrete *et al.* 2016), lo cual contribuiría a reforzar las diferencias poblaciones.

Además de comprender el mecanismo que subyace a la invasión de medios urbanos, cabe preguntarse cuál es la causa que la promueve, así como costos y beneficios para los individuos. Los cambios en la comunidad de depredadores han sido considerados tanto desafíos, ligados principalmente al impacto que generan los gatos domésticos (Sims *et al.* 2008, 2013, Loss *et al.* 2013), cómo oportunidades, en las que las ciudades actúan como refugios ante los depredadores, lo cuales son menos abundantes en medios urbanos (Jokimäki *et al.* 2005, Stracey & Robinson 2012, Diaz *et al.* 2013). En esta misma línea, se han reportado diferencias en el rendimiento reproductivo en ambientes urbanos, donde los parámetros pueden ser superiores o inferiores que en los hábitats naturales (Chace & Walsh 2006). Por otra parte la disponibilidad de alimento ha sido considerada como una oportunidad para las especies que se adaptan a entornos urbanos, ya que estos medios podrían funcionar como sitios de alimentación suplementaria (Chamberlain *et al.* 2009). En este sentido, los procesos de selección de hábitat para nidificar y los balances demográficos que se obtengan en estos núcleos podrían explicar si estos hábitats tan particulares actúan como fuentes o sumideros para la población en su conjunto (Pimm *et al.* 1988) o si la ocupación diferencial de los mismos genera presiones selectivas y dinámicas poblacionales diferentes entre hábitats (Carrete & Tella 2010, van Doorn *et al.* 2009).

1.3 Las ciudades como puntos clave de investigación

Por lo antes expuesto, las ciudades constituyen un escenario único para los biólogos evolutivos a la hora de estudiar los mecanismos específicos que favorecen la colonización diferencial de nuevos nichos (Diamond 1986). Para ello, los estudios a largo plazo de poblaciones que habitan ambientes urbanizados son fundamentales para analizar los procesos microevolutivos contemporáneos. En este sentido el marcaje de individuos mediante el anillamiento y, su posterior seguimiento e identificación a distancia, permiten evaluar las potenciales diferencias de parámetros demográficos como la supervivencia, productividad y dispersión como también el comportamiento, fisiología y genética de las subpoblaciones en ambos hábitats. Poder obtener estimaciones fiables de estos parámetros exige un esfuerzo de muestreo considerable, pero los resultados obtenidos de este tipo de sistema de estudio pueden proporcionar información sobre los mecanismos actuantes, como también dilucidar patrones a través del seguimiento anual de la población en su conjunto.

1.3.1 Objetivos de la tesis

El objetivo general de esta tesis es evaluar los costos y beneficios asociados al proceso de urbanización de la fauna, utilizando como modelo de estudio a la Lechucita de las Vizcacheras (*Athene cunicularia*), una especie de pastizal ampliamente distribuida en el continente americano y muy abundante en Argentina que habita tanto ambientes naturales como urbanizados. Para alcanzar este objetivo general, se plantean los siguientes objetivos particulares:

1) Analizar la selección de hábitat de reproducción de la Lechucita de las Vizcacheras, en particular las causas que subyacen a la selección diferencial entre ambientes rurales y urbanos.

2) Evaluar las consecuencias de la urbanización en términos de estrés individual, comportamiento y supervivencia en individuos adultos de la especie.

3) Analizar las consecuencias de la ocupación de los medios urbanos en términos demográficos, teniendo en cuenta las posibles diferencias en parámetros como la supervivencia y la reproducción de los individuos en hábitats urbanos y rurales.

1.4 Especie de estudio

1.4.1 Descripción general

La Lechucita de las Vizcacheras (Molina 1782) es una pequeña especie de ave rapaz de la familia Strigidae que utiliza para nidificar agujeros excavados por mamíferos (mayormente vizcachas *Lagostomus maximus* o perritos de las praderas (*Cynomys ludovicianus*); (Machicote *et al.* 2004) o por ellas mismas. Es una especie de hábitos diurnos (Carrete & Tella 2013), que se alimenta principalmente de insectos y pequeños mamíferos (Cavalli *et al.* 2014), aunque al tratarse de una especie generalista (Cavalli *et al.* 2014, York *et al.* 2002) también incorpora a su alimentación aves, anfibios y reptiles (de Tomasso *et al.* 2009).

Los adultos presentan diferencias sexuales en el patrón de coloración del plumaje que los hace fácilmente identificables a simple vista (Martin 1973, Plumpton & Lutz 1994, Carrete & Tella 2010, Baladrón *et al.* 2015). Por lo general, la hembra es más oscura que el macho (Figura 1.2) y presenta un barreado más pronunciado en el pecho (Martin 1973, observaciones personales). El macho, en cambio, es más claro y presenta una barreado más difuso en el pecho (Martin 1973, Haug *et al.* 1993).

Figura 1.2: Hembra (izquierda) y macho (derecha) adultos de Lechucita de las Vizcacheras (*Athene cunicularia*) posados a la entrada de una madriguera. Foto: Rocío Souto.

Durante la época reproductiva, que se extiende desde mediados de octubre hasta mediados de febrero, es común encontrar a las parejas próximas a la entrada de las madrigueras o a los individuos posados en zonas cercanas, en postes de alambrados, postes de luz o arbustos pequeños (Figura 1.3).

Se trata de una especie socialmente monógama y, si bien se han encontrado eventos de paternidad extra pareja y parasitismo de cría intra específico, las frecuencias con las que aparecen estos comportamientos son tan bajas que también se la considera una especie genéticamente monógama (Rodriguez-Martínez *et al.* 2014).

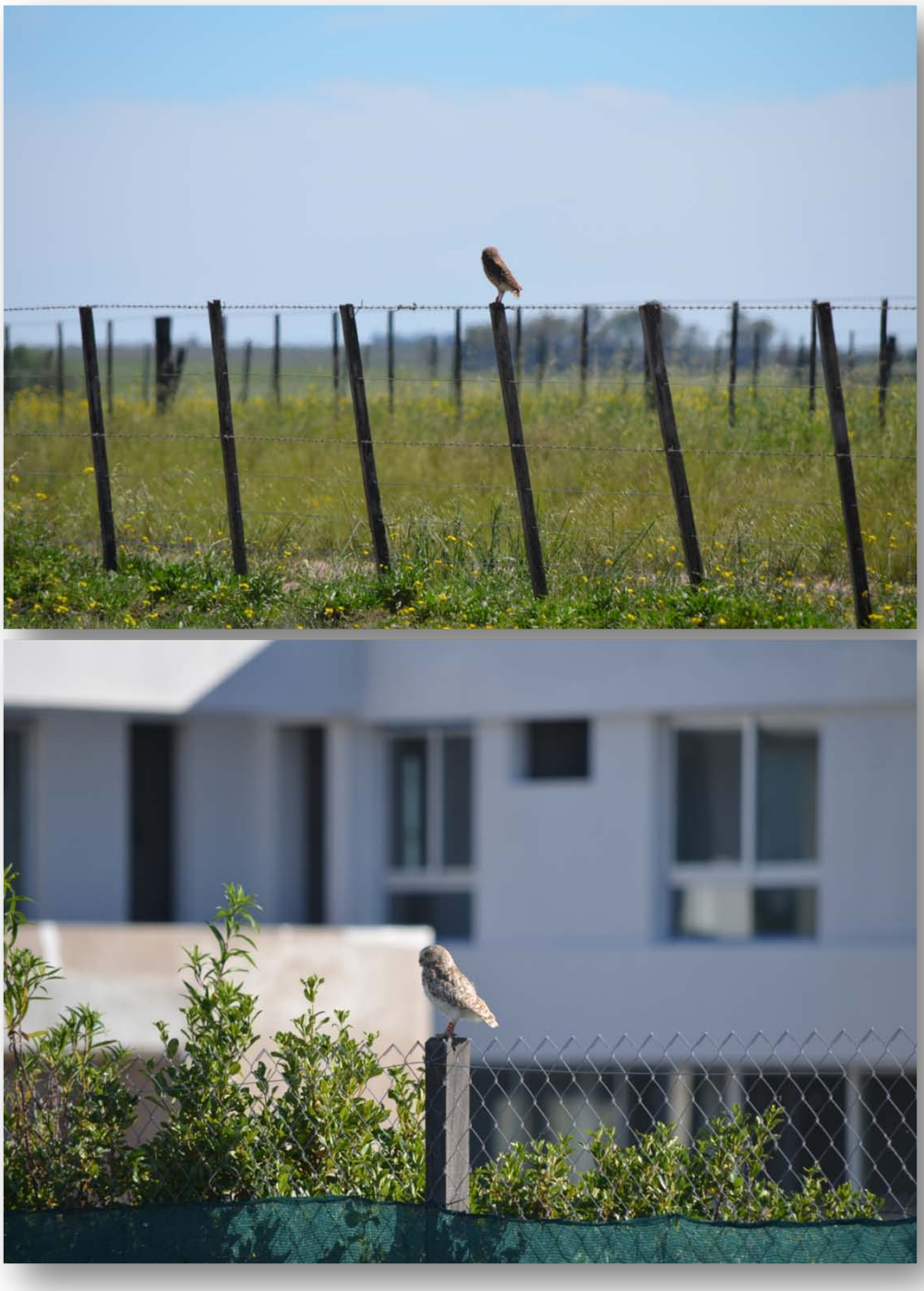


Figura 1.3: Lechucita de las Vizcacheras posada en postes de alambrados en ambientes rurales (arriba) y urbanos (abajo) del área de estudio. Fotos: Natalia Rebolo

1.4.2 Distribución mundial y tendencias poblacionales

La Lechucita de las Vizcacheras se encuentra ampliamente distribuida a lo largo de todo el continente americano donde se reconocen varias subespecies que se diferencian por el patrón de coloración del plumaje, tamaño, aislación geográfica y patrones de migración (Haug *et al.* 1993, Clark *et al.*1978, Peters 1940, Baladrón *et al.* 2015).

A lo largo de su distribución presenta marcadas diferencias en sus tendencias poblacionales. En el hemisferio norte, la transformación de los pastizales sumada al uso de pesticidas parece estar determinando una declinación poblacional (Clayton & Schmutz 1999, Gervais *et al.* 2000). En Sudamérica, por el contrario, es relativamente común en zonas de pastizal con distintos grados de transformación (Machicote *et al.* 2004) y, desde hace algunos años, en las urbanizaciones periféricas de algunas grandes ciudades (Carrete & Tella 2010, Cavalli *et al.* 2014). Estos nuevos hábitats, con balances demográficos potencialmente diferentes, podrían constituir lugares alternativos de asentamiento en zonas donde el hábitat natural de la especie ha desaparecido. La abundancia, tanto en medios naturales como recientemente urbanizados, junto con su facilidad de captura y de seguimiento, al ser de hábitos diurnos, hace de esta especie un buen modelo para el estudio de la adaptación de aves a medios urbanos.

1.5 Área de estudio

El trabajo de campo se realizó en la Provincia de Buenos Aires, teniendo como centro de área de estudio el partido de Bahía Blanca (38°42′ S, 62°16′ O) pero también incluyó parte de los partidos de: Villarino (38°49′ S, 62°42′ O), Tornquist (38°06′ S, 62°13 O), Puan (37°33′ S, 67°36′ O) y Coronel Rosales (38°52′, 62°05′ O). Los muestreos se realizaron tanto en las zonas rurales de los partido mencionados

como en las urbanizaciones de la ciudad de Bahía Blanca (Figura 1.4). Esta ciudad se localiza sobre la costa Atlántica argentina, al sur de la llanura pampeana, en el ecotono entre el pastizal y el espinal (Cabrera 1976). Se trata de una ciudad relativamente reciente, que cuenta con poco más de ciento ochenta años desde su fundación. La población en el año 2010 era de 300 mil habitantes (INDEC 2010) y se estima que para el año 2020 la población será de aproximadamente 344 mil habitantes (DESA 2015), constituyendo una de las principales ciudades de Argentina en cuanto a densidad poblacional.

En el área de estudio, las lechuzas habitan tanto en ambientes rurales como en sitios urbanizados. El hábitat rural está compuesto principalmente por grandes campos destinados a la ganadería y agricultura y muchos de ellos se encuentran en estado seminatural, constituyendo el hábitat más semejante al hábitat nativo de la especie. La especie se reproduce tanto en pastizales naturales como en campos abandonados, cultivos o áreas fuertemente pastoreadas por su uso ganadero así como en ambientes totalmente urbanizados, donde la presencia humana es elevada comparada con la observada en el medio rural. En este último, la cantidad de habitantes es muy baja y las actividades humanas se limitan al cuidado de los campos agrícolas y ganaderos. No existe una clara interface entre ambos hábitats, ya que las zonas rurales limitan con los ambientes urbanizados.

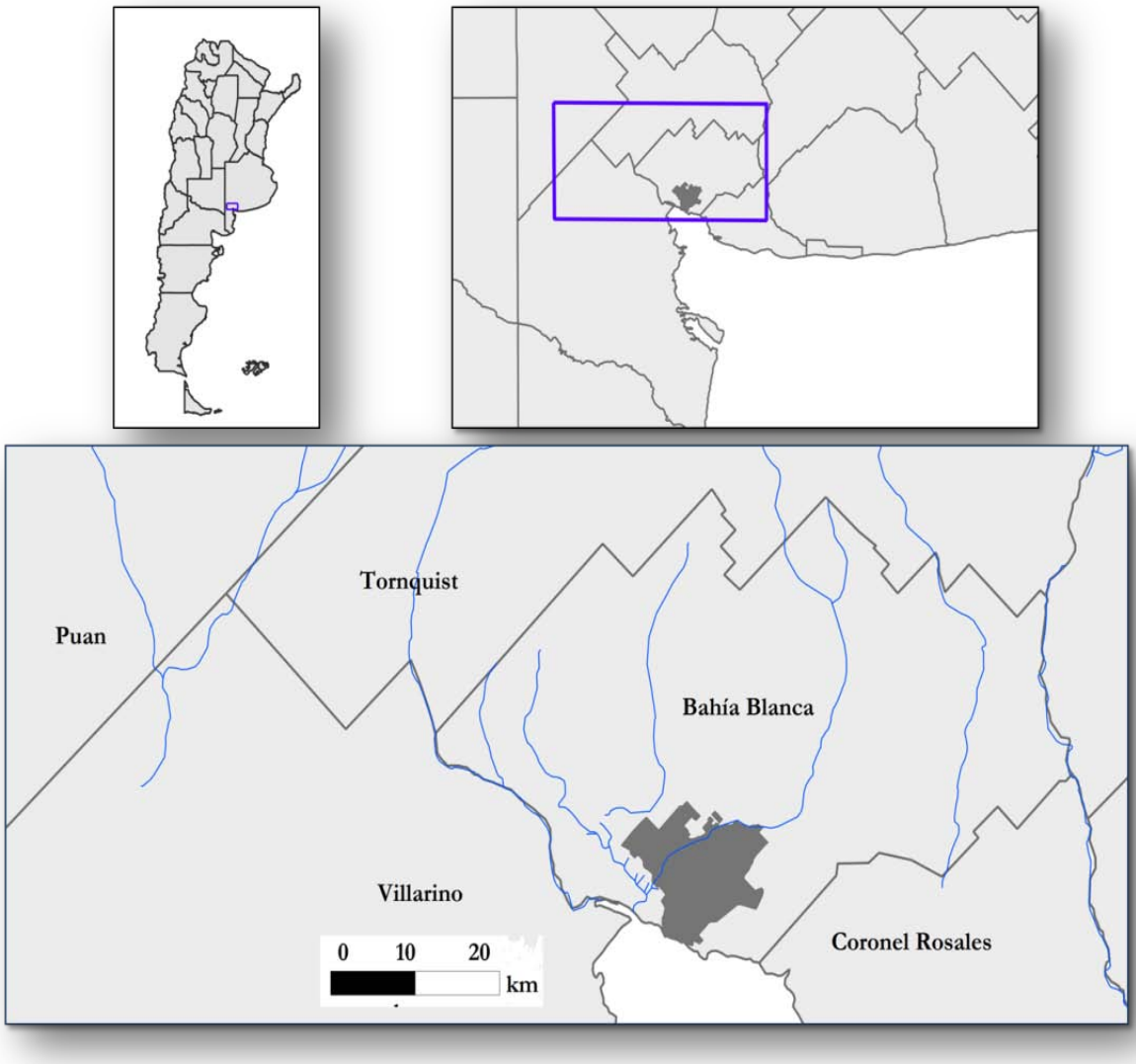


Figura 1.4: Ubicación geográfica del área de estudio. El casco urbano de la ciudad de Bahía Blanca se muestra en gris oscuro.

1.6 METODOLOGÍA GENERAL DE TRABAJO

En este apartado se detalla el trabajo de muestreo general realizado durante esta tesis. La metodología específica para desarrollar cada uno de los objetivos se explicará detalladamente en cada capítulo.

Para el desarrollo de esta tesis se utilizaron datos de las campañas reproductivas comprendidas entre los años 2006 y 2015.

1.6.1 Localización de territorios e identificación de individuos

Al comenzar cada temporada reproductiva, a mediados de octubre, se procedió a realizar una búsqueda intensiva de las parejas reproductoras. Para ello, se recorrió en un vehículo los caminos transitables de las zonas rurales y las calles y caminos de las zonas urbanas del área de estudio (Figura 1.5). La búsqueda de las parejas se realizó mediante binoculares y cada vez que se visualizó al menos un individuo se detuvo el vehículo y se localizó el nido de cada pareja. Los nidos fueron marcados mediante GPS para su futura localización. Una vez localizado el nido, se identificaron tanto al macho como a la hembra, y se constató la presencia de individuos anillados. En estos casos, se procedió a la lectura de los anillos (ver apartado 1.6.2) con un telescopio (Swarovsky ATX, 30-70x95mm).

Para cada nido, se caracterizó el hábitat en el que se encontraba, teniendo en cuenta las siguientes categorías: 1) pastizales naturales o seminaturales (pastizales similares al ecosistema prístino de la región), 2) pastizales pastados (pastizales naturales o seminaturales utilizados para el pastoreo de ganado), 3) cultivos (principalmente trigo, cebada y sorgo), 4) pastizales en regeneración (tierras de cultivo abandonadas con una regeneración avanzada del pastizal) y 5) pastizales en regeneración pastados (como el anterior, pero pastados por el ganado) y hábitats urbanos (espacios verdes de la ciudad donde la presencia humana es constante).

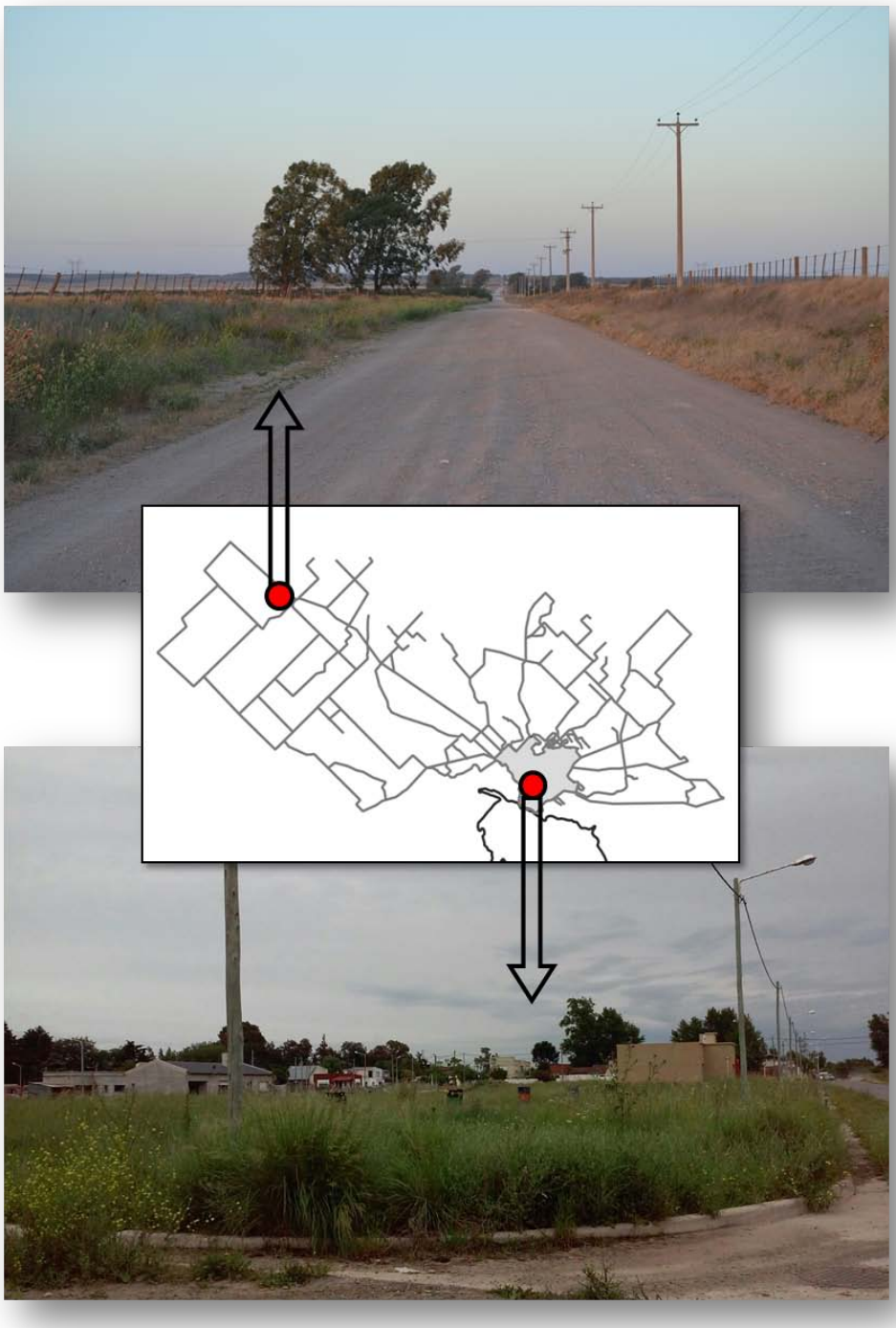


Figura 1.5: Esquema de los caminos rurales transitados y de la ciudad de Bahía Blanca (centro) y fotografías de caminos rurales (arriba) y urbanos (abajo). Fotos: Natalia Rebolo

1.6.2 Captura de individuos y toma de muestras

Para la captura de individuos, se utilizaron dos tipos de trampas diferentes. Las alfombras de lazos consisten en una malla metálica cuadriculada, de forma rectangular recubiertas de lazos de tanza (Figura 1.6). Estas trampas se colocan en la entrada de las madrigueras, de manera que, cuando el animal entra o sale de la madriguera, queda atrapado por sus patas.

Además de las alfombras también se emplearon trampas cepo-malla para la captura de individuos. Las mismas consisten en dos semicircunferencias de alambre de acero a las cuales se les fija una red de malla de hilo. Estas trampas se activan cuando los individuos atacan a un ratón que se encuentra dentro de una pequeña jaula (Figura 1.6). Ambas técnicas demostraron ser inocuas para la supervivencia y el comportamiento de los individuos.

Luego de la captura, tanto de individuos adultos como de juveniles, se tomaron las siguientes medidas morfométricas: peso (en gramos), largo del ala (en centímetros), largo del tarso (en centímetros), y largo de la cola (en centímetros). Además, se tomó una muestra de sangre de la vena braquial para su posterior análisis en el laboratorio mediante sexado molecular. Todos los individuos fueron anillados antes de su liberación, con anillos de pvc de colores, grabados con un código alfanumérico de dos dígitos (Figura 1.7) que permitía su lectura mediante un telescopio a distancia.

Figura 1.6: Alfombras de lazos (arriba) y cepo-malla (abajo) utilizados para la captura de Lechucitas de las Vizcacheras. Fotos: Álvaro Luna y Antonio Palma.

Figura 1.7: Lechucitas de las Vizcacheras anilladas. En la foto superior se aprecia el código alfanumérico de los anillos utilizados. En la foto inferior se observan los anillos de individuos sueltos. Fotos: Natalia Rebolo

Tanto los métodos de captura, como el anillamiento de las Lechucitas de las Vizcacheras se realizaron bajo los permisos correspondientes y siguiendo los protocolos aprobados por la Dirección de Flora y Fauna de la Provincia de Buenos Aires, el Comité de Ética del CSIC (CEBA-EBD-11-28) y con la aprobación de los dueños de las propiedades privadas.

1.6.3 Parámetros reproductivos

Para la toma de datos de reproducción, se recorrieron todos los nidos activos y se contabilizó el número de pichones volantones por nido. Estos datos fueron analizados posteriormente tanto a nivel poblacional como individual para evaluar el éxito reproductivo (probabilidad de que la pareja se reprodujera con éxito) y la productividad (número de juveniles por pareja reproductora). Debido a que la especie nidifica en madrigueras de difícil acceso, no fue posible observar el interior de las mismas por lo que no se cuenta con los datos del tamaño de puesta y del número de pichones que eclosionaron. Sin embargo el número de juveniles que llegan a volar al final de la temporada reproductiva es una medida de productividad frecuentemente utilizada (Rodewald & Shustack 2008, Chamberlain *et al*. 2009). El intento reproductivo, es decir, la puesta de huevos fue asumida en todas las parejas que permanecieron juntas y en cercanías de la madriguera durante todo el período reproductivo.

1.6.4 Riqueza y abundancia de depredadores

Las estimaciones de riqueza y abundancia de depredadores se realizaron utilizando los datos colectados durante todas las visitas a los territorios, tanto durante la búsqueda de nidos como durante las sesiones de captura de individuos. En cada caso, se identificó la presencia de todos los potenciales depredadores aéreos y terrestres de la especie, registrándose tanto las especies como el número de individuos presentes. La estimación de la riqueza se realizó considerando el número total de especies mientras que la de abundancia fue realizada teniendo en cuenta el número de individuos registrados por hora.

1.6.5 Miedo al hombre

Se midió el miedo al hombre de todos los individuos reproductores como la distancia lineal a la que un individuo huye cuando se aproxima una persona (distancia de huída, FID: fligh iniciation distance, en inglés). La FID es una medida ampliamente utilizada para evaluar el riesgo que está dispuesto a tomar el individuo frente a una potencial amenaza. Ha sido considerada como una medida de respuesta antidepredatoria (Blumstein 2006) y se utiliza para registrar el grado de miedo al hombre (Carrete y Tella 2011). Esta medida se obtuvo tanto para los individuos anillados como para los que no lo estaban. El miedo al hombre se mide aproximándose a un individuo siguiendo una trayectoria lineal, sin objetos que impidan la correcta visibilidad del investigador, y caminando a una velocidad constante de aproximadamente 1m/segundo. La distancia a la que el individuo emprende el vuelo se estima mediante pasos para distancias menores a 10 m, o utilizando un prismático con telémetro laser para distancias superiores (Leica Geovid, 10x42).

1.7 Bibliografía

Alberti M (2015). Eco-evolutionary dynamics in an urbanizing planet. Trends in ecology & evolution, 30:114-126.

Baladrón AV, Cavalli M, Isacch JP, Bó MS & Madrid E (2015). Body Size and Sexual Dimorphism in the Southernmost Subspecies of the Burrowing Owl (*Athene cunicularia cunicularia*). Journal of Raptor Research, 49:479-485.

Blumstein DT (2006). Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds Animal Behaviour, 71:389-399.

Bókony V, Kulcsár A, Tóth Z & Liker A (2012). Personality traits and behavioral syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (*Passer domesticus*). PLoS One, 7: e36639.

Bonier F, Martin PR & Wingfield JC (2007). Urban birds have broader environmental tolerance. Biology letters, 3: 670-673.

Butchart SHM, Walpole M, Collen B, van Strien A, Scharlemann JPW, Almond RE, Baillie JE, Bomhard B, Brown C, Bruno J, Carpenter KE, Carr GM, Chanson J, Chenery AM, Csirke J, Davidson NC, Dentener F, Foster M, Galli A, Galloway JN, Genovesi P, Gregory RD, Hockings M, Kapos V, Lamarque JF, Leverington F, Loh J, McGeoch MA, McRae L, Minasyan A, Hernández Morcillo M, Oldfield TE, Pauly D, Quader S, Revenga C, Sauer JR, Skolnik B, Spear D, Stanwell-Smith D, Stuart SN, Symes A, Tierney M, Tyrrell TD, Vié JC, Watson R (2010). Global biodiversity: indicators of recent declines. Science, 328:1164-1168.

Cabrera A (1976) Regiones fitogeográficas Argentinas. Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería, Acme, Buenos Aires, Argentina.

Carrete M & Tella JL (2010). Individual consistency in flight initiation distances in burrowing owls: a new hypothesis on disturbance-induced habitat selection. Biology Letters, 6:167-170.

Carrete M & Tella JL (2011). Inter-individual variability in fear of humans and relative brain size of the species are related to contemporary urban invasion in birds. Plos One, 6: e18859.

Carrete M & Tella JL (2013). High individual consistency in fear of humans throughout the adult lifespan of rural and urban burrowing owls. Scientific Reports, 3:3524.

Carrete M, Martínez-Padilla J, Rodríguez-Martínez S, Rebolo-Ifrán N, Palma A & Tella JL (2016). Heritability of fear of humans in urban and rural populations of a bird species. Scientific reports, 6: 31060.

Cavalli M, Baladrón AV, Isacch JP, Martínez G & Bó MS (2014). Prey selection and food habits of breeding Burrowing Owls (*Athene cunicularia*) in natural and modified habitats of Argentine pampas. Emu, 114:184-188.

Chace JF & Walsh JJ (2006). Urban effects on native avifauna: a review. Landscape and Urban Planning, 74:46-49.

Chamberlain DE, Cannon AR, Toms MP, Leech DI, Hatchwell BJ & Gaston KJ (2009). Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. Ibis, 151:1-18.

Chamberlain, D. E., Cannon, A. R., Toms, M. P., Leech, D. I., Hatchwell, B. J., & Gaston, K. J. (2009). Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. Ibis, 151:1-18.

Clark RJ, Smith DG & Kelso LH (1978). Working bibliography of owls of the world. National Wildlife Rederation Scientific Technical Series No.1, Washington, D.C

Clergeau P, Savard JPL, Mennechez G & Falardeau G (1998). Bird abundance and diversity along an urban– rural gradient: a comparative study between two cities on different continents. Condor 100:413–425.

de Tommaso DC, Callicó Fortunato RG, Teta P & Pereira JA (2009). Dieta de la Lechucita Vizcachera (*Athene cunicularia*) en dos áreas con diferente uso de la tierra en el centro-sur de la provincia de La Pampa, Argentina. Hornero, 24:87-93.

Dearborn DC & Kark S (2010). Motivations for Conserving Urban Biodiversity. Conservation Biology, 24:432-440.

DESA (2015) Department of Economic and Social Affairs, Population Division. United Nations. World Urbanization Prospects: The 2014 Revision.

Desrochers A (2010). Morphological response of songbirds to 100 years of landscape change in North America. Ecology 91:1577–1582.

Diamond JM (1986). Natural selection: Rapid evolution of urban birds. Nature, 324:107-108

Diaz M, Møller AP, Flensted-Jensen E, Grim T, Ibáñez-Álamo JD, Jokimäki J, Markó G & Tryjanowski P (2013). The geography of fear: a latitudinal gradient in anti-predator escape distances of birds across Europe. Plos One 8:e64634.

Dingemanse NJ, Edelaar P & Kempenaer B (2010). Why is there variation in baseline glucocorticoid levels?. Trends in Ecology & Evolution, 25:261-262.

Evans KL, Chamberlain, DE, Hatchwell, BJ, Gregory RD & Gaston KJ (2011). What makes an urban bird?. Global Change Biology, 17: 32-44.

Gervais JA, Rosenberg DK, Fry DM, Trulio L & Sturm KK (2000). Burrowing owls and agricultural pesticides: evaluation of residues and risks for three populations in California, USA. Environmental Toxicology and Chemistry, 19:337-343.

Groothuis TG & Carere C (2005). Avian personalities: characterization and epigenesis. Neuroscience & Biobehavioral Reviews, 29:137-150.

Haug EA, Millsap BA & Martell MS (1993). Burrowing Owl (*Athene cunicularia*). In A. Poole and F. Gill [EDS.], The birds of North America, No. 61. The Academy of Natural Sciences, Philadelphia, PA and the American Ornithologists' Union, Washington, DC U.S.A.

Hulme PE (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. Journal of applied ecology, 46:10-18.

INDEC (2010). Instituto Nacional de Estadística y Censos. República Argentina. Censo 2010. http://www.censo2010.indec.gov.ar.

Jokimäki J, Kaisanlahti-Jokimäki ML, Sorace A, FernándezJuricic E, Rodríguez Prieto I & Dolores MD (2005). Evaluation of the "safe nesting zone" hypothesisacross an urban gradient: a multiscale study. Ecography, 28: 59–70.

Kark S, Iwaniuk A, Schalimtzek A & Banker E (2007). Living in the city: can anyone become an 'urban exploiter'?. Journal of Biogeography, 34:638-651.

Lefebvre L, Reader SM & Sol D (2004). Brains, innovations and evolution in birds and primates. Brain, Behavior and Evolution, 63: 233-246.

Loss SR, Will T & Marra PP (2013). The impact of free-ranging domestic cats on wildlife of the United States. Nature communications, 4:1396.

Machicote M, Branch L & Villarreal D (2004). Burrowing owls and burrowing mammals: are ecosystem engineers interchangeable as facilitators? Oikos, 106:527-535.

Maklakov AA, Immler S, Gonzalez-Voyer A, Rönn,J & Kolm N (2011). Brains and the city: big-brained passerine birds succeed in urban environments. Biology Letters, 7:730-732.

Martin DJ (1973). Selected aspects of burrowing owl ecology and behavior. Condor, 75:446-456.

Mcdonald RI, Kareiva P, Forman RTT (2008). The implications of current and future urbanization for global protected areas and biodiversity conservation. Biological Conservation, 141: 1695–1703.

McKinney ML (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. Biological Conservation, 127: 247-270.

Møller AP (2009). Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. Oecologia, 159:849-858.

Møller AP (2009). Successful city dwellers: a comparative study of the ecological characteristics of urban birds in the Western Palearctic. Oecologia, 159: 849-858.

Møller AP (2008). Flight distance of urban birds, predation, and selection for urban life. Behavioral Ecology and Sociobiology, 63: 63.

Møller AP (2010). Interspecific variation in fear responses predicts urbanization in birds. Behavioral Ecology, arp199.

Møller A (2010). The fitness benefit of association with humans: elevated success of birds breeding indoors. Behavioral Ecology,21: 913-918.

Palkovacs EP, Kinnison MT, Correa C, Dalton CM & Hendry AP (2012). Fates beyond traits: ecological consequences of human-induced trait change. Evolutionary Applications, 5:183-191.

Peters JL (1940). Checklist of birds of the world. Vol. IV (Cuculiformes, KStrigiformes, Apodiformes). Harvard Univ. Press, Cambridge, MA.

Pimm SL, Jones HL & Diamond JM (1988). On the risk of extinction. American Naturalist, 132:757-785.

Plumpton DL & Lutz RS (1994). Sexual size dimorphism, mate choice, and productivity of Burrowing Owls. Auk, 111:724-727.

Rodewald AD & Shustack DP (2008). Consumer resource matching in urbanizing landscapes: are synanthropic species over-matching. Ecology, 89:515-521.

Rodriguez-Martínez S, Carrete M, Roques S, Rebolo-Ifrán N & Tella JL (2014). High urban breeding densities do not disrupt genetic monogamy in a bird species. PloS one, 9:91314.

Rodriguez-Prieto I, Fernández-Juricic E, Martín J & Regis Y. (2009). Antipredator behavior in blackbirds: habituation complements risk allocation. Behavioral Ecology, 20:371-377.

Rolshausen G, Segelbacher G, Hobson KA & Schaefer HM (2009). Contemporary evolution of reproductive isolation and phenotypic divergence in sympatry along a migratory divide. Current Biology, 19:2097-2101.

Sarasola JH, Negro JJ, Bechard MJ & Lanusse A (2011). Not as similar as thought: sexual dichromatism in Chimango Caracaras is expressed in the exposed skin but not in the plumage. Journal of Ornithology, 152: 473–479.

Shochat E, Warren PS, Faeth SH, McIntyre NE & Hope D (2006). From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. Trends in ecology & evolution, 21:186-191.

Sims, V., Evans, K. L., Newson, S. E., Tratalos, J. A., & Gaston, K. J. (2008). Avian assemblage structure and domestic cat densities in urban environments. Diversity and Distributions, 14:387-399.

Sol D, Timmermans S & Lefebvre L (2002). Behavioural flexibility and invasion success in birds. Animal Behaviour, 63:495-502.

Sol D, Duncan RP, Blackburn TM, Cassey P & Lefebvre L. (2005). Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. Proceedings of the National Academy of Sciences of USA, 102:5460-5465.

Stracey CM & Robinson SK (2012). Are urban habitats ecological traps for a native songbird? Season-long productivity, apparent survival, and site fidelity in urban and rural habitats. Journal of Avian Biology 43:50-60.

Tisdale H (1942). The process of urbanization. Social Forces, 311-316.

Van Doorn, GS, Edelaar P & Weissing FJ (2009). On the origin of species by natural and sexual selection. Science, 326:1704-1707.

Vitousek PM, Mooney HA, Lubchenco J & Melillo JM (1997). Human domination of Earth's ecosystems. Science, 277(5325), 494-499.

Yeh PJ & Price TD (2004). Adaptive phenotypic plasticity and the successful colonization of a novel environment. American Naturalist, 164:531-542.

York M, Rosenberg DK & Sturm KK (2002). Diet and food-niche breadth of Burrowing Owls (*Athene cunicularia*) in the Imperial Valley, California. Western North American Naturalist, 62:280–287.

CAPÍTULO 2

CONSERVACIÓN EN MEDIOS URBANOS: LA LIBERACIÓN DE DEPREDADORES PERMITE A UNA ESPECIE GENERALISTA DE PASTIZAL PROSPERAR EN LA CIUDAD*

*Rebolo-Ifrán N, Tella JL & Carrete M (segunda revisión). Urban conservation hotspots: predation release allows the grassland-specialist burrowing owl to perform better in the city. Scientific Report.

2.1 INTRODUCCIÓN

Los seres humanos han transformado los patrones y procesos ecosistémicos en la mayor parte de la superficie terrestre (Ellis *et al.* 2010). Entre los años 1700 y 2000, se produjo una transición crítica de los ecosistemas, pasando de un estado mayormente silvestre hacia uno dominado por los cambios de origen antropogénico (Ellis *et al.* 2010). Dado que hay muchos ejemplos de especies que ocupan, e incluso proliferan, en ambientes con distintos grado de alteración (Burhans & Thompson 2006, Shochat *et al.* 2006), existe un creciente interés en el estudio de los factores que subyacen a la colonización y establecimiento de especies en nuevos hábitats (Møller *et al.* 2015, Sol *et al.* 2013), así como a los cambios en las preferencias de hábitat que muestran muchas especies como respuesta a la modificación humana del medio.

Los cambios en los procesos de selección de hábitat pueden estar implicados en el uso preferencial de nuevos hábitats de origen humano o bien en su evasión. La selección de hábitat se define como el proceso por el cual un animal elige entre los hábitats uno en particular donde asentarse, y se mide como su uso particular respecto al total disponible (Clark & Shutler 1999, Jones 2001, Dittmar *et al.* 2014). Este último punto es importante, ya que la disponibilidad de hábitat puede afectar la fuerza de la selección, de manera tal que cuando un hábitat se vuelve raro, la selección podría ser más fuerte que cuando es común (Osko *et al.* 2004, Godvik *et al.* 2009). Para las especies que pueden utilizar una amplia gama de hábitats, la cuantificación de la selección del hábitat es particularmente difícil ya que los cambios espaciales y temporales en la abundancia de recursos o presiones ecológicas pueden dar lugar a cambios en las preferencias de selección, lo cual afecta a la robustez de los modelos. Sin embargo, la comprensión de la compleja interacción y dinámica entre la presencia de especies y los patrones de hábitat es

esencial para predecir y gestionar las respuestas de las especies a los cambios ambientales tanto naturales como de origen humano.

Además de los recursos críticos tradicionales como los sitios de alimentación y de nidificación (Clark & Shutler 1999, Wolfe *et al.* 2014), el riesgo de depredación puede ser un determinante importante que afecte a los individuos durante el proceso de selección de hábitat (Fontaine & Martin 2006, Forsman *et al.* 2013, Ahnesjo & Forsman 2006). La presencia y abundancia de los depredadores puede ser diferente dependiendo del tipo de hábitat que se considere (Carrete *et al.* 2009), por lo que la variabilidad en el riesgo de depredación puede crear "paisajes de miedo" heterogéneos, que podrían ser importantes durante el proceso de selección de hábitat (Laundre *et al.* 2014). En este sentido, debido a que los depredadores tienden a ser más sensibles que sus presas a los cambios en el hábitat y a las perturbaciones humanas, algunas especies podrían beneficiarse de la transformación de los hábitats a través de la liberación de depredadores y, como consecuencia, seleccionar positivamente ambientes modificados por el hombre (Berger 2007, Leighton *et al.* 2010, Muhly *et al.* 2011, Shannon *et al.* 2014).

En este capítulo, se investigó la selección de hábitat de reproducción en la Lechucita de las Vizcacheras, una especie típicamente asociada a pastizales a lo largo de todo el continente americano que también puede reproducirse en hábitats con diferentes grados de transformación, incluyendo hábitats urbanos (Clayton & Schmutz 1999, Carrete & Tella 2011, Rodriguez-Martínez *et al.* 2014). En particular, se analizaron las diferencias en la ocupación de hábitats urbanos y rurales. Para ello, se evaluó, a través de aproximaciones clásicas de selección de hábitat, si la abundancia de parejas reproductoras en cada tipo de hábitat era proporcional a su disponibilidad o, por el contrario, se producía una selección diferencial de uno de ellos. Como motor potencial de la selección de hábitat, se

tuvieron en cuenta las diferencias en la riqueza y abundancia de depredadores entre zonas urbanas y rurales. La hipótesis general puesta a prueba es que los individuos de Lechucitas de las Vizcacheras presentan diferencias en la selección de hábitat de reproducción entre ambientes urbanos y rurales inducidos por el riesgo diferencial de depredación en ambos ambientes. Bajo esta hipótesis, se espera que los individuos urbanos muestren una selección positiva por este ambiente y, que a su vez, el riesgo de depredación sea significativamente menor que en ambientes naturales, donde existen más depredadores y son más abundantes. Complementariamente, se espera que, si la selección de hábitats urbanos de reproducción es positiva, la densidad poblacional de parejas reproductoras sea superior en estos ambientes.

2.2 Materiales y métodos

2.2.1 Área de estudio y hábitats

El estudio se llevó a cabo en un área de aproximadamente 6.200 km^2, que comprende la ciudad de Bahía Blanca y sus áreas rurales circundantes (38° 43' S, 62° 16' O; Buenos Aires, Argentina; Figura 2.1). Esta ciudad relativamente joven (fundada en 1828) era un pequeño pueblo hasta mediados del siglo XX, y alcanzó los 300 mil habitantes en el año 2010. La ciudad está localizada en la provincia fitogeográfica de la Pampa semiárida, una gran área de pastizales naturales intercalados en una matriz de tierras transformadas dedicada a la agricultura extensiva y a la ganadería. Esta eco-región está actualmente considerada en peligro y como un área de conservación de alta prioridad a escala regional (Dinerstein *et al.* 1995).

Algunas Lechucitas de las Vizcacheras ocupan zonas abiertas que rodean el centro de la ciudad. Allí, las parejas urbanas excavan sus

propias madrigueras en jardines públicos y privados, espacios verdes entre casas, bordes de calles y de grandes avenidas (Rodríguez-Martínez *et al.* 2014). Las parejas rurales, por otra parte, se reproducen ocupando pastizales naturales y campos dedicados a la ganadería y el cultivo de cereales, donde excavan sus propias madrigueras, pero también ocupan madrigueras de otros mamíferos excavadores (Carrete & Tella 2010). La ciudad está inmediatamente rodeada por grandes y llanas extensiones rurales, sin una clara interfaz entre los hábitats urbanos y rurales (Carrete & Tella 2013).

Las áreas rurales se encuentran atravesadas por una red de caminos sin pavimentar que permiten a los dueños y cuidadores de los campos agrícolas y ganaderos el acceso a sus tierras y en los que la circulación de peatones y vehículos es muy baja (Carrete & Tella 2011). Los campos están delimitados mediante vallas para evitar el libre movimiento del ganado. Por lo tanto, el paisaje rural está compuesto por un mosaico de parcelas cercadas en sus cuatro lados (en promedio, de 1 km^2) sujetas a diferentes usos y manejos. Se han definido cinco tipos de hábitats rurales diferentes que se emplearon para clasificar a cada una de estas parcelas: 1) pastizales naturales o semi-naturales, 2) pastizales pastados, 3) cultivos, 4) pastizales en regeneración y 5) pastizales en regeneración pastados. El manejo de estas parcelas está sometido a una rotación, por lo que las superficies relativas de los distintos tipos de campos van variando a lo largo de los años. Otros hábitats naturales como los bosques, matorrales secos o salinas están presentes de forma muy marginal y, durante el periodo de estudio, no se ha registrado su utilización por parte de las lechuzas como hábitat de reproducción.

2.2.2 Localización de las parejas reproductoras

Se visitó el área de estudio diariamente - salvo excepciones por condiciones climáticas o logísticas - a lo largo de seis temporadas reproductivas (noviembre-enero de 2008 a 2013). Durante este periodo, se localizaron las parejas reproductoras de Lechucita de las Vizcacheras y se geo-referenciaron los nidos activos utilizando un GPS portátil (Garmin GPSMAP 64s). Los nidos son fácilmente localizables dado que las lechuzas tienen una gran actividad diurna y las parejas usualmente se posan en la entrada de sus madrigueras o en pequeños arbustos y alambrados o postes cercanos.

La limitada extensión del área urbana permitió realizar censos completos anuales de las parejas reproductoras mediante muestreos con vehículo o caminando. En cambio, censar en forma completa el entorno rural fue logísticamente complicado, por lo que el estudio se basó en la prospección de una serie de caminos de tierra, distribuidos por las zonas rurales que cubrían la mayor variabilidad espacial posible (Figura 2.1). En estas prospecciones se localizaron las parejas reproductoras y se estimó la densidad de cría, el uso del hábitat y la disponibilidad del mismo. Para ello, el vehículo se conducía en repetidas ocasiones a baja velocidad (20-30 km/h) a través de los caminos de tierra seleccionados, con un conductor y, al menos, un observador (ver Carrete *et al.* 2009), y se detuvo cada vez que se detectó una nueva lechuza con el fin de localizar su madriguera.

2.2.3 Disponibilidad de hábitats

La disponibilidad de hábitats cambió anualmente, por lo que se evaluó por separado para cada temporada de cría desde 2008 a 2013, excepto en 2011 debido a dificultades logísticas. La disponibilidad de hábitat en las zonas rurales se estimó mediante el registro del número de parcelas de hábitat a ambos lados de los caminos no pavimentados (véase más arriba). Este método permite medir la disponibilidad de

hábitat en tiempo real y en la misma escala espacial que se mide el uso del hábitat, y se basa en la suposición de que, en muestras de gran tamaño, el tamaño de cada parcela se acerca al tamaño de la media de todas las parcelas evaluadas (Ursúa *et al.* 2005). El largo promedio de una parcela $\overline{L}$ (es decir, la longitud del tramo en contacto con el camino) fue estimada mediante fotografías aéreas de 60 parcelas cercadas seleccionados al azar en todo el área de estudio. El ancho real de las parcelas (es decir, la distancia perpendicular desde el camino) fue estimada usando la distancia *D* dentro de la cuál localizamos el 99% de las madrigueras, lo cual varió entre hábitats dependiendo de la cobertura y altura de la vegetación (pastizales naturales: 628 metros, pastizales pastados: 618 metros, cultivos: 468 metros, pastizales en regeneración: 252 metros, pastizales en regeneración pastados: 664 metros). De esta forma se tuvo en cuenta la detectabilidad diferencial entre los distintos tipos de vegetación en el ambiente rural. La disponibilidad total del hábitat rural se obtuvo mediante la fórmula $\Sigma\ \overline{L} * n_i * D_i$, donde n_i es el número de parcelas de cada hábitat *i*, mientras que D_i y $\overline{L}$ representan la anchura y longitud media de las mismas, respectivamente.

La disponibilidad de hábitat urbano se estimó midiendo la superficie de las áreas urbanizadas periféricas (es decir, las zonas residenciales con casas dispersas y jardines abiertos donde la especie puede reproducirse, excluyendo al núcleo totalmente pavimentado de la ciudad; Figura 2.1) en fotografías aéreas utilizando Q-GIS. Se ha asumido una detectabilidad completa de las parejas reproductoras y los nidos en este hábitat debido a la alta visibilidad de los individuos desde las calles que cruzan la zona.

2.2.4 Selección del hábitat de reproducción y estimación de la densidad

Se evaluó si las aves utilizan los diferentes tipos de hábitat para la reproducción en proporción de su disponibilidad mediante el índice de selectividad de Savage $W = U_i / p_i$, donde U_i es la proporción de parejas reproductoras registradas en un hábitat determinado y p_i es la proporción de ese hábitat frente al total de hábitat disponible (Manly *et al.* 1993). En teoría, este índice varía entre 0 (completa evasión) y ∞ (completa preferencia). El valor de 1 indica un uso al azar del hábitat, es decir, que la proporción utilizada es igual a la proporción disponible (Manly *et al.* 1993). La significación estadística de este índice se obtuvo mediante la comparación del estadístico $(wi-1)^2 / se_{wi}^2$ con el valor crítico correspondiente a una distribución χ^2 con un grado de libertad, siendo la hipótesis nula que las aves usan los hábitats en proporción a su disponibilidad. El error estándar del índice (se_{wi}) se calculó como $\sqrt{[(1-p_i)/(u_+ * p_i)]}$, donde u_+ es el número total de parejas reproductoras registradas. La significación estadística se obtuvo después de aplicar la corrección de Bonferroni para múltiples pruebas. La densidad de parejas reproductoras en los hábitats rurales y urbanos se calculó anualmente como el número de nidos activos dividido por la superficie medida de cada hábitat.

2.2.5 Muestreo de depredadores

Los depredadores potenciales y confirmados de Lechucita de las Vizcacheras incluyen mamíferos, reptiles y aves (Tabla 2.1). Dada la breve bibliografía existente sobre dieta de los potenciales depredadores de las lechuzas, para la inclusión de los mismos en el análisis se utilizaron datos de observación de persecución directa y/o comportamiento de alerta o huída de las lechuzas ante la presencia de las diferentes especies. Mientras que los depredadores aéreos pueden depredar sobre adultos y juveniles cuando se encuentran cerca de sus

madrigueras, los depredadores terrestres pueden entrar en las mismas y alimentarse de huevos, pichones e incluso adultos. Por lo tanto, se consideró por separado la abundancia y riqueza de depredadores aéreos y terrestres dado sus posibles efectos diferenciales de depredación.

Los índices relativos de riqueza (número de especies) y la abundancia de depredadores se obtuvieron mediante el registro de todos los depredadores observados durante las sesiones de trabajo de campo, teniendo en cuenta el tiempo invertido en cada una para obtener frecuencias de observaciones por hora (Vögeli *et al.* 2010). Aunque este método subestima la abundancia de los depredadores nocturnos, los índices relativos obtenidos son válidos para comparar diferentes hábitats o sitios (Vögeli *et al.* 2010). Las sesiones de trabajo de campo usualmente duraron desde una hora antes del amanecer hasta el medio día, y desde cuatro horas antes y una hora después del crepúsculo. Las especies que no fueron fácilmente distinguibles en el campo como el Peludo (*Chaetophractus villosus*) y la Mulita (*Dasypus hybridus*) se agruparon como "armadillos". Del mismo modo, las serpientes no siempre pudieron identificarse y, por lo tanto, se agruparon para los análisis. Los perros domésticos (*Canis lupus familiaris*) no fueron considerados como posibles depredadores debido a que, en la zona urbana, son alimentados por sus propietarios y no representan un verdadero riesgo para las aves (observaciones personales).

Se emplearon Modelos Lineales Generalizados (GLM) para evaluar las diferencias en la riqueza y abundancia de depredadores (variables de respuesta; distribución de error binomial negativa o Poisson, función de enlace logarítmica) entre hábitats urbanos y rurales (factor fijo), utilizando como variables control el tiempo invertido en cada sesión de trabajo de campo (covariable) y el año de muestreo (efecto fijo).

2.2.6 Parámetros reproductivos

Desde 2007 hasta 2014 se visitaron repetidamente todos los nidos localizados para registrar el número de pichones (periodo desde que nacen hasta que son capaces de volar) que alcanzaron la etapa de juveniles (periodo desde que vuelan hasta al siguiente año que son capaces de criar). Se evaluó si las parejas reproductoras (es decir, aquellas que se mantuvieron juntas durante la totalidad de la campaña reproductora) consiguieron sacar con éxito al menos un juvenil (éxito reproductivo=1), el tamaño de la camada de juveniles de las parejas exitosas (tamaño de la camada) y el número de juveniles por intento de cría (productividad). Complementariamente, se intentaron establecer las causas de los fracasos reproductivos entre las que se encuentra el abandono del nido por construcción de casas, manejo de la tierra en el sector rural, intensas lluvias y depredación. Los fracasos reproductivos por causa de la depredación fueron registrados mediante señales de depredación tales como la presencia de cadáveres o plumas de lechuzas esparcidas en la entrada de las madrigueras.

Las diferencias en los parámetros reproductivos entre parejas urbanas y rurales fueron evaluadas a través de GLMs (éxito reproductivo: distribución de error binomial, función logística; tamaño de la camada: distribución de error normal, función de enlace identidad; productividad: distribución de error binomial negativa, función de enlace logarítmica). El hábitat (urbano o rural) y el año fueron modelados como efectos fijos, controlando así por posibles variaciones interanuales.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Distribución de parejas reproductoras entre hábitats y densidades de cría

Se registraron un total de 1.749 nidos activos de Lechucitas de las Vizcacheras, distribuidos a lo largo de los años (2008-2013) y de los diferentes hábitats presentes en la zona de estudio. Algunos nidos (33%) fueron re ocupados en diferentes años, de manera que el número total de diferentes nidos fue de 1.147 (Figura 2.1). La mayoría de los 715 nidos rurales se localizaron en parcelas de hábitats pastados (pastizales pastados y pastizales en regeneración pastados, n = 273 y 201, respectivamente), siendo más escasos en las zonas más naturales (pastizales naturales y semi-naturales, y pastizales en regeneración, n = 94 y 86, respectivamente) y los cultivos (n = 61). El área rural representó el 81% del área total estudiada (322,77 km^2), y estuvo constituida principalmente por pastizales naturales o semi-naturales (41%) y cultivos (21%), con una menor relevancia de los otros tipos de hábitat (< 14%). Por otro lado, se localizaron 432 nidos en el área urbana durante el periodo de estudio (Figura 2.1) distribuidos en una superficie de 74 km^2 (es decir, el 19% del área total estudiada).

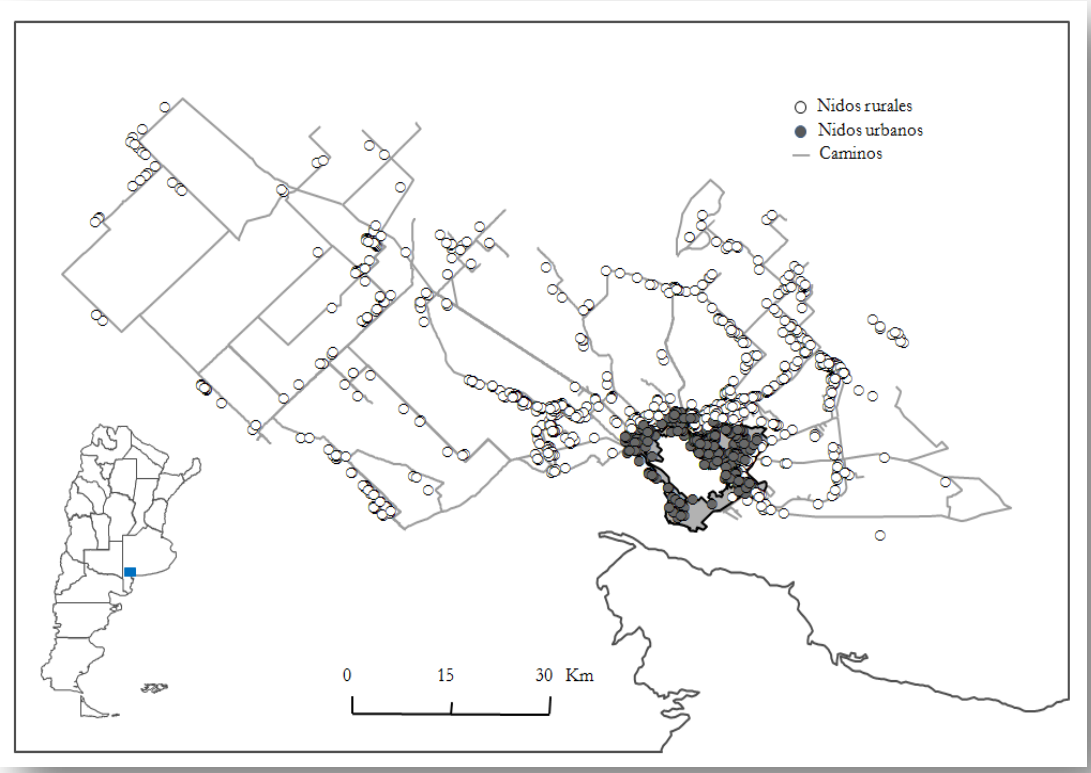


Figura 2.1: Área de estudio donde se muestran los territorios urbanos y rurales de cría (puntos grises y blancos, respectivamente) de Lechucitas de las Vizcacheras (*Athene cunicularia*). Las líneas grises representan las transectas realizados para evaluar la disponibilidad del hábitat rural. Debido a la escala utilizada y el tamaño de los puntos, en muchos casos éstos se superponen.

El índice de selectividad de Savage indicó que las lechuzas seleccionan negativamente los pastizales naturales o semi-naturales y cultivos, mientras que los pastizales pastados son seleccionados positivamente. El resto de los hábitats rurales mostraron patrones menos consistentes entre años (Figura 2.2). En general, las lechuzas utilizaron preferentemente hábitats urbanos por sobre los rurales

(Índices de selectividad de Savage: W_{urbano} = 2,46 y W_{rural} = 0,67, Figura 2.3A), un patrón que se mantuvo altamente consistente a lo largo de los años (Figura 2.4). En consecuencia, los paisajes urbanos mostraron densidades promedio 7 veces mayores que los rurales (densidad rural: 0,52 ± 0,05 EE parejas reproductoras/km^2 ; densidad urbana: 3,64 ± 0,83 EE parejas reproductoras/km^2, Figura 2.3B).

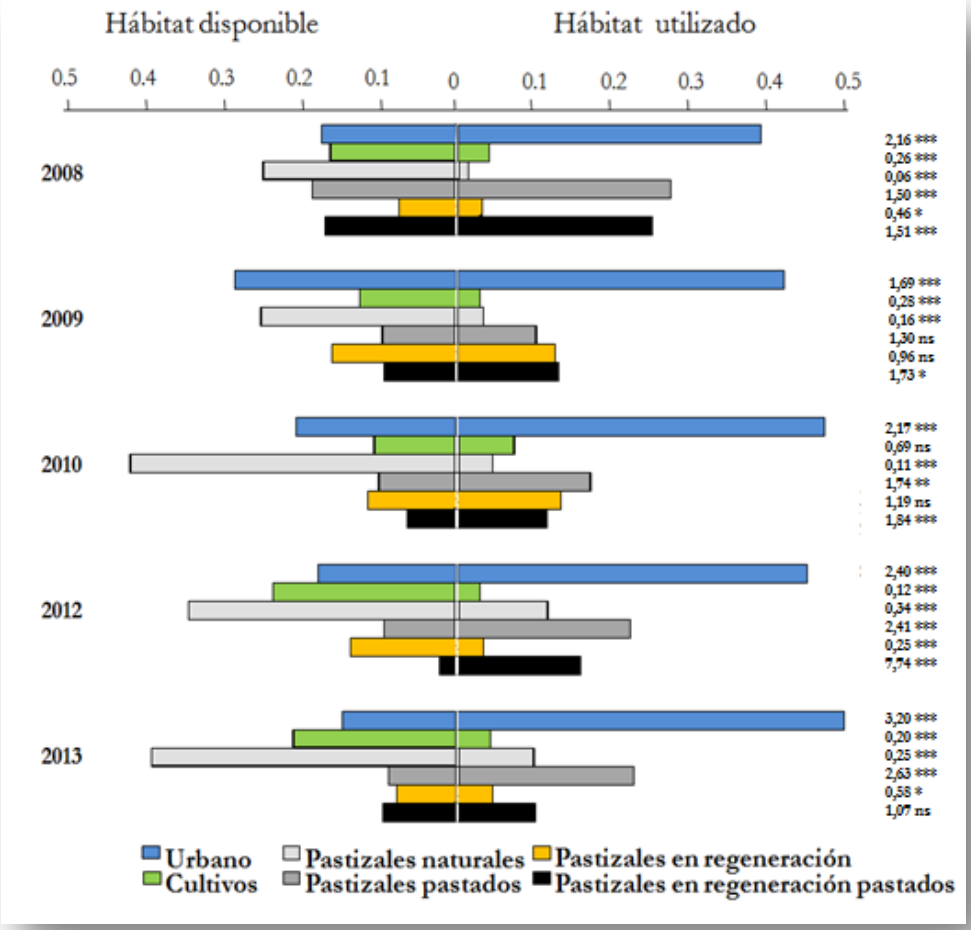


Figura 2.2: Disponibilidad y uso de los diferentes hábitats para la nidificación por parte de las Lechucitas de las Vizcacheras. Los índices de selectividad de Savage se muestran a la derecha de las barras (***: p < 0,0001; **: p < 0,001; *: p < 0,01; ns: p >0,05).

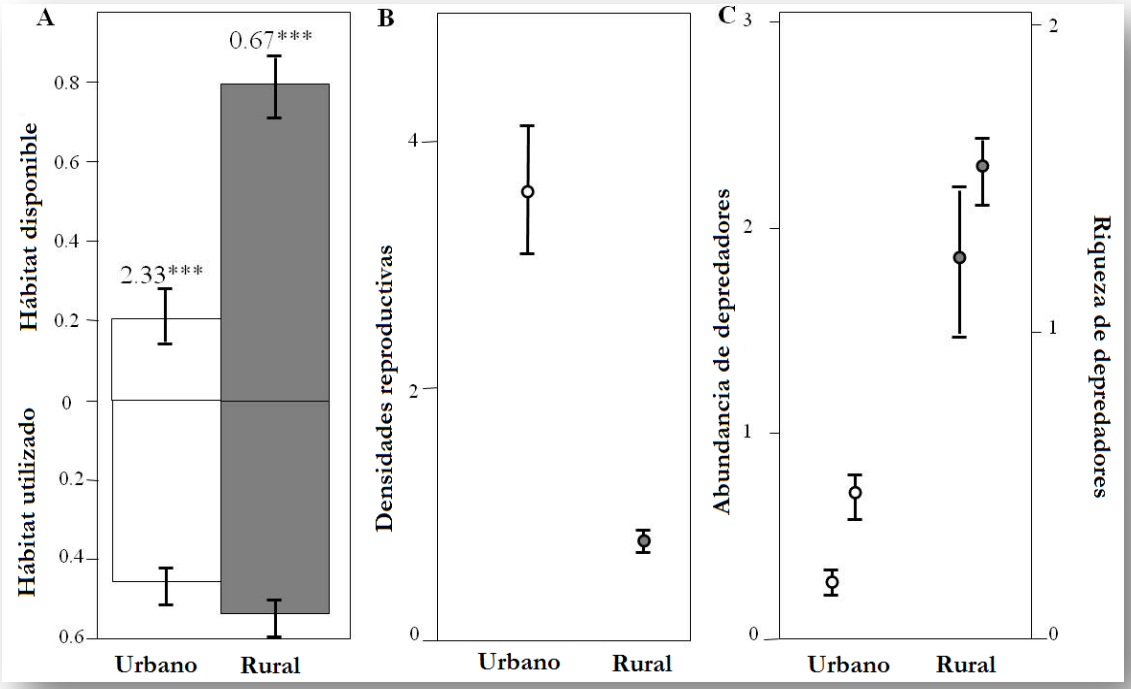


Figura 2.3: (A) Disponibilidad y uso de hábitat, (B) Densidades reproductivas (número de parejas reproductoras/km^2) de Lechucitas de las Vizcacheras y (C) abundancia (individuos/hora) y riqueza (especies/hora) de depredadores potenciales en hábitats urbanos y rurales. Los índices de selectividad de Savage se muestran por encima de las barras en A (***: p<0,0001). Los círculos representan los valores medios mientras que las barras representan el error estándar (EE).

2.3.2 Abundancia y riqueza de depredadores

Se registraron 1.137 depredadores potenciales de Lechucitas de las Vizcacheras durante las 2.073 horas de trabajo de campo, 966 depredadores durante 1.158 horas en áreas rurales y 171 depredadores en 915 horas en áreas urbanas. La abundancia de los depredadores difirió significativamente entre los paisajes urbanos y rurales (Tabla 2.1).

Tabla 2.1: Abundancia (media ± EE) de los depredadores aéreos y terrestres (individuos/hora) de Lechucitas de las Vizcacheras en hábitats urbanos y rurales.

Depredadores aéreos	**Rurales**	**Urbanos**
Carancho Austral (*Caracara plancus*)	1,30 ± 0,30	0,11 ± 0,04
Gavilán Planeador *(Circus buffoni*)	0,14 ± 0,04	0,02 ± 0,01
Gavilán Ceniciento (*Circus cinereus*)	0,03 ± 0,01	0,01 ± 0,004
Aguilucho Común (*Genaroaetus polyosoma*)	0,04 ± 0,01	0,003 ± 0,003
Halcón Plomizo (*Falco femoralis*)	0,07 ± 0,01	0,04 ± 0,01
Taguató (*Rupornis magnirostris*)	0,009 ± 0,004	0,05 ± 0,02
Águila Mora (*Genaroaetus melanoleucus*)	0,002 ± 0,002	0 ± 0
Gavilán Mixto (*Parabuteo unicinctus*)	0 ± 0	0,02 ± 0,01
Depredadores terrestres	**Rurales**	**Urbanos**
Gato Doméstico (*Felis silvestris catus*)	0,02 ± 0,02	0,007 ± 0,003
Gato del Pajonal (*Leopardus colocolo*)	0,0005 ± 0,005	0 ± 0
Zorrino (*Conepatus chinga*)	0,015 ± 0,005	0,0007 ± 0,0007
Zorro (*Pseudalopex gymnocercus*)	0,15 ± 0,08	0 ± 0
Hurón Menor (*Galictis cuja*)	0,003 ± 0,002	0 ± 0
Armadillos[1]	0,03 ± 0,008	0,006 ± 0,004
Serpientes[2]	0,026 ± 0,015	0,009 ± 0,008

[1]: Peludo (*Chaetophractus villosus*) y Mulita (*Dasypus hybridus*).

[2]: *Paraphimophis (Clelia) rusticus, Philodryas patagoniensis, Erythrolamprus /Liophis) poecilogyrus, Xenodon (Lystrophis) dorbignyi.*

La abundancia media de depredadores fue casi seis veces mayor en áreas rurales (1,84 ± 0,37 individuos/hora) que en urbanas (0,27 ± 0,05 individuos/hora; F = 157,94; p <0,0001; Figura 2.3C). La riqueza de depredadores también fue más alta en áreas rurales (1,50 ± 0,07 p<0,0001; Figura 2.3C) que en áreas urbanas (0,46 ± 0,04 especies/h; x^2=117,96; p <0,001; Figura 2.3C). En ambos casos, la duración de cada sesión de trabajo de campo y el año de muestreo quedaron retenidas en los modelos (p <0,02 en todos los casos). Este patrón permaneció constante cuando se analizaron por separado los depredadores aéreos y terrestres (Tabla 2.2).

Tabla 2.2: Modelos obtenidos para la abundancia y riqueza de depredadores aéreos y terrestres potenciales de Lechucitas de las Vizcacheras en hábitats urbanos y rurales.

Abundancia total de depredadores	**Valor**	**EE**	**F**	**P**
Hábitat (urbano)	-1,56	0,12	157,94	<0,0001
Año			4,19	0,0010
Tiempo	0,07	0,03	6,01	0,0145
Abundancia de depredadores aéreos	**Valor**	**EE**	**F**	**P**
Hábitat (urbano)	-1,50	0,13	131,47	<0,0001
Año			4,44	0,0006
Tiempo	0,05	0,03	3,29	0,0703
Abundancia de depredadores	**Valor**	**EE**	**X^2**	**P**

terrestres				
Hábitat (urbano)	-2,02	0,29	77,53	<0,0001
Año			41,47	<0,0001
Tiempo	0,17	0,04	17,48	<0,0001
Riqueza total de depredadores	**Valor**	**EE**	**X²**	**P**
Hábitat (urbano)	-1,09	0,11	117,96	<0,0001
Año			20,09	0,0012
Tiempo	0,10	0,02	22,24	<0,0001
Riqueza de depredadores aéreos	**Valor**	**EE**	**X²**	**P**
Hábitat (urbano)	-0,95	0,12	74,38	<0,0001
Año			14,49	0,0128
Tiempo	0,08	0,02	12,96	0,0003
Riqueza de depredadores terrestres	**Valor**	**EE**	**X²**	**P**
Hábitat (urbano)	-1,82	0,31	51,73	<0,0001
Año			28,97	<0,0001
Tiempo	0,15	0,05	10,94	0,0009

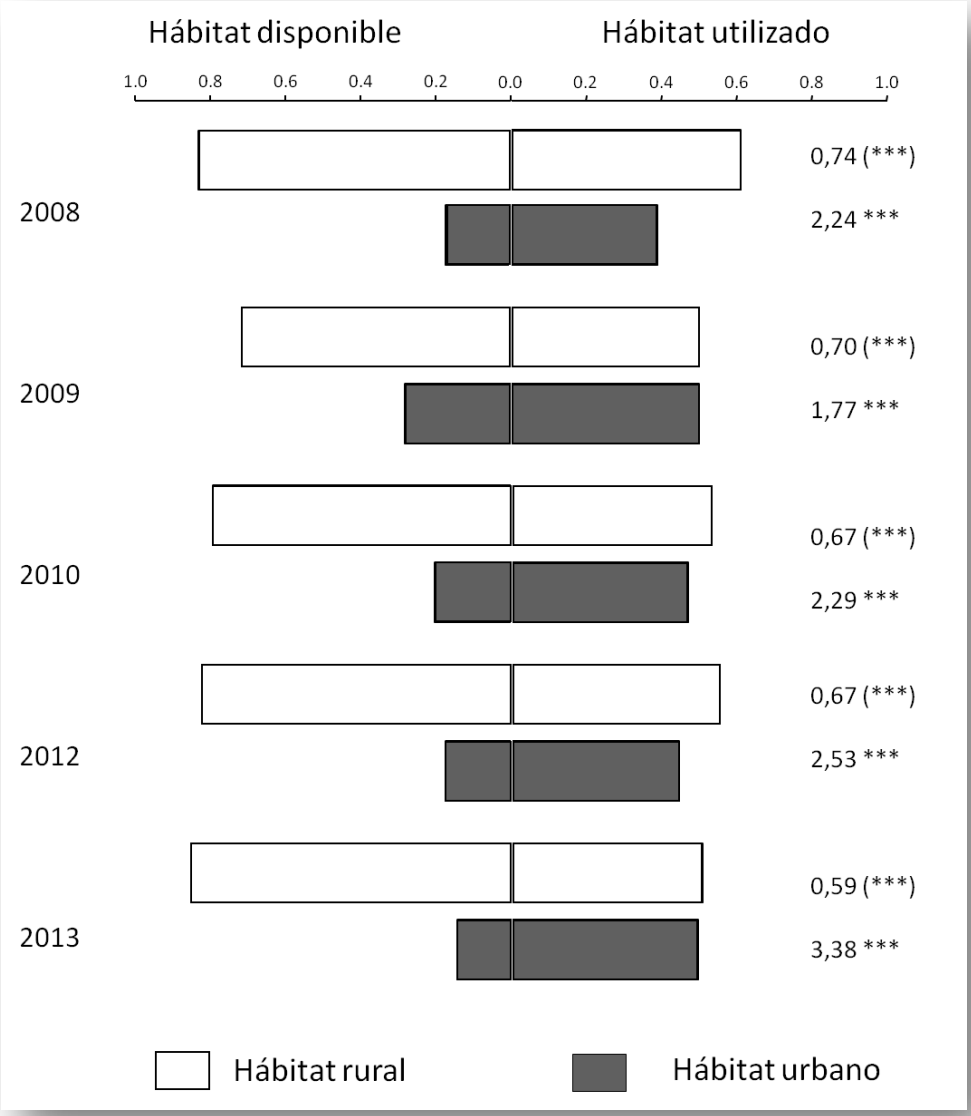


Figura 2.4: Disponibilidad y uso de hábitat urbano y rural por parte de las Lechucitas de las Vizcacheras durante los diferentes años del estudio. Los índices de selectividad de Savage se muestran junto a las barras (***: p <0,0001).

2.3.3 Parámetros reproductivos

Se realizó un monitoreo de 3.161 eventos reproductivos desde 2007 a 2014 en hábitats rurales (n=1.813) y urbanos (n=1.348). El fracaso reproductivo afectó al 27% de los nidos, siendo más alto en

hábitats rurales (45%) que en los urbanos (27%, corrección de Yate χ^2: p<0,0001). Aunque algunos nidos se perdieron después de intensas lluvias, la construcción de casas o el manejo de la tierra, la depredación fue la principal causa conocida de fracaso reproductivo tanto en nidos urbanos (83%, n=64) como en rurales (80%, n=117). Extrapolando estas proporciones al conjunto de nidos urbanos y rurales fallidos, se estimó que el 22% de la población urbana y el 36% de los territorios rurales fueron depredados (corrección de Yate χ^2: p<0,0001).

El riesgo de depredación diferencial entre hábitats parece traducirse en parámetros reproductivos más altos en zonas urbanas que en rurales (éxito reproductivo: urbano: 73%, rural: 55%; χ^2 = 122,98, p <0,0001; tamaño de la camada: urbano: 2,85±0,04; rural: 2,76±0,04; F=4,70, p=0,0303; productividad: urbano: 2,08±0,04; rural: 1,50±0,04; x^2=79,56, p<0,0001), luego de controlar por la variabilidad interanual en todos los parámetros reproductivos (p <0,05 en todos los casos).

2.4 Discusión

La Lechucita de las Vizcacheras es una especie especialista de áreas abiertas que se alimenta y reproduce en zonas donde la vegetación es baja y poco densa, principalmente pastizales. Dado que los pastizales naturales son uno de los hábitats más amenazados del mundo debido al desarrollo agrícola y urbano, muchas poblaciones de la Lechucita de las Vizcacheras están disminuyendo, de tal forma que se encuentra protegida en EE.UU., Canadá y México (Desmond *et al.* 2000, Conway *et al.* 2006). Los resultados mostrados en este capítulo, sin embargo, sugieren que algunas poblaciones son capaces de explotar los hábitats transformados, como lo demuestra la preferencia por zonas urbanas frente a las rurales (pastizales naturales y semi-naturales y tierras con pastoreo poco intensivo) en el área de estudio durante los

años muestreados. Las diferencias en el riesgo de depredación, estimadas a partir de la abundancia y riqueza de depredadores, podrían ser un causante de la superior densidad de parejas reproductoras en zonas urbanas que en las rurales. Si bien el método presenta limitaciones en la evaluación del riesgo de depredación debido a que no se realizaron conteos nocturnos, los potenciales depredadores nocturnos, como los mamíferos no se distribuyen en la ciudad, con lo cual, el muestreo estaría siendo subestimado en el hábitat rural, siendo la diferencia en el riesgo de depredación aún más acuciante. Es importante señalar que dentro de los hábitats rurales también se detectó un patrón de selección de hábitat relacionado con la evasión del riesgo de depredación, ya que los índices de selectividad indicaron sistemáticamente una selección negativa de los hábitats más naturales, y selección positiva para las áreas utilizadas para el pastoreo del ganado. Estos resultados concuerdan con otros estudios en los que las lechuzas utilizan en mayor proporción hábitats con vegetación baja y escasa, y en menor proporción los hábitats con pastos altos y vegetación densa (Green & Anthony 1989, Baladrón *et al.* 2016). El pastoreo por el ganado mantiene la vegetación baja, creando un hábitat abierto que puede permitir la detección temprana de los depredadores, efecto que tradicionalmente hacen los mamíferos excavadores tales como los perros de la pradera (*Cynomis* sp) en América del Norte o las vizcachas (*Lagostomus maximus*) en América del Sur. En resumen, estos resultados sugieren que la presión de depredación podría estar actuando como una fuerza ecológica que genera un patrón inesperado de selección de hábitat, donde las lechuzas parecen preferir los hábitats más modificados por el hombre frente a los más naturales (urbanos > pastizales pastados > pastizales naturales o semi-naturales). Los análisis de selección de hábitat realizados en un sistema de estudio similar en Buenos Aires arrojaron resultados que corroboran los hallados en éste capítulo, donde, a escala territorial, las lechuzas mostraron niveles de ocupación más bajos en ambientes agrarios como

los cultivos, y más altos en ambientes urbanizados (Baladrón *et al.* 2016) y del riesgo de depredación diferencial en otras ciudades para contrastar los resultados encontrados en este sitio de estudio.

La selección de hábitat se considera generalmente una consecuencia de la selección activa de los animales de un lugar dónde vivir, lo que implica la existencia de comportamientos vinculados al movimiento (Moorcroft & Barnett, 2008). Sin embargo, los procesos bióticos y abióticos pueden crear heterogeneidad en la distribución de las condiciones ecológicas (por ejemplo, microclimas, comida, refugios) que puede tener efectos en la eficacia biológica de los individuos (Clarke *et al.* 1997, Sutcliffe *et al.* 1997, Thomas *et al.* 2001, Franzén & Nilsson 2010). De tal forma, los patrones aparentes de selección de hábitat pueden surgir de forma pasiva, como consecuencia de diferencias en la capacidad de una especie de persistir o incluso proliferar en ciertos tipos de hábitat en lugar de otros.

Los depredadores pueden controlar las poblaciones de presas por la remoción de los individuos depredados (Sih *et al.* 1985, Estes 1996) a través de un mecanismo de regulación top-down comúnmente invocado para explicar la composición y dinámica de las poblaciones naturales (Hanski *et al.* 2001, Terborgh *et al.* 2001). Sin embargo, el impacto real de este efecto sobre las abundancias poblacionales es controversial (Erlinge *et al.* 1983, Ballard *et al.* 2001, Hanski *et al.* 2001, Terborgh *et al.* 2001, Meserve *et al.* 2003, Previtali *et al.* 2009), principalmente debido a que la heterogeneidad en la presión de depredación en los paisajes puede afectar a su importancia relativa frente a otros mecanismos de regulación, tales como el bottom-up o la competencia interespecífica (Laundré *et al*, 2014). El modelo de "paisaje del miedo" propuesto por (Laundré *et al.* 2014) ha ayudado a entender estas inconsistencias, mostrando que la proporción de hábitats riesgosos frente a los seguros puede afectar la importancia relativa de los mecanismos regulatorios, tanto top-down como bottom-up, en la

determinación de la densidad poblacional absoluta de una especie. En este capítulo, mostramos cómo la depredación puede tener un impacto directo sobre las aves rurales, reduciendo su éxito reproductor y, por lo tanto, su productividad. Aunque también fue menor entre las aves rurales, el tamaño de la camada se vio menos afectado, lo que sugiere que el bajo rendimiento reproductivo de los individuos rurales no se debe a diferencias en la disponibilidad de recursos alimenticios como parece suceder en otras especies de aves, principalmente paseriformes (Chamberlain *et al.* 2009), sino, principalmente como consecuencia de la depredación que elimina camadas enteras (Stracey & Robinson 2012). La depredación también puede contribuir a la reducción de las tasas de supervivencia de los individuos rurales, como lo muestran las estimaciones de supervivencia anuales obtenidas para individuos rurales y urbanos (Capítulo 3).

En resumen, los incrementos en la supervivencia y los parámetros reproductivos observados en los individuos urbanos frentes a los rurales, que siguen un patrón paralelo a los cambios en la presión de depredación en cada tipo de hábitat, sugieren que el aparente cambio en las preferencias de nidificación de algunas especies hacia ambientes urbanos surgiría como una consecuencia pasiva de la demografía diferencial de las poblaciones urbanas y rurales, más que a través de un proceso activo de selección de hábitat a nivel individual.

Aunque la evidencia no es concluyente (Jokimäki & Huhta 2000, Thorington & Bowman 2003, Gering & Blair 1999, Haskell *et al.* 2001), las áreas urbanas han sido consideradas como refugios frente a los depredadores para la fauna silvestre (Møller *et al.* 2012, Stracey & Robinson 2012). Esta hipótesis supone que las especies urbanas prosperan debido a que se encuentran liberadas de la presión de los depredadores a los que se enfrentarían normalmente en zonas más naturales. Sin embargo, las personas presentes en los ambientes urbanos podrían ser, a su vez, percibidos como potenciales

depredadores por algunas especies, independientemente de si plantean o no una amenaza real para los animales (Frid & Dill 2002, Beale & Monaghan 2004, Valcarcel & Fernández-Juricic 2009). Este hecho contribuye a incrementar la heterogeneidad en los paisajes del miedo (Ciuti *et al.* 2012, Støen *et al.* 2015).

El miedo a los seres humanos ha sido, en gran medida, pasado por alto como rasgo comportamental que impide la colonización de ambientes urbanos por la fauna. Sin embargo, trabajos recientes han demostrado que sólo los individuos más confiados de las especies que muestran una alta variabilidad intraespecífica en el miedo al hombre podrían colonizar las zonas urbanas (Carrete & Tella 2011). Esto da como resultado distancias de huida (FID) significativamente menores entre los individuos urbanos en comparación con los rurales (Carrete & Tella 2011, 2013), sin que por ello sufran los costos, medidos como el estrés a largo plazo, de vivir en estrecho contacto con los seres humanos (Capítulo 3). Es importante tener en mente que sólo las especies con individuos capaces de colonizar y prosperar en zonas urbanas podrían beneficiarse del efecto de la liberación de depredadores a través de una mejora de sus parámetros demográficos. En cualquier caso, incluso para estas especies aparentemente beneficiadas por la urbanización del medio es necesario realizar más investigaciones para comprender adecuadamente las consecuencias ecológicas y evolutivas de las diferentes dinámicas demográficas que se desarrollan en las poblaciones urbanas y rurales, así como el papel que juega la dispersión como una fuerza homegenizadora o, por el contrario, diferenciadora de poblaciones (Edelaar & Bolnick 2012).

2.4.1 Las ciudades como puntos calientes de conservación para las especies nativas

Las zonas urbanas se están extendiendo por todo el mundo y tienen consecuencias negativas para la conservación de la biodiversidad (Newbold *et al.* 2015). A pesar de que muchas especies pueden perderse por procesos aleatorios, estudios recientes muestran cómo la urbanización del medio causa la homogeneización de las comunidades de aves a través de procesos de extinción (Sol *et al.* 2014), siendo las especies endémicas y amenazadas las más afectadas (González-Oreja 2010). Sin embargo, la urbanización también conduce a una reducción en la riqueza y abundancia de depredadores (Díaz *et al.* 2013), convirtiéndose en refugios donde las especies capaces de coexistir con el hombre (gracias a la presencia de individuos tolerantes; Carrete & Tella 2011, Rebolo-Ifrán *et al.* 2015, Carrete *et al.* 2016), pueden prosperar. Las mayores densidades poblacionales detectadas en zonas urbanas frente a sus entornos rurales es un fenómeno que se han registrado en muchas especies urbanas (Carrete & Tella 2011, Møller *et al.* 2012), lo que sugiere que la liberación de depredadores puede tener un papel clave en el éxito de los individuos urbanos (Stracey & Robinson 2012, Tella *et al.* 2014).

Las ciudades pueden convertirse así, en puntos clave para la conservación de muchas especies que, de forma inesperada como en este caso, tienen allí un mejor balance demográfico que el observado en sus hábitats naturales actualmente amenazados. Este es el caso de muchas ciudades australianas, que actualmente mantienen más especies de animales y plantas amenazadas a nivel nacional que las áreas no urbanizadas (Ives *et al.* 2016). En Estados Unidos, el 22% de las poblaciones de plantas en peligro de extinción se encuentran localizadas en las 40 áreas metropolitanas más grandes (Schwartz *et al.* 2002). Aunque en ambos casos los autores argumentan que las ciudades son relativamente jóvenes y pueden, a largo plazo, producirse extinciones (deuda de extinción; Ives *et al.* 2016), estos resultados apoyan que, al menos en algunos casos, la vida urbana en realidad

puede ser la consecuencia de una ocupación exitosa de este nuevo hábitat. Por lo tanto, si bien la urbanización del medio debe considerarse como un factor de amenaza para la mayoría de las especies, también debe ser vista como una posibilidad de conservación para muchas otras. En este sentido, la conservación de la fauna debe integrarse en la planificación urbana a través de diferentes estrategias, tales como la creación de corredores verdes o el mantenimiento de espacios abiertos, dependiendo de las especies consideradas. El valor potencial de los jardines para aumentar la biodiversidad ha sido reconocida en distintos trabajos (Goddard *et al.* 2010) y las iniciativas públicas denominadas "gardenwatch", de la de la Real Sociedad para la Protección de las Aves RSPB (Royal Society for the Protection of Birds, http://www.rspb.org.uk/birdwatch/) y la Asociación Británica de Ornitología (BTO, http://www.bto.org/gbw/), ambas del Reino Unido, o el proyecto Project FeederWatch en Estados Unidos y Canadá (http://www.birds.cornell.edu/pfw/), subrayan la importancia de los jardines para aumentar la conciencia sobre la importancia de la conservación de la biodiversidad y la comprensión pública de la ciencia. Este movimiento de "ciencia ciudadana" tiene un enorme potencial para mejorar los entornos urbanos mediante la coordinación de las acciones de gestión pública para producir impactos positivos acumulativos en la diversidad biológica (Cooper *et al.* 2007).

2.5 BIBLIOGRAFÍA

Ahnesjo J & Forsman A (2006). Differential habitat selection by pygmy grasshopper color morphs; interactive effects of temperature and predator avoidance. Evolutionary Ecology, 20:235-257.

Baladrón AV, Isacch JP, Cavalli M & Bó MS (2016). Habitat selection by Burrowing Owls Athene cunicularia in the Pampas of Argentina: a multiple-scale assessment. Acta Ornithologica, 51:137-150.

Ballard WB, Lutz D, Keegan TW, Carpenter LH & DeVos Jr JC (2001). Deer-predator relationships: a review of recent North American studies with emphasis on mule and black-tailed deer. Wildlife Society Bulletin, 29:99-115.

Beale CM & Monaghan P (2004). Human disturbance: People as predation-free predators? Journal of Applied Ecology, 41:335-343.

Berger J (2007). Fear, human shields and the redistribution of prey and predators in protected areas. Biology Letters, 3:620-623.

Burhans DE & Thompson FR (2006). Songbird abundance and parasitism differ between urban and rural shrublands. Ecological Applications, 16:394-405.

Carrete M & Tella JL (2010). Individual consistency in flight initiation distances in burrowing owls: a new hypothesis on disturbance-induced habitat selection. Biology Letters, 6:167-170.

Carrete M & Tella JL (2011). Inter-individual variability in fear of humans and relative brain size of the species are related to contemporary urban invasion in birds. PLoS One, 6:18859.

Carrete M & Tella JL (2013). High individual consistency in fear of humans throughout the adult lifespan of rural and urban burrowing owls. Scientific Reports, 3:3524.

Carrete M, Tella JL, Blanco G & Bertellotti M (2009). Effects of habitat degradation on the abundance, richness and diversity of raptors across Neotropical biomes. Biological Conservation, 142:2002-2011.

Carrete M, Martinez-Padilla J, Rodriguez-Martinez S, Rebolo-Ifran N, Palma A & Tella JL (2016). Heritability of fear of humans in urban and rural populations of a bird species. Scientific Reports, 6:31060.

Chamberlain DE, Cannon AR, Toms MP, Leech DI, Hatchwell BJ & Gaston KJ (2009). Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. Ibis, 151:1-18.

Ciuti S, Muhly TB, Paton DG, Mcdevitt AD, Musiani M & Boyce MS (2012). Human selection of elk behavioural traits in a landscape of fear. Proceedings of the Royal Society B, 1483:4407-4416.

Clark RG & Shutler D (1999). Avian Habitat Selection : Pattern from Process in Nest-Site Use by Ducks ? Ecology, 80:272-287.

Clayton KM & Schmutz JK (1999). Is the decline of burrowing owls *Speotyto cunicularia* in prairie Canada linked to changes in Great Plains ecosystems? Bird Conservation International, 9:163-185.

Conway CJ, Garcia V, Smith MD, Ellis LA & Whitney JL (2006). Comparative demography of Burrowing Owls in agricultural and urban landscapes in southeastern Washington. Journal of Field Ornithology, 77:280-290.

Cooper CB, Dickinson J, Phillips T & Bonney R (2007). Citizen Science as a tool for conservation in residential ecosystems. Ecology and Society, 12:11.

Desmond MJ, Savidge JA & Eskridge KM (2000). Correlations 404 between burrowing owl and black-tailed prairie dog declines: a 7-year analysis. Journal of Wildlife Management, 64:1067-1075.

Diaz M, Møller AP, Flensted-Jensen E, Grim T, Ibáñez-Álamo JD, Jokimäki J, Markó G & Tryjanowski P (2013). The geography of fear: a latitudinal gradient in anti-predator escape distances of birds across Europe. Plos One, 8:e64634.

Dinerstein E, Olson DM, Graham DJ, Webster AL, Primm SA, Bookbinder MP & Ledec G (1995). A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. The

World Wildlife Fund and The World Bank, Washington, Columbia, USA.

Edelaar P & Bolnick DI (2012). Non-random gene flow: an underappreciated force in evolution and ecology. Trends in Ecology and Evolution, 27:659-665.

Ellis EC, Goldewijk K, Siebert S, Lightman D & Ramankutty N (2010). Anthropogenic transformation of the biomes, 1700 to 2000. Global Ecology and Biogeography, 19:589-606.

Erlinge S, Goransson G, Hansson L, Hogstedt G, Liberg O, Nilsson IN, Nilsson T, Vonschantz T & Sylven M (1983). Predation as a regulating factor on small rodent populations in Southern Sweden. Oikos, 40:36-52.

Fontaine AJJ & Martin TE (2006). Habitat selection responses of parents to offspring predation risk : an experimental test. American Naturalist, 168:811-818.

Forsman JT, Monkkonen M, Korpimaki E & Thomson RL (2013). Mammalian nest predator feces as a cue in avian habitat selection decisions. Behavioral Ecology, 425 24:262-266.

Frid A & Dill LM (2002). Human-caused disturbance stimuli as a form 426 of predation risk. Conservation Ecology, 6:11.

Gering JC & Blair RB (1999). Predation on artificial bird nests along an urban gradient: predatory risk or relaxation in urban environments? Ecography, 22:532-541.

Godvik IMR, Loe LE, Vik JO, Veiberg V, Langvatn R & Mysterud A. (2009). Temporal scales, trade-offs, and functional responses in red deer habitat selection. Ecology, 90:699-710.

Gonzalez-Oreja JA (2010). Birds of different biogeographic origins respond in contrasting ways to urbanization. Biological Conservation, 144:234-242.

Goddard MA, Dougill, AJ & Benton TG (2010). Scaling up from gardens: biodiversity conservation in urban environments. Trends in Ecology and Evolution, 25:90-98.

Green GA & Anthony RG (1989). Nesting success and habitat relationships of Burrowing Owls in the Columba Basin, Oregon. Condor, 91:347-354.

Hanski IH, Henttonen H, Korpimaki E, Oksanen L & Turchin P (2001). Small-rodent dynamics and predation. Ecology, 82:1505-1520.

Haskell DG, Knupp AM & Schneider MC (2001). Nest predator abundance and urbanization. Pages 243–258 in Marzluff JM, Bowman R, Donnelly R, editors. Avian ecology and conservation in an urbanizing world. Kluwer Academic Publishers, Boston.

Ives CD, Lentini PE, Threlfall CG, Ikin K, Shanahan DF, Garrard GE, Bekessy SA, Fuller RA, Mumaw L, Rayner L, Rowe R, Valentine LE & Kenda D (2016). Cities are hotspots for threatened species. Global Ecology and Biogeography, 25:117-126.

Jokimaki J & Huhta E (2000). Artificial nest predation and abundance 447 of birds along an urban gradient. Condor, 102:838–847.

Jones J (2001). Habitat selection studies in avian ecology : a critical review habitat selection studies in avian ecology: A critical review. Auk, 118:557–562.

Laundre JW, Hernandez L & Altendorf KB (2001). Wolves, elk, and bison: reestablishing the “landscape of fear” in Yellowstone National Park, USA. Canadian Journal of Zoology, 79:1401–1409.

Laundre JW, Hernandez L & Ripple WJ (2010). The landscape of fear: ecological implications of being afraid. Open Ecology Journal, 3:1-7.

Laundre JW, Hernandez L, Lopez-Medina P, Campanella A, Lopez-Portillo J, Gonzalez-Romero A, Grajales-Tam KM, Burke AM, Gronemeyer P & Browning DM (2014). The landscape of fear: The missing link to understand top-down and bottom-up controls of prey abundance? Ecology, 95:1141–1152.

Leighton PA, Horrocks JA & Kramer DL (2010). Conservation and the scarecrow effect: Can human activity benefit threatened species by displacing predators? Biology Conservation, 143:2156–2163.

Manly BFJ, McDonald LL & Thomas DL (1993). Resource selection by animals: statistical design and analysis for field studies. Chapman and Hall, New York.

Meserve PL, Kelt DA, Milstead WB & Gutierrez JR (2003). Thirteen years of shifting top down and bottom-up control. Bioscience, 53:633.

Møller AP, Diaz M, Flensted-Jensen E, Grim T, Ibanez-Alamo JD, Jokimaki 467 J, Mand R, Marko G & Tryjanowski P (2012). High urban population density of birds reflects their timing of urbanization. Oecologia, 170:867–875.

Møller AP, Diaz M, Flensted-Jensen E, Grim T, Ibanez-Alamo JD, Jokimaki J, Mand R, Marko G & Tryjanowski P (2015). Urbanized birds have superior establishment success in novel environments. Oecologia, 178:943-950.

Moorcroft PR & Barnett A (2008). Mechanistic home range models and resource selection analysis: a reconciliation and unification. Ecology, 89:1112-1119.

Muhly TB, Semeniuk C, Massolo A, Hickman L & Musiani M (2011). Human activity helps prey win the predator-prey space race. PLoS One, 6:1–8.

Newbold T, Hudson LN, Hill SL, Contu S, Lysenko I, Senior RA, Börger L , Bennett D, Choimes A, Collen B, Day J, De Palma A, Díaz S, Echeverria-Londoño S, Edgar M, Feldman A, Garon M, Harrison ML, Alhusseini T, Ingram DJ, Itescu Y, Kattge J, Kemp V, Kirkpatrick L, Kleyer M, Pinto Correia DL, Martin C, Meiri S, Novosolov M, Pan Y, Phillips HR, Purves DW, Robinson A, Simpson J, Tuck S, Weiher E, White HJ, Ewers RM, Mace GM, Scharlemann JP & Purvis A (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. Nature, 520: 45-50.

Osko TJ, Hiltz MN, Hudson RJ & Wasel SM (2004). Moose habitat preferences in response to changing availability. Journal of Wildlife Management, 68:576–584.

Previtali M, Lima M, Meserve P, Kelt D & Gutierrez J (2009). Population dynamics of two sympatric rodents in a variable environment: rainfall, resource availability, and predation. Ecology, 90:1996-2006.

Rebolo-Ifrán N, Carrete M, Sanz-Aguilar A, Rodriguez-Martinez S, Cabezas S, Marchant TA, Bortolotti GR & Tella JL (2015). Links between fear of humans, stress and survival support a non-random distribution of birds among urban and rural habitats. Scientific Reports, 5:13723.

Rodriguez-Martinez S, Carrete M, Roques S, Rebolo-Ifrán N & Tella JL (2014). High urban breeding densities do not disrupt genetic monogamy in a bird species. PLoS One, 9:91314.

Shwartz A, Turbe A, Julliard R, Simon L & Prevot AC (2014). Outstanding challenges for urban conservation research and

action. Global Environmental Change: Human and Policy Dimensions, 28:39-49.

Shannon G, Cordes LS, Hardy AR, Angeloni LM & Crooks KR (2014). Behavioral responses associated with a human-mediated predator shelter. PLoS One, 9:94630.

Shochat E, Warren PS, Faeth SH, McIntyre NE & Hope D (2006). From patterns to emerging processes in mechanistic urban ecology. Trends in Ecology and Evolution, 21:186-91.

Sol D, Lapiedra O & Gonzalez-Lagos C (2013). Behavioural adjustments for a life in the city. Animal Behavior, 85:1101-1112.

Sol D, Gonzalez-Lagos C, Moreira D, Maspons J & Lapiedra O (2014) Urbanisation tolerance and the loss of avian diversity. Ecology Letters, 17:942-950.

Stoen OG, Ordiz A, Evans AL, Laske TG, Kindberg J, Frobert O, Swenson JE & Arnemo JM (2015) Physiological evidence for a human-induced landscape of fear in brown bears (*Ursus arctos*). Physiology & Behavior, 152:244-248

Stracey CM & Robinson SK (2012). Are urban habitats ecological traps for a native songbird? Season-long productivity, apparent survival, and site fidelity in urban and rural habitats. Journal of Avian Biology, 43:50-60.

Sutcliffe OL, Thomas CD, Yates TJ & Greatorex-Davies J (1997). Correlated 509 extinctions, colonizations and population fluctuations in a highly connected ringlet butterfly metapopulation. Oecologia, 109:235-241.

Tella JL, Canale A, Carrete M, Petracci P & Zalba SM (2014). Anthropogenic nesting sites allow urban breeding in burrowing parrots *Cyanoliseus patagonus*. Ardeola, 61:311-321.

Terborgh J, Lopez L, Nunez P, Rao M, Shahabuddin G, Orihuela G, Riveros M, Ascanio R, Adler GH, Lambert TD & Balbas L (2001). Ecological Meltdown in Predator-Free Forest Fragments. Science, 294:1923-1926.

Thomas DW, Blondel J, Perret P, Lambrechts MM & Speakman JR (2001). Energetic and fitness costs of mismatching resource supply and demand in seasonally breeding birds. Science, 291:2598-2600.

Thorington KK & Bowman R (2003). Predation rate on artificial nests increases with human housing density in suburban habitats. Ecography. 26:188-196.

Ursua E, Serrano D & Tella JL. (2005). Does land irrigation actually reduce foraging habitat for breeding lesser kestrels? The role of crop types. Biological Conservation, 122:643-648.

Valcarcel A & Fernandez-Juricic E (2009). Antipredator strategies of house finches: are urban habitats safe spots from predators even when humans are around? Behavioural Ecology and Sociobiology, 63:673-685.

Vogeli M, Serrano D, Pacios F & Tella JL (2010). The relative importance of patch habitat quality and landscape attributes in a declining steppe-bird metapopulation. Biological Conservation, 143:1057-1067.

Wolfe JD, Johnson MD & Ralph CJ (2014). Do birds select habitat 531 or food resources? Nearctic-neotropic migrants in northeastern Costa Rica. PLoS One, 9:1-10.

Capítulo 3

Las relaciones entre el miedo al hombre, el estrés y la supervivencia de los individuos aportan un patrón no aleatorio de distribución de las aves en hábitats urbanos y rurales†

†Rebolo-Ifrán N, Carrete M, Sanz-Aguilar A, Rodríguez-Martínez S, Cabezas S, Marchant T. A. Bortolotti GR y Tella JL (2015). Links between fear of humans, stress and survival support a non-random distribution of birds among urban and rural habitats. Scientific reports, 5:13723.

3.1 Introducción

El continuo crecimiento de la población humana alrededor del mundo es uno de los agentes fundamentales de pérdida de biodiversidad por procesos de extinción local de especies (McKinney 2006; Sol *et al.* 2014). Pese a esto, existe una gran variabilidad en las respuestas de las especies frente a estos drásticos cambios en el ambiente. Este escenario de variabilidad interespecífica ha fomentado el estudio de los rasgos de historia de vida y de los requerimientos ecológicos que permiten que algunas especies prosperen en ambientes urbanos. Utilizando a las aves como modelo de estudio, trabajos comparativos recientes han encontrado una relación entre la variabilidad en la tolerancia ambiental (Bonier *et al.* 2007), los rasgos de historia de vida (Sol *et al.* 2014) y la variabilidad interindividual en el comportamiento de miedo al hombre (Carrete & Tella 2011) y la diferente respuesta de las especies a la urbanización. Sin embargo, para comprender los patrones observados es necesario no sólo hacer una aproximación interespecífica, sino también investigar cómo los individuos de especies concretan responden y hacen frente a la urbanización, analizando para ello los mecanismos fisiológicos y comportamentales asociados (Bonier 2012, Sol *et al.* 2013).

Los costos y beneficios asociados con la urbanización del medio incluyen cambios en la disponibilidad de recursos (Chace & Walsh 2006), riesgo de depredación (Díaz *et al.* 2012; Capítulo 2), densidad de conespecíficos (Rodriguez-Martínez *et al.* 2014), nuevos competidores (Hernández-Brito *et al.* 2014) y perturbación humana (Carrete & Tella 2011), como así también otro tipo de desafíos derivados de las actividades humanas tales como la polución lumínica o el aumento en el ruido (Slabbekoorn & Peet 2003, Da Silva *et al.* 2014). Todos estos factores son posibles causas de estrés que pueden afectar a la eficacia biológica de los individuos, y la forma en la que los individuos afrontan este estrés puede explicar su capacidad para hacer frente a los retos y

oportunidades que ofrecen los medios urbanos y, en última instancia, las diferentes respuestas de las especies a la urbanización (Bonier 2012).

Para comprender si la urbanización representa una oportunidad o un desafío para los individuos es esencial conocer como éstos perciben su ambiente. En este sentido, es esencial estudiar el sistema endócrino dado su rol como mediador de la respuesta fisiológica y comportamental de los organismos al ambiente. Estudios recientes en este nuevo campo de la ecolendocrinología urbana se han dirigido a comprender el rol funcional del eje hipotalámico-pituitario-adrenal (HPA) en mediar la respuesta de los individuos a la urbanización del medio (Bonier 2012), midiendo la carga alostática (las demandas energéticas acumuladas actuales y las que se prevé que acumulará un organismo) que experimentan los individuos de una especie en los diferentes ambientes (Bonier 2012). Para estimar la carga alostática experimentada por individuos urbanos y rurales de la misma especie se ha utilizado la medición de los glucocorticoides, mayormente corticosterona basal (CORT) y corticosterona inducida por estrés. A pesar de que en los últimos años se han llevado a cabo numerosos estudios sobre este tema, utilizando mayormente aves como modelos de estudio, todavía no existe un patrón claro y consistente que revele si existen diferencias en la carga alostática entre conespecíficos urbanos y rurales (Bonier 2012). El hecho de que haya estudios que muestren niveles superiores, inferiores o semejantes de corticosterona en aves urbanas vs rurales puede ser consecuencia de la metodología empleada (medir, en la mayor parte de los casos, niveles agudos de corticosterona en sangre que pueden variar significativamente según el estadio de vida o el ciclo reproductivo de los individuos), pero también reflejar que, si bien el ambiente urbano puede representar un desafío con consecuencias adversas para algunas especies, es por el contrario una oportunidad para otras (Bonier 2012). Por lo tanto, se necesitan más investigaciones

para comprender las causas y consecuencias de las diferencias en la carga alostática de los individuos asociados con la vida urbana, así como las consecuencias en la eficacia biológica, algo que se ha explorado muy poco al día de hoy (Bonier 2012).

El objetivo de este capítulo ha sido dilucidar dos grandes interrogantes propuestos por Bonier en su reciente revisión bibliográfica (Bonier 2012). Las preguntas que han surgido son las siguientes: 1) ¿Las respuestas hormonales regulan las adaptaciones comportamentales observadas en los ambientes urbanos, como por ejemplo la reducción en la distancia de huida de los individuos? y 2) ¿las relaciones entre los valores hormonales y la eficacia biológica de los individuos se ven afectadas por la urbanización del medio? Estas preguntas las abordamos teniendo en cuenta que la modulación en la sensibilidad del HPA puede ser clave para que los individuos urbanos sean capaces de llevar a cabo comportamientos esenciales como son la alimentación o la reproducción aún en situaciones de alta exposición a perturbaciones humanas (Bonier 2012). Estudiando un proceso contemporáneo de invasión de medios urbanos por las aves, Carrete y Tella (2011) encontraron que la variabilidad interindividual en el miedo a los humanos (experimentalmente medido como la distancia de huida de los individuos cuando se aproxima un ser humano) puede explicar por qué algunas especies son capaces de colonizar exitosamente estos medios. En este capítulo, nos centramos en una de estas especies, la Lechucita de las Vizcacheras, una especie que puede considerarse como urbana, ya que presenta abundancias y densidades más altas en hábitats urbanos que en los entornos rurales (Carrete & Tella 2011, Rodriguez-Martínez *et al.* 2014). Las lechuzas presentan una alta consistencia individual en su miedo al hombre a lo largo de toda su vida (repetibilidad > 0.90, Carrete & Tella 2013), lo que sugiere que los valores bajos de distancia de huida registrados en las aves urbanas no son consecuencia de la habituación de los individuos a la presencia

humana sino de la selección de fenotipos capaces de soportar esta perturbación (Carrete & Tella 2011, Møller 2014). Bajo este paradigma, si los fenotipos comportamentales de los individuos se ajustan a los distintos niveles de perturbación humana que se registran en hábitats urbanos y rurales, como postulan las hipótesis de selección de hábitat determinada por las perturbaciones humanas (Carrete & Tella 2010) y la del ajuste del fenotipo al hábitat (Edelaar & Bolnick 2012), las aves urbanas no percibirían sus hábitats como más estresantes que sus congéneres rurales. Una predicción importante de esto es que la carga alostática (valores de corticosterona) de los individuos urbanos y rurales no debería diferir, ni guardar relación con la distancia de huida de los individuos. La mayoría de los estudios que han utilizado los valores de corticosterona como indicadores de la carga alostática de los individuos han utilizado muestras de sangre tomadas en un momento puntual, las cuales pueden ser particularmente informativas ya que caracterizan el funcionamiento del eje HPA e indican el estado fisiológico de un individuo en el instante de muestreo. Sin embargo, el marco de tiempo de este tipo de muestras es limitado, por lo que se han desarrollado nuevas medidas que integran los valores de los glucocorticoides a más largo plazo, como por ejemplo la concentración de corticosterona en pluma ($CORT_f$). Este tipo de biomarcador, cuyo periodo de tiempo es significativamente más largo que si se analiza la sangre, se ha podido relacionar con diversos factores ecológicos, sugiriendo que es capaz de expresar la respuesta global de los individuos frente a las diferentes fuentes de variabilidad ambiental a las que se enfrentan (Bortolotti *et al.* 2008). Es importante destacar que los niveles de corticosterona se incrementan y depositan en las plumas cuando los individuos están expuestos durante un largo periodo a factores estresantes (Fairhurst *et al.* 2013), como podría esperarse si la vida urbana fuera, en realidad, una fuente constante de estrés para los individuos urbanos. También se ha sugerido que los valores de corticosterona en pluma podrían ser utilizados como una medida de los efectos de arrastre ("carry-over";

Legagneux *et al.* 2013). De hecho, dos estudios recientes mostraron vínculos entre la corticosterona en pluma y la supervivencia en dos especies de aves (Koren *et al.* 2012, Harms *et al.* 2015). En este capítulo, se han examinado las relaciones entre los valores de corticosterona en pluma y la supervivencia inmediata de los individuos (la supervivencia al año siguiente de la toma de la muestra de estrés). La predicción es que ambas variables se relacionarán negativamente, como predice la hipótesis que relaciona la eficacia biológica de los individuos con los niveles de corticosterona (Bonier *et al.* 2009), independientemente del hábitat donde se encuentren los individuos. Con este propósito, se anillaron individuos de lechuzas que crían en ambientes urbanos y rurales, medimos sus distancias de huida y los valores de corticosterona en pluma, realizando un seguimiento de los mismos para estimar su supervivencia en la siguiente temporada reproductiva. Los resultados apoyan nuestras predicciones, pero también muestran relaciones complejas entre los niveles de corticosterona en pluma y la supervivencia, posiblemente debidas a las presiones ecológicas diferenciales que afectan a los individuos en zonas urbanas y rurales distintas de las derivadas propiamente de la presencia humana.

3.2 Materiales y métodos

3.2.1 Sistema de estudio y procedimientos de campo

El estudio fue realizado en un área de 5400 km^2 de pastizales naturales, campos destinados a la ganadería, cultivos de cereales y áreas urbanas que rodean a la ciudad de Bahía Blanca (Buenos Aires, Argentina), donde las Lechucitas de las Vizcacheras anidan en madrigueras excavadas por ellas mismas o por mamíferos excavadores (Carrete & Tella 2010, 2013, Rodriguez-Martínez *et al.* 2014). Entre los

años 2006 y 2013, se realizó un seguimiento exhaustivo de la población, encontrando un total de 1501 nidos activos diferentes. Los nidos urbanos (n = 545) se localizaron en jardines privados y públicos, espacios vacíos entre casas, bordes de las calles y a lo largo de las grandes avenidas de la ciudad. Los nidos rurales (n = 956) se encontraron ubicados en las extensiones de pastizales naturales, pastizales destinados a la ganadería y en los cultivos de cereales, donde la presencia y las actividades humanas son mínimas (Carrete y Tella 2011). En la zona de estudio no existe un ambiente intermedio muy claro entre los hábitats urbanos y rurales ya que las áreas urbanizadas están inmediatamente rodeadas por áreas rurales.

Durante la temporada de cría (finales de noviembre hasta principios de enero) de los años 2006, 2008 y 2009, se capturaron un total de 183 individuos adultos reproductores (74 en zonas rurales y 109 en zonas urbanas). Las aves fueron marcadas con anillos de pvc con un código alfanumérico único que permite su lectura a distancia usando telescopios. Con el fin de conocer el sexo de los individuos, se recogieron muestras de sangre para el sexado molecular de los mismos (Rodriguez-Martínez *et al.* 2014), mientras que para la determinación de corticosterona en pluma se extrajo a cada individuo una pluma externa de la cola. El reavistaje de los individuos anillados se realizó durante un monitoreo intensivo de la zona de estudio entre los años 2007 y 2012. Para ello, se examinaron todos los sitios de reproducción conocidos, así como zonas no ocupadas previamente pero con un hábitat adecuado con el fin de detectar nuevos sitios de reproducción.

Se midió la distancia de huida (FID, *flight initiation distance*), calculada como la distancia a la que los individuos huyen al aproximarse un ser humano, de 121 de los 183 individuos muestreados para la determinación de corticosterona en pluma, siguiendo el protocolo estándar utilizado en estudios anteriores (Carrete & Tella 2010, 2013). Las distancias de huida se midieron en días con buen

clima, evitando las horas más calurosas y los días de lluvia o viento fuerte. Se procuró que al momento de la medición de este comportamiento los individuos se encontraran descansando cerca o en la entrada de sus nidos durante el día. Para los análisis, se utilizaron tanto los valores individuales de distancia de huida como sus promedios (para aquellos casos en que se obtuvo más de una medida para un mismo individuo en un año o en años diferentes). El promedio de las distancias de huida es válido como medida individual ya que este comportamiento es altamente repetible dentro de una temporada reproductora (r = 0,84 - 0,92) y a lo largo de la vida adulta de los individuos (r = 0,90 a 0,96) (Carrete & Tella 2010, 2013).

3.2.2 Determinación de Corticosterona en pluma

El estrés experimentado por los individuos se estimó mediante la medición de la concentración de corticosterona en pluma siguiendo la metodología descripta en Bortolotti *et al.* (2008). Al contrario de la medición de corticosterona en sangre, la corticosterona en pluma refleja la actividad del eje HPA de un individuo dentro de un plazo de días o semanas (dependiendo de la velocidad de la muda de la especie estudiada). De esta forma, este rasgo hormonal integra, no sólo la intensidad de la respuesta fisiológica, sino también el tiempo en que la corticosterona se esta secretando al torrente sanguíneo y la frecuencia de exposición a factores estresantes (Bortolotti *et al.* 2008, 2009, Fairhurst *et al.* 2013). Actualmente, para la Lechucita de las Vizcacheras, no se dispone de información acerca de la tasa de crecimiento de las plumas y las barras de crecimiento no son visibles como en otras especies. Las estimaciones para otros Strigiformes muestran que el crecimiento de las plumas de vuelo puede ser de 1,9 a 3,1 mm/día (Wood 1950), con lo cual una pluma de cola típica de una Lechucita de las Vizcacheras puede estar completamente desarrollada luego de 30 a 50 días. A pesar de que esta estimación puede no ser

precisa, la corticosterona en pluma puede reflejar el estrés experimentado por los individuos durante un periodo de tiempo de al menos tres a cuatro semanas, correspondiente al periodo de la muda pre-cría de los individuos adultos. En el área de estudio, las Lechucitas de las Vizcacheras son sedentarias y permanecen en sus territorios de cría a lo largo de todo el año, con lo cual, todos los individuos estudiados estuvieron potencialmente expuestos a los mismos factores de estrés asociados a sus hábitats a lo largo del ciclo anual.

Para cuantificar la corticosterona en pluma, el primer paso fue medir la longitud de cada pluma luego de retirar el cálamo (Bortolotti *et al.* 2010). Luego, se cortaron con tijeras las barbas de la pluma en pequeños trozos (menores a 5 mm) y se colocaron en un vial de vidrio con 10 ml de metanol para la extracción de la corticosterona (Bortolotti *et al.* 2008, 2009). Posteriormente, los viales se colocaron en un baño ultrasónico a temperatura ambiente durante 30 minutos, seguido de una incubación a 50°C durante toda la noche en un baño-maría con agitación. Mediante una filtración en vacío, se separó el metanol conteniendo la hormona. Los viales con el extracto de metanol se colocaron abiertos en un baño de agua a 50°C en una campana de humo bajo aire hasta que estuvieron completamente secos. Cuando la evaporación de las muestras estuvo completa, los residuos del extracto se reconstituyeron en 600 ml *buffer* de fosfato (0.05 M, pH 7.6) y se congelaron a - 20°C hasta la medición posterior de corticosterona. La eficacia de la extracción fue evaluada mediante la inclusión de muestras de plumas enriquecidas con una pequeña cantidad (c. 4000 dpm) de 3H-corticosterona. El coeficiente de variación para los cinco grupos diferentes varió de 5,31 (dentro del ensayo) a 8,32 (entre ensayos). Los valores de corticosterona en pluma se expresan como una función de la longitud de la pluma (pg mm-1), según Bortolotti *et al.* (2008, 2009).

3.2.3 Análisis estadístico

Se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM, utilizando la función de enlace identidad y la distribución normal de errores) para evaluar si la distancia de huida (en escala logarítmica) difirió entre los individuos rurales y urbanos muestreados, controlando por sexo (Carrete & Tella 2010, 2011, 2013). Se muestrearon ambos miembros de la pareja reproductora de cada territorio en sólo el 25% de los territorios, lo cual no permitió controlar en los modelos por el potencial efecto del territorio como efecto aleatorio. Sin embargo, un estudio previo llevado a cabo en la misma población de lechuzas y utilizando una muestra de mayor tamaño, mostró sólo un ligero efecto del territorio y los resultados fueron casi idénticos cuando el modelo no fue ajustado incluyendo esta variable como efecto aleatorio (Carrete & Tella 2013). El efecto del año de medición de la distancia de huida de cada individuo fue incorporado en los modelos dada la elevada consistencia en este comportamiento. También se utilizaron GLMs para evaluar las posibles diferencias en las concentraciones de corticosterona en pluma (en escala logarítmica) entre los individuos urbanos y rurales, controlando por posibles fuentes de variabilidad como el sexo y el año de muestreo (incorporados en los modelos como efectos fijos). Se tuvo en cuenta el año de muestreo debido a que la corticosterona en pluma de los individuos puede variar debido a variaciones anuales en el tipo y la intensidad de las fuentes de estrés (Legagneux *et al.* 2013). Todos los modelos se ajustaron utilizando el programa R (R Core Team 2015).

3.2.4 Análisis de supervivencia

Se analizaron las historias de vida de los 183 individuos muestreados en 2006, 2008 y 2009 para corticosterona, con el fin de evaluar el efecto de los niveles de corticosterona en pluma sobre la supervivencia inmediata (a la siguiente temporada reproductiva) de los individuos. Cabe destacar que no hubo individuos que cambiaran de hábitat de reproducción (urbano o rural) durante el periodo de estudio.

La supervivencia (φ) y las probabilidades de reavistaje/recaptura (p) se estimaron simultáneamente mediante el procedimiento de máxima verosimilitud (Lebreton *et al.* 1992) y los modelos de supervivencia fueron construidos utilizando el programa MARK (White & Burnham 1999). Los análisis de captura-recaptura se efectuaron en dos pasos. Primero, se probaron los efectos temporales y de hábitat en las probabilidades de supervivencia y de reavistaje/recaptura. Luego, se seleccionó la mejor estructura en este parámetro para probar específicamente los efectos de la corticosterona sobre las probabilidades de supervivencia inmediata. En este caso, se modeló la supervivencia luego del primer año como una función de la covarianza de la corticosterona en pluma, incluidos los efectos lineales y cuadráticos. Los análisis exploratorios no detectaron un efecto del sexo en la supervivencia ni en las probabilidades de reavistaje/recaptura, como tampoco una relación clara con los valores de corticosterona en pluma (ver resultados), por lo que no se incluyó el sexo en los modelos finales de supervivencia para evitar su sobreparametrización. La bondad de ajuste del modelo general de Cormack-Jolly-Seber por grupo (aves urbanas y rurales; $\varphi_{t*g}\ p_{t*g}$) se evaluó mediante el programa U-CARE 2.3.2 (Choquet *et al.* 2009). El mejor modelo se seleccionó utilizando el Criterio de Información de Akaike ajustado por el tamaño efectivo de la muestra (AICc, Burnham & Anderson 2002). Los modelos que difirieron en menos de 2 puntos de AICc fueron considerados equivalentes (Burnham & Anderson 2002). También se calculó para cada modelo el peso de Akaike (w), como un índice de su plausibilidad relativa (Burnham & Anderson 2002).

3.3 Resultados

3.3.1 Miedo a los humanos y estrés

Las Lechucitas de las Vizcacheras urbanas presentaron distancias de huida más cortas que sus conespecíficos rurales (aves urbanas: media = 18,29 m; EE = 1,05; n = 72; aves rurales: media = 54,51 m; EE = 3,83; n = 49), incluso cuando tuvo en cuenta que la distancia de huida de los machos era más baja que en las hembras– (aunque las diferencias no fueron estadísticamente significativas; media machos= 31,19 m; EE = 3,49; n = 56; media hembras= 34,48 m; EE = 3,12; n = 65) (Tabla 3.1). Esta interacción tan cercana con los humanos no supuso una fuente extra de estrés, ya que los individuos urbanos presentaron concentraciones de corticosterona en pluma casi idénticas a los rurales (aves urbanas: media = 9,61 pg/mm; EE = 0,38; n = 72; aves rurales: media = 9,57 pg/mm; EE = 0,33; n = 49; Figura 3,1). La corticosterona en pluma no difirió entre los tipos de hábitat, incluso cuando se controló por el año de muestreo y por la leve y marginalmente significativa menor concentración de corticosterona en pluma en machos (media = 9,01 pg/mm, EE = 0,29, n = 56) frente a hembras (media = 10,10 pg/mm; EE = 0,40; n = 65; Tabla 3.1). Las concentraciones de corticosterona en pluma no estuvieron relacionadas con los valores de distancia de huida ni cuando se consideraron a todos los individuos juntos (Tabla 3.1) ni cuando se tuvo en cuenta las potenciales diferencias entre hábitats (interacción hábitat * FID: $F_{1,115}$ = 0,05; p = 0,82; Figura 3.1).

Tabla 3.1: Modelos obtenidos al comparar la distancia de huida y los valores de corticosterona en pluma ($CORT_f$) entre individuos urbanos y rurales (n = 121 individuos) de Lechucita de las Vizcacheras.

Variable dependiente	**Variables independientes**	**F**	**df**	**P**	**R^2 ajustado**
(log) FID	Hábitat	115,20	1; 118	0,0001	0,49
	Sexo	1,45	1; 118	0,2311	
(log)CORT	Hábitat	0,34	1; 116	0,5591	0,003
	Sexo	3,62	1; 116	0,0594	
	Año	0,28	1; 116	0,5953	
	FID	0,38	1; 116	0,5398	

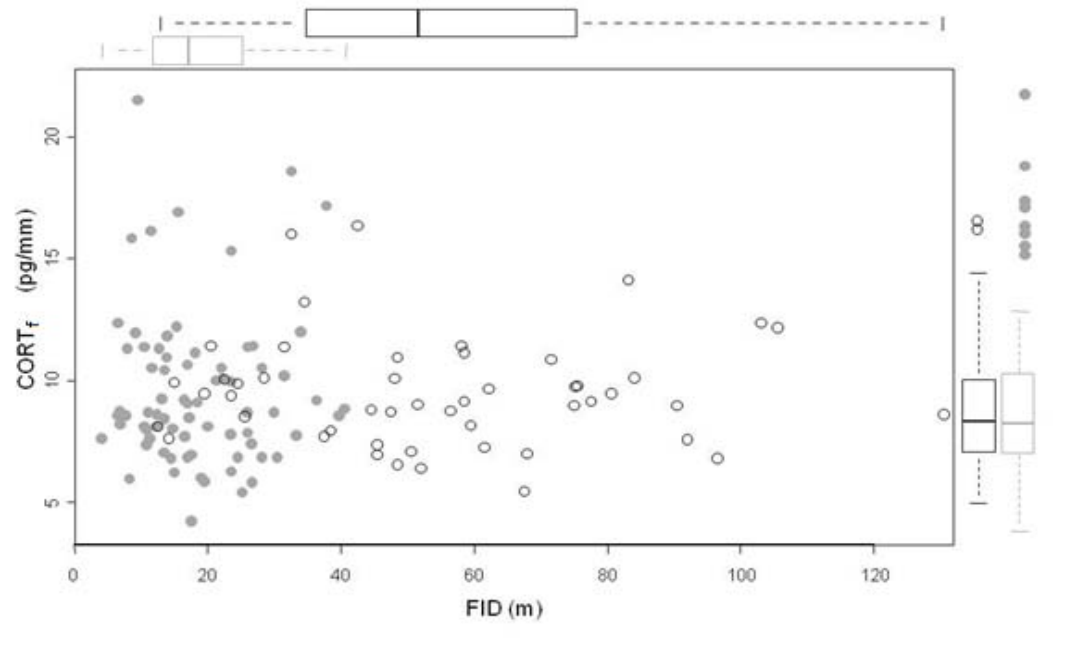


Figura 3.1: Relación entre los valores de corticosterona en pluma ($CORT_f$) y distancia de huida (FID) de individuos urbanos (puntos grises) y rurales (puntos blancos) de Lechucita de las Vizcacheras. En los márgenes externos se incluyen los gráficos de barras para la FID y los valores de $CORT_f$ de los individuos rurales (n = 49) y urbanos (n = 72).

3.3.2 Estrés y supervivencia

El modelo general mostró una bondad de ajuste adecuada (χ^2 = 2; df = 5; p = 0,85). Para la selección de modelos en un principio se pusieron a prueba los efectos del tiempo y el tipo de hábitat sobre las probabilidades de reavistaje/recaptura (p) y supervivencia (φ) (Tabla 3.2). El mejor modelo (Modelo 1; Tabla 3.2) incluyó un efecto del tiempo sobre la probabilidad de reavistaje/recaptura, la cual fue relativamente alta (Media = 0,81; IC = 0,68-0,89) y no varió entre hábitats. La supervivencia, en cambio, sí difirió entre hábitats, siendo más del doble en individuos urbanos (φ = 0,59) que en individuos rurales (φ = 0,25, Figura 3.2). Los modelos que adicionalmente incluyeron un efecto

temporal sobre la supervivencia tuvieron unΔAICc > 2 y uno s pesos de Akaike muy bajos (Tabla 3.2). En base a estos resultados, se seleccionó la estructura del mejor modelo para testear los efectos de los niveles de corticosterona en pluma sobre la supervivencia inmediata de los individuos.

Tabla 3.2. Modelado de la supervivencia (φ) y la probabilidad de reavistaje/recaptura (p) para 183 Lechucitas de las Vizcacheras adultas. AICc: Criterio de Información de Akaike ajustado por el tamaño efectivo de la muestra; ΔAICc: diferencia en AICc entre el modelo actual y el modelo con el valor más bajo de AICc; w_i: peso de Akaike; NP: número de parámetros estimables; devianza: desviación relativa. Notación del modelo: "+": variación en paralelo, efecto aditivo; "X": interacción; "." : constante (es decir, no se considera ningún efecto); "habitat" = parámetros diferentes para las aves urbanas y rurales; "time" = diferencias entre años.

Modelo	**Estructura del modelo**	**AICc**	**ΔAICc**	**w_i**	**NP**	**devianza**
1	φ (hábitat) *p* (tiempo)	409,229	0,00	0,528	8	392,702
2	φ (hábitat x tiempo) *p* (tiempo)	411,303	2,07	0,187	17	374,985
3	φ (hábitat + tiempo) *p* (tiempo)	412,345	3,12	0,111	13	384,987
4	φ (hábitat x tiempo) *p* (hábitat + tiempo	412,794	3,56	0,089	18	374,193
5	φ (hábitat x tiempo) *p* (hábitat)	414,613	5,38	0,036	14	385,040
6	φ (hábitat x tiempo) *p* (.)	414,754	5,52	0,033	13	387,396
7	φ (hábitat x tiempo) *p* (tiempo)	416,156	6,93	0,017	20	372,938
8	φ (.) *p* (tiempo)	433,641	24,41	0,000	7	419,232
9	φ (t) *p* (tiempo)	434,354	25,12	0,000	11	411,376

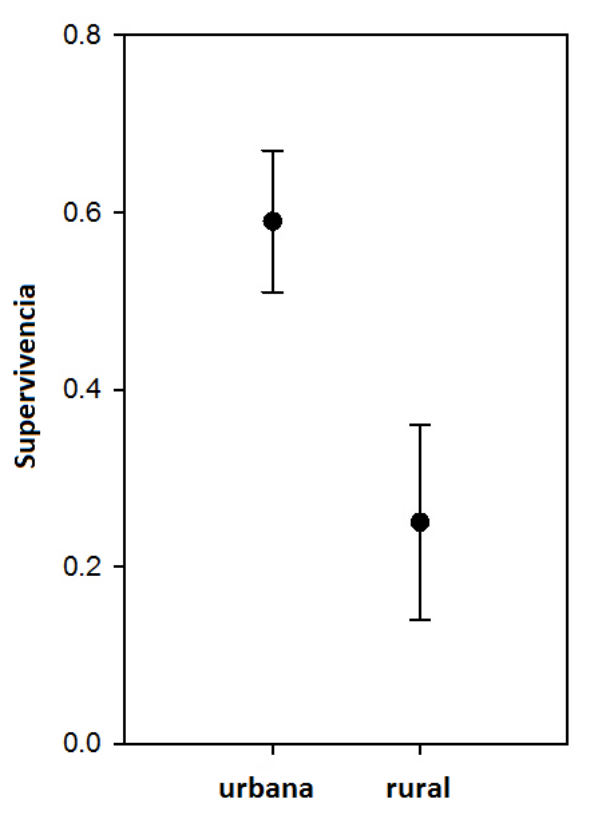


Figura 3.2. Supervivencia anual estimada (media y 95% IC) obtenida para 109 individuos urbanos y 74 rurales adultos de Lechucitas de las Vizcacheras.

El efecto de los niveles de corticosterona en pluma fue retenido en la selección de modelos (Tabla 3.3). El mejor modelo, en términos de AICc (Modelo 1a, Tabla 3.3), mostró que la supervivencia inmediata disminuye cuando aumentan los valores de corticosterona en pluma en individuos rurales (logit φ_{rural} = 1,851 (IC: -1,846-5-548) -0,382 (IC: -0,815 - 0,052) * $CORT_f$), mientras que en individuos urbanos se encontró una relación cuadrática (logit φ_{urbana} = -4,547 (IC: - 8,424 - -

0,671) + 0,917 (IC: 0,189 - 1,644) * $CORT_f$ - 0,034 (IC: -0,0065 - -0,004) * $CORT_f$ ^{2}). Sin embargo, el intervalo de confianza para la estimación de la pendiente lineal de los individuos incluyó al cero, lo que indica que el efecto no es significativo. El modelo más parsimonioso y sin este efecto fue equivalente en términos de AICc (Modelo 1b; ΔAICc = 1,90, Tabla 3.3), e indica que los valores de corticosterona en pluma tuvieron un efecto no detectable sobre la supervivencia de los individuos rurales, mientras que en individuos urbanos la relación fue cuadrática (logit φ_{urbana} = - 4,646 (IC: -8,493 - -0,798) + 0,927 (IC: 0,205 - 1,650) * $CORT_f$ - 0,034 (IC: -0,065 - -0,004) * $CORT_f^2$). El ΔAICc entre los modelos 1b y 1i (el modelo sin efecto de los niveles de corticosterona en pluma sobre la supervivencia de individuos urbanos y rurales) fue 5,38 (Tabla 3.3), lo cual apoya la relación supervivencia -corticosterona en el caso de los individuos urbanos (Figura 3.3). Por tanto, además de las diferencias en las supervivencia asociadas al hábitat, los niveles de la corticosterona en pluma tuvieron un efecto significativo en la supervivencia de las aves urbanas, siendo las probabilidades de supervivencia más altas para niveles intermedios de corticosterona en pluma (Figura 3.3)

Tabla 3.3. Modelado de los efectos de los niveles de corticosterona en pluma ($CORT_f$) sobre la supervivencia inmediata (φ) de individuos adultos urbanos (n = 109) y rurales (n = 74) de Lechucita de las Vizcacheras. En todos los modelos, las probabilidades de reavistaje/recaptura (p) variaron con el tiempo y la supervivencia inmediata, luego del muestreo de los valores de corticosterona en pluma, se consideró constante en el tiempo y diferente para los individuos urbanos y rurales. Notación del modelo: ".": constante (es decir, ningún efecto de la $CORT_f$); "CORT = efecto lineal de la $CORT_f$; CORT + $CORT^2$ = efecto cuadrático de la $CORT_f$. Todas las demás notaciones son idénticas a la Tabla 3.1.

Modelo	**φ urbano**	**φ rural**	**AICc**	**ΔAICc**	**wi**	**NP**	**devianza**
1a	CORT + $CORT^2$	CORT	403,89	0,00	0,39	13	376,54
1b	CORT + $CORT^2$	-	405,79	1,90	0,15	12	380,63
1c	CORT + $CORT^2$	CORT + $CORT^2$	406,07	2,18	0,13	14	376,50
1d	CORT	CORT	406,31	2,41	0,12	12	381,15
1e	-	CORT	406,95	3,06	0,08	11	383,98
1f	CORT	-	408,33	4,43	0,04	11	385,35
1g	CORT	CORT + $CORT^2$	408,48	4,58	0,04	13	381,12
1h	-	CORT + $CORT^2$	409,12	5,23	0,03	12	383,96
1i	-	-	409,28	5,38	0,03	10	388,46

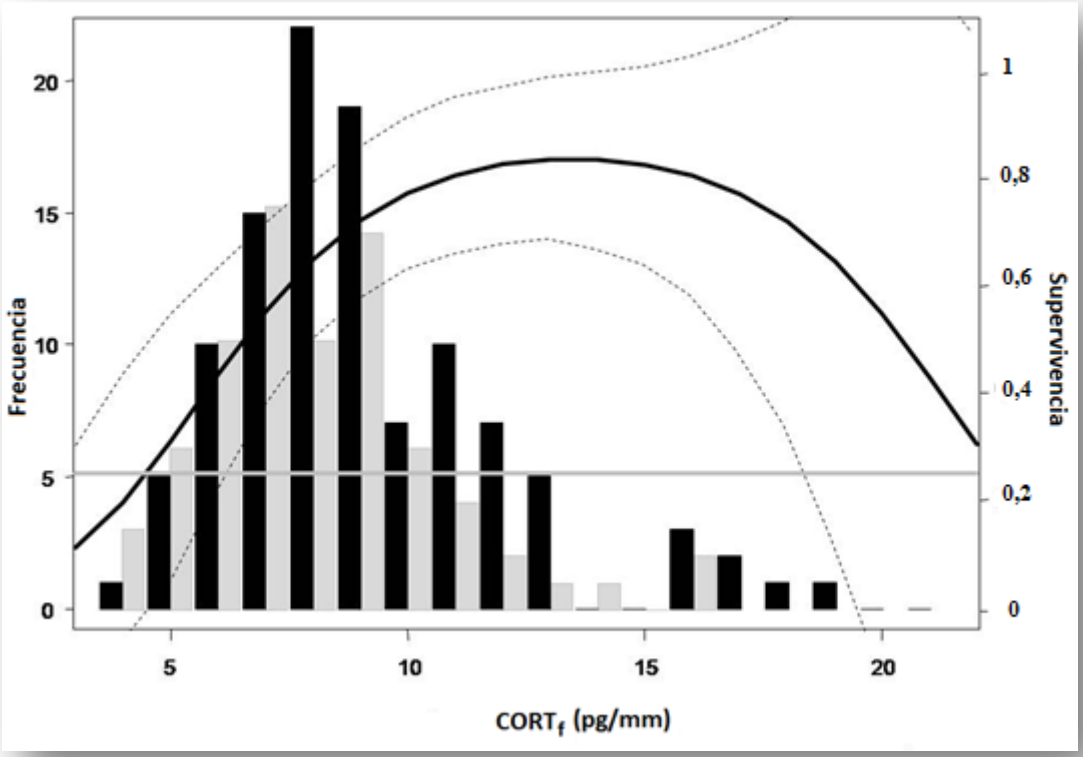


Figura 3.3. Distribución de los niveles de corticosterona en pluma ($CORT_f$) en individuos urbanos (n = 109, barras negras) y rurales (n = 74, barras grises) de Lechucita de las Vizcacheras. Se muestra la relación entre los valores de $CORT_f$ y la supervivencia inmediata estimada para los individuos urbanos (línea de color negro, IC del 95% representado como líneas discontinuas). No hubo una relación significativa para los individuos rurales (ver resultados).

3.4 Discusión

3.4.1 Perturbaciones humanas y estrés en aves urbanas y rurales

Numerosos estudios actuales muestran cómo la presencia humana puede modificar las actividades de los animales y sus distribuciones como consecuencia de alteraciones comportamentales

(Bonier 2012, Fairhurst *et al.* 2013). De hecho, se ha propuesto que la capacidad de ciertas especies para prosperar en hábitats urbanos, los hábitats más pobladas de todo el mundo, se puede atribuir a su alta variabilidad interindividual en el miedo a los humanos, de modo que sólo los individuos más audaces (es decir, los que tienen menos miedo al hombre en comparación con sus congéneres) pueden ocupar exitosamente estos ambientes (Carrete & Tella 2010, 2011, 2013). Los resultados presentados aquí, que muestran que las distancias de huida de los individuos urbanos son más cortas que las de los rurales, no son nuevos y corroboran los resultados de estudios previos llevados a cabo con esta especie (Carrete & Tella 2010, 2013) así como otros estudios también llevados a cabo con aves que muestran el mismo patrón de mayor tolerancia hacia los seres humanos en individuos urbanos (Møller 2014). Tradicionalmente, este patrón se ha considerado como resultado de la habituación a la perturbación humana (Blumstein 2014), aunque sin tener en cuenta nunca la identidad de los individuos estudiados. Sin embargo, cuando se siguen individuos marcados a largo plazo, como hicimos con las Lechucitas de las Vizcacheras, se observa que la distancia de huida de los individuos permanece prácticamente constante a lo largo de toda su vida (Carrete & Tella 2013), apoyando la idea de que las diferencias en el comportamiento entre congéneres urbanos y rurales son más probablemente debidos a procesos selectivos que de habituación (Carrete & Tella 2011, Atwell *et al.* 2012, Møller 2014). Las zonas urbanizadas podrían ser seleccionadas por los individuos con personalidades capaces de hacer frente a los retos urbanos, incluida la presencia humana (Atwell *et al.* 2012, Miranda *et al.* 2013). Las personalidades o síndromes conductuales son combinaciones relativamente estables de rasgos comportamentales y fisiológicos que les confieren a los individuos diferentes eficacias biológicas bajo condiciones ambientales divergentes (Coppens *et al.* 2010). Distintos estudios han demostrado que la expresión de estos comportamientos y sus bases fisiológicas presentan un componente

genético (Øverli *et al.* 2007), de tal manera que las presiones selectivas asociadas con la vida urbana pueden tener consecuencias a largo plazo no sólo ecológicas sino también evolutivas. De hecho, un estudio reciente sobre el Junco Ojioscuro (*Junco hyemalis*) en ambientes urbanos y rurales apoya el papel de la selección frente a la deriva o los efectos fundadores para explicar los cambios en las distancias de huida de los individuos urbanos en periodos cortos de tiempo (Atwell *et al.* 2012).

En este capítulo, determinamos las relaciones entre las respuestas hormonales de los individuos al estrés y su tolerancia a las perturbaciones humana. Según los argumentos anteriores, no cabría esperar una relación entre los valores de distancia de huida y de corticosterona en pluma, ni diferencias en los valores de corticosterona en pluma entre los individuos urbanos y rurales. Si los individuos optan por criar en hábitats urbanos (Carrete & Tella 2011) o en sitios rurales con diferentes niveles de perturbación humana en función de su tolerancia a los seres humanos (Carrete & Tella 2010), entonces todos los individuos deberían percibir un estrés similar en el hábitat en el que se establecen. En este sentido, nuestros resultados apoyan estas predicciones. Sorprendentemente, dos estudios experimentales encontraron que las aves urbanas criadas en condiciones homogenéas de cautividad mostraron respuestas atenuadas de estrés durante el manejo, en comparación con sus congéneres silvestres (Partecke *et al.* 2006, Atwell *et al.* 2012), apoyando su mayor tolerancia a las perturbaciones humanas. Por otra parte, la acumulación de resultados aparentemente contradictorios, incluso obtenidos a partir de una sola especie, podrían derivarse, al menos parcialmente, de las cuestiones metodológicas y de la variabilidad en las fuentes de estrés entre las especies (Bonier 2012). En cuanto a las cuestiones metodológicas, tanto las concentraciones de corticosterona basal como las inducidas por estrés son medidas a corto plazo de la actividad del eje HPA, que

además han sido obtenidos frecuentemente en diferentes etapas de la vida de los individuos (Bonier 2012). Los estudios realizados hasta la fecha no han mostrado ningún patrón consistente en la repetibilidad intra-individual de estos rasgos hormonales, incluso cuando se mide en una única etapa del ciclo de vida y en el mismo hábitat, sugiriendo una naturaleza plástica para estos rasgos (Ouyang *et al.* 2011, Legagneux *et al.* 2013, Baugh *et al.* 2014). Esto hace que su interpretación biológica sea difícil (Crespi *et al.* 2013), incluyendo la evaluación de las diferencias en la carga alostática entre individuos urbanos y rurales (Bonier 2012). En este caso, la corticosterona depositada en plumas refleja la duración y la amplitud de la secreción de glucocorticoides durante todo el período de crecimiento de las plumas (Bortolotti *et al.* 2008, 2009, Fairhurst *et al.* 2013) dentro de una sola etapa del ciclo de vida de los individuos, que en algunos casos podría abarcar varias semanas (ver Métodos). Tanto la duración y la amplitud de la actividad del eje HPA son determinantes importantes de la concentración de corticosterona en pluma, por lo que no siempre habrá una correlación directa entre la concentración de la hormona en plasma y en pluma, especialmente si la elevación de corticosterona en plasma es relativamente moderada y breve (Fairhurst *et al.* 2013). Sin embargo, si la vida urbana realmente representa una fuente constante de estrés para los individuos, no cabe esperar que éstos tengan una vida más corta, pero si al menos unos niveles de corticosterona en plasma sostenidos durante un período suficientemente largo como para elevar las concentraciones de corticosterona en pluma (Fairhurst *et al.* 2013). Las estimaciones de la consistencia intra-individual de la corticosterona en pluma a través de los años son bajas (Legagneux *et al.* 2013), lo que indica que es un rasgo hormonal plástico que refleja las variaciones en las fuentes de estrés a largo plazo y que podría ser usado para estudiar los efectos a lo largo del tiempo (Legagneux *et al.* 2013). De hecho, la corticosterona en pluma se correlaciona con la supervivencia anual subsiguiente (Koren *et al.* 2012, Harms *et al.* 2015), lo que sugiere que

refleja una exposición relativamente a largo plazo de los individuos a todas las fuentes de estrés con las cuales se enfrentan, y que podría ser una herramienta más fiable para evaluar los efectos de la urbanización en la carga alostática que las mediciones de corticosterona a corto plazo en sangre. En cuanto a la variabilidad en las fuentes de estrés, Bonier (2012) ha compilado una variedad de factores bióticos y abióticos asociados con la urbanización que podrían conducir a cambios tanto positivos como negativos en la carga alostática. No hay cambios aparentes en la temperatura y en la disponibilidad de alimentos que podrían afectar a los individuos urbanos. Es sabido que la baja disponibilidad de alimentos puede causar estrés crónico en animales (Clinchy *et al.* 2004). Sin embargo, el nicho trófico, evaluado mediante isótopos estables, es casi idéntico entre los individuos urbanos y rurales de Lechucitas de las Vizcacheras, y hay una alta disponibilidad de presas en ambos tipos de hábitats (Carrete y Tella, datos no publicados). Por otra parte, la luz artificial no debería presentar una fuente de estrés para las lechuzas, y en todo caso podría facilitar la búsqueda de alimento durante la noche. Resultados preliminares sugieren que la exposición a parásitos y enfermedades tampoco difiere entre los individuos urbanos y rurales de esta especie (Carrete & Tella, datos no publicados). Además, no se espera que el aumento en las densidades de cría en hábitats urbanos genere un aumento en la carga alostática, ya que se ha demostrado que su comportamiento reproductivo no se ve afectado por estas altas densidades (Rodriguez-Martínez *et al.* 2014). Tampoco se espera que la competencia inter-específica aumente; la única especie ecológicamente similar que se aprovecha de las mismas presas (el Halconcito Colorado *Falco sparverius*) es mucho más escaso que la Lechucita de las Vizcacheras tanto en áreas urbanas como rurales (Carrete & Tella 2011). Por lo tanto, los únicos factores que aparentemente difieren de manera clara entre ambos hábitats son el mayor nivel de perturbación humana y el menor riesgo de depredación (Capítulo 2) presentes en las zonas

urbanas comparadas con las rurales. Teniendo en cuenta estas fuentes de estrés, existiría una explicación alternativa a la selección de individuos según su miedo al hombre para explicar las concentraciones idénticas de corticosterona en pluma en individuos urbanos y rurales, que sería el reemplazo de factores estresantes. En esta línea, los depredadores podrían ser un factor de estrés en hábitats rurales mientras que en los hábitat urbanos este mismo estrés lo producirían los seres humanos. La frecuencia de exposición a estos factores de estrés es, sin embargo, muy diferente. Por un lado, la mayoría de los eventos de depredación de los adultos de Lechucitas de las Vizcacheras se dan dentro de sus madrigueras (datos no publicados) y, por lo tanto, la baja tasa de encuentro con depredadores no podría causar un estrés crónico (Clinchy *et al.* 2013), sino más bien directamente la muerte. En la ciudad, en cambio, las aves urbanas se enfrentan constantemente a la presencia humana. Experimentos demográficos han demostrado que la exposición prolongada a los depredadores (o a sus señales) pueden producir estrés fisiológico en los individuos, por ejemplo, elevando los niveles de glucocorticoides, con consecuencias a largo plazo sobre la reproducción y la supervivencia de los animales (Clinchy *et al.* 2013). Por lo tanto, el hecho de que los individuos de la ciudad puedan vivir con éxito manteniendo permanentemente activado su eje HPA debido a los continuos encuentros con los seres humanos no parece viable (Wingfield 2013). Por lo tanto, es más probable que un factor de perturbación permanente como es la presencia humana seleccione a aquellos individuos capaces de tolerar mejor al hombre durante el proceso de colonización de los medios urbanos (Carrete & Tella 2010, 2011).

3.4.2 Estrés y supervivencia

Los estudios que han examinado las relaciones entre los niveles de glucocorticoides y la supervivencia en vertebrados, incluyendo aves

(ej, Brown *et al.* 2005, Blas *et al.* 2007), no mostraron resultados menos desconcertantes que los que evalúan la variabilidad en la carga alostática entre las aves rurales y urbanas, ofreciendo un apoyo controvertido a la hipótesis de la relación entre eficacia biológica y corticosterona (Bonier *et al.* 2009, Crespi *et al.* 2013). La variedad de respuestas halladas entre la corticosterona basal y la inducida por estrés y la supervivencia en aves podría deberse, al menos parcialmente, a la naturaleza de propia de estos rasgos hormonales (corto plazo) y a la variabilidad de la etapa del ciclo biológico en la cual fueron medidos (Bonier *et al.* 2009, Crespi *et al.* 2013). Dos estudios recientes, en los cuales se midió la corticosterona en pluma como una medida integrada a largo plazo de la fisiología del estrés en aves, han encontrado relaciones negativas con la supervivencia posterior al invierno en dos especies, el Gorrión Doméstico (*Passer domesticus*, Legagneux *et al.* 2013 y el Eider común *Somateria mollissima borealis*, Harms *et al.* 2015). En este sentido, el presente trabajo representa el primer estudio que evalúa las diferencias en las relaciones entre los niveles de corticosterona y la supervivencia inmediata entre individuos urbanos y rurales que, además, muestran patrones claramente distintos en ambos. Por un lado, los niveles de corticosterona en pluma mostraron una relación cuadrática con la supervivencia inmediata en los individuos urbanos, semejante al encontrado previamente al evaluar la relación entre corticosterona basal y supervivencia en la Golondrina de Rabadilla Canela *Petrochelidon pyrrhonota* (Brown *et al.* 2005). Este resultado indica una mortalidad (selección) estabilizadora más que direccional, que favorece a los individuos con niveles intermedios de corticosterona (Bonier *et al.* 2009). Aunque son pocos los estudios que han examinado las relaciones no lineales de la corticosterona con la supervivencia, la selección estabilizadora tiene sentido ya que la secreción aguda (a corto plazo) de corticosterona interviene en los cambios fisiológicos y comportamentales rápidos que benefician a la supervivencia inmediata de los individuos, mientras que las situaciones

de estrés crónico (a largo plazo) conducen a una sobrecarga alostática que puede tener consecuencias perjudiciales y comprometer la supervivencia (Bonier *et al.* 2009, Wingfield 2013).

La supervivencia de los individuos rurales, por el contrario, fue menos de la mitad de la observada en los urbanos y no se relacionó con los niveles de corticosterona en pluma de los individuos. Esta notoria diferencia en los patrones observados puede ser resultado de las diferentes presiones de depredación existentes en ambos tipos de hábitat. En general, las aves urbanas presentan un riesgo de depredación menor (Díaz *et al.* 2013; Capitulo 2). En el caso de las Lechucitas, los eventos de depredación en el campo se producen mayormente cuando los depredadores entran en las madrigueras, por lo que no cabe esperar que la capacidad individual para montar una adecuada respuesta al estrés pueda ser importante. Este hecho podría, enmascarar cualquier posible relación entre respuesta al estrés y supervivencia en individuos que viven en zonas rurales. Estos resultados contrastantes que surgen al comparan aves urbanas y rurales ilustran cómo diferentes patrones de relación entre niveles de corticosterona y supervivencia se pueden obtener dentro de una sola especie, población e, incluso, etapa del ciclo de vida de un organismo (Bonier *et al.* 2009), dificultando enormemente la interpretación de los patrones en ausencia de un suficiente conocimiento de las restricciones ecológicas que modelan la demografía de las especies estudiadas.

En conclusión, los resultados de este capítulo sugieren que la vida urbana no incrementa el estrés fisiológico que experimentan los individuos, apoyando la hipótesis de que los individuos seleccionan sus hábitats de reproducción en función de su tolerancia a las perturbaciones humanas (Carrete & Tella 2011, 2013). Se necesita aún muchos más estudios antes de poder generalizar estos resultados a otras especies que están prosperando con éxito en hábitats urbanizados.

3.5 Bibliografía

Atwell JW, Cardoso GC, Whittaker DJ, Campbell-Nelson S, Robertson KW & Ketterson ED (2012). Boldness behavior and stress physiology in a novel urban environment suggest rapid correlated evolutionary adaptation. Behavioral Ecology, 23:960-969.

Baugh, AT, van Oers K., Dingemanse NJ & Hau M. (2014). Baseline and stress-induced glucocorticoid concentrations are not repeatable but covary within individual great tits (Parus major). General and Comparative Endocrinology, 208:154-163.

Blas J, Bortolotti GR, Tella JL, Baos R & Marchant TA (2007). Stress response during development predicts *fitness* in a wild, long lived vertebrate. Proceedings of the National Academy of Sciences, 104:8880-8884.

Blumstein DT (2014). Attention, habituation, and antipredator behaviour: implications for urban birds. Avian urban ecology: Behavioural and Physiological Adaptations, 41-53.

Bókony V, Kulcsár A, Tóth Z & Liker A (2012). Personality traits and behavioral syndromes in differently urbanized populations of house sparrows (*Passer domesticus*). PLoS One, 7:36639.

Bonier F, Martin PR & Wingfield, JC (2007). Urban birds have broader environmental tolerance. Biology Letters, 3:670-673.

Bonier F, Martin PR., Moore IT & Wingfield JC (2009). Do baseline glucocorticoids predict fitness?. Trends in Ecology & Evolution, 24:634-642.

Bonier F (2012). Hormones in the city: endocrine ecology of urban birds. Hormones and Behavior, 64:763-772.

Bortolotti GR, Marchant TA, Blas J & German T (2008). Corticosterone in feathers is a long-term, integrated measure of avian stress physiology. Functional Ecology, 22:494-500.

Bortolotti GR, Marchant T, Blas J & Cabezas S (2009). Tracking stress: localisation, deposition and stability of corticosterone in feathers. Journal of Experimental Biology, 212:1477-1482.

Bortolotti GR (2010). Flaws and pitfalls in the chemical analysis of feathers: bad news–good news for avian chemoecology and toxicology. Ecological Applications, 20:1766-1774.

Brown CR, Brown MB, Raouf SA, Smith LC & Wingfield JC (2005). Effects of endogenous steroid hormone levels on annual survival in cliff swallows. Ecology, 86:1034-1046.

Burnham KP & Anderson DR (1998). Model selection and inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York.

Carrete M. & Tella JL (2010). Individual consistency in flight initiation distances in burrowing owls: a new hypothesis on disturbance-induced habitat selection. Biology Letters, 6:167-170.

Carrete M & Tella JL (2011). Inter-individual variability in fear of humans and relative brain size of the species are related to contemporary urban invasion in birds. PLoS One, 6:e18859.

Carrete M & Tella JL (2013). High individual consistency in fear of humans throughout the adult lifespan of rural and urban burrowing owls. Scientific Reports, 3:3524.

Chace JF & Walsh JJ (2006). Urban effects on native avifauna: a review. Landscape and Urban Planning, 74:46-69.

Choquet R, Lebreton JD, Gimenez O, Reboulet AM & Pradel R. (2009). U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and

manipulating CApture–REcapture data. Ecography, 32:1071-1074.

Clinchy M, Zanette L, Boonstra R, Wingfield, JC & Smith JN (2004). Balancing food and predator pressure induces chronic stress in songbirds.Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 271:2473-2479.

Clinchy M, Sheriff MJ & Zanette LY (2013). Predator-induced stress and the ecology of fear. Functional Ecology, 27:56-65.

Coppens CM, de Boer SF & Koolhaas JM (2010). Coping styles and behavioural flexibility: towards underlying mechanisms. Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 365:4021-4028.

Crespi EJ, Williams TD, Jessop TS & Delehanty B (2013). Life history and the ecology of stress: how do glucocorticoid hormones influence life-history variation in animals?. Functional Ecology, 27:93-106.

Da Silva A, Samplonius JM, Schlicht E, Valcu M & Kempenaers B (2014). Artificial night lighting rather than traffic noise affects the daily timing of dawn and dusk singing in common European songbirds. Behavioral Ecology, 25:1037-1047.

Díaz M, Møller AP, Flensted-Jensen E, Grim T, Ibáñez-Álamo JD, Jokimäki J, Markó G & Tryjanowski P (2013). The geography of fear: a latitudinal gradient in anti-predator escape distances of birds across Europe. PloS One, 8:64634.

Edelaar P & Bolnick DI (2012). Non-random gene flow: an underappreciated force in evolution and ecology. Trends in Ecology & Evolution, 27:659-665.

Evans J, Boudreau K & Hyman J (2010). Behavioural syndromes in urban and rural populations of song sparrows. Ethology, 116:588-595.

Fairhurst GD, Marchant TA, Soos C, Machin KL & Clark RG (2013). Experimental relationships between levels of corticosterone in plasma and feathers in a free-living bird. Journal of Experimental Biology, 216:4071-4081.

Harms NJ, Legagneux P, Gilchrist HG, Bêty J, Love OP, Forbes MR, Bortolotti GR. & Soos C (2015). Feather corticosterone reveals effect of moulting conditions in the autumn on subsequent reproductive output and survival in an Arctic migratory bird. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 282:20142085.

Hernández-Brito D, Carrete M, Popa-Lisseanu AG, Ibáñez C & Tella JL (2014). Crowding in the city: losing and winning competitors of an invasive bird. PloS One, 9:100593.

Koren L, Nakagawa S, Burke T, Soma KK, Wynne-Edwards KE & Geffen E (2012). Non-breeding feather concentrations of testosterone, corticosterone and cortisol are associated with subsequent survival in wild house sparrows. Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 279:1560-1566.

Lebreton JD, Burnham KP, Clobert J & Anderson DR (1992). Modeling survival and testing biological hypotheses using marked animals: a unified approach with case studies. Ecological Monographs, 62: 67-118.

Legagneux, P, Harms NJ, Gauthier G, Chastel O, Gilchrist HG, Bortolotti G, Bêty J & Soos C (2013). Does feather corticosterone reflect individual quality or external stress in arctic-nesting migratory birds?. PloS One, 8:82644.

McKinney ML (2006). Urbanization as a major cause of biotic homogenization. Biological conservation, 127: 247-260.

Miranda AC, Schielzeth H, Sonntag T & Partecke J (2013). Urbanization and its effects on personality traits: a result of microevolution or phenotypic plasticity?. Global Change Biology, 19:2634-2644.

Møller AP (2014) Behavioural and ecological predictors of urbanization. In Avian urban ecology (ed. D. Gil & H. Brumm), pp. 54–68. Oxford: Oxford University Press.

Ouyang JQ, Hau M. & Bonier F (2011). Within seasons and among years: when are corticosterone levels repeatable?. Hormones and Behavior, 60:559-564.

Øverli Ø, Sørensen C, Pulman KG, Pottinger TG, Korzan W, Summers CH & Nilsson GE (2007). Evolutionary background for stress-coping styles: relationships between physiological, behavioral, and cognitive traits in non-mammalian vertebrates. Neuroscience & Biobehavioral Reviews, 31:396-412.

Partecke J, Schwabl I & Gwinner E (2006). Stress and the city: urbanization and its effects on the stress physiology in European blackbirds. Ecology, 87:1945-1952.

Partecke J (2014). Mechanisms of phenotypic responses following colonization of urban areas: from plastic to genetic adaptation. In Avian urban ecology (ed. Gil D & Brumm H), pp. 131–142. Oxford: Oxford University Press.

R Core Team. 2015. R 3.2.2.: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rodriguez-Martínez S, Carrete M, Roques S, Rebolo-Ifrán N & Tella JL (2014). High urban breeding densities do not disrupt genetic monogamy in a bird species. PloS One, 9:91314.

Sheriff MJ, Dantzer B, Delehanty B, Palme R & Boonstra R. (2011). Measuring stress in wildlife: techniques for quantifying glucocorticoids. Oecologia, 166:869-887.

Slabbekoorn H & Peet M (2003). Ecology: Birds sing at a higher pitch in urban noise. Nature, 424:267-267.

Sol D, Lapiedra O & González-Lagos C (2013). Behavioural adjustments for a life in the city. Animal Behaviour, 85:1101-1112.

Sol D, González-Lagos C, Moreira D, Maspons J & Lapiedra O (2014). Urbanisation tolerance and the loss of avian diversity. Ecology Letters, 17:942-950.

White GC & Burnham KP (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. Bird Study, 46:120-139.

Wingfield JC (2013). The comparative biology of environmental stress: behavioural endocrinology and variation in ability to cope with novel, changing environments. Animal Behaviour, 85:1127-1133.

Wood HB (1950). Growth bars in feathers. The Auk, 486-491.

CAPÍTULO 4

CONSECUENCIAS DEMOGRÁFICAS DE LA URBANIZACIÓN EN AVES

4.1 INTRODUCCIÓN

La urbanización del medio genera cambios en los patrones de distribución y diversidad de las especies de aves en todo el mundo (Marzluff *et al.* 2001, Chace & Walsh 2006). Sin embargo, las consecuencias para las especies que logran prosperar en estos ambientes modificados todavía no están del todo claras (Shochat *et al.*, 2006). Las bibliografía existente muestra que la modificación de los ambientes naturales genera cambios comportamentales, morfológicos, fisiológicos, genéticos e induce modificaciones en los parámetros demográficos, proporcionando tanto ventajas como desafíos (Marzluff *et al.* 2001). Aunque los trabajos sobre ecología urbana en aves han sido numerosos, las investigaciones sobre las consecuencias en la eficacia biológica de los individuos aun no indican un patrón consistente (Rodewald *et al.* 2013, Mazluff 2016). Contar con estudios donde se pueda evaluar los parámetros demográficos fundamentales como son la supervivencia y la reproducción de las especies en ambientes urbanizados y rurales es fundamental para analizar la dinámica poblacional y, en última instancia, reconocer si existen presiones de selección diferenciales entre ambientes (Chace & Walsh 2006).

Las actividades humanas generan grandes cambios en el entorno, de manera que las especies que logran adaptarse a ellos y prosperar deben poseer una combinación de capacidades relacionadas con la dieta, dispersión, reproducción y la elección del sitio de nidificación (Kark *et al.* 2007, Croci *et al.* 2008). Sin embargo, no todos los individuos de una especie se comportan de la misma forma, de manera que las personalidades representan un fuerte componente en la adaptación de las especies exitosas a medios urbanos (Evans *et al.* 2011). En este sentido, la Lechucita de las Vizcacheras representa un ejemplo de colonización exitosa de estos entornos (Carrete & Tella 2010, Cavalli *et al.* 2016). Su variabilidad interindividual en el miedo a los humanos, permite que algunos individuos de la especie sean capaces de hacer frente a la perturbación humana y colonizar estos ambientes exitosamente (Carrete & Tella 2010, 2011). Por otra parte, el incremento en la supervivencia y rendimiento reproductivo encontrados en esta especie (Capítulo 2 y 3) podrían ser los factores responsables de la mayor densidad poblacional en hábitats urbanos que en las áreas naturales de la especie. Esta respuesta a la urbanización sugiere que las lechuzas explotan los recursos antropogénicos de forma exitosa. Sin embargo, todavía no está claro las futuras implicancias demográficas sobre las sub-poblaciones urbanas y rurales, las cuáles podrían presentar diferencias en las dinámicas poblacionales. Para comprender esto último es esencial el conocimiento de los patrones demográficos básicos de supervivencia, reproducción y dispersión teniendo en cuenta las posibles diferencias individuales. Estudios en especies que explotan exitosamente los medios urbanos demuestran que estos parámetros aumentan o, bien, no tienen diferencias entre ambiente urbanos y rurales (Chamberlain *et al.* 2009, Ryder *et al.* 2010, Evans *et al.* 2015, Marzluff *et al.* 2016). A pesar de esto, la literatura existente no provee de estudios que evalúen una población a largo plazo teniendo en cuenta la potencial variabilidad interindividual en la capacidad de colonizar las áreas urbanizadas.

En este capítulo, se utilizó el conjunto de datos de diez años de muestreo de una población de Lechucitas de las Vizcacheras que se reproduce tanto en ambientes rurales como modificados por el hombre con el fin de comparar los parámetros demográficos básicos (supervivencia, éxito reproductivo y productividad) en ambos ambientes. Para ello se analizó concretamente las historias de reavistaje, mediante modelos de marcaje y recaptura, de individuos adultos y juveniles en ambos hábitats y se estimaron las tasas de supervivencia, controlando por los movimientos de individuos entre hábitats (dispersión). También se estudiaron los potenciales factores que afectan al rendimiento reproductivo de los individuos. Además de los efectos del tipo de hábitat y las posibles variaciones interanuales, la edad de los individuos podría ser un factor determinante en el rendimiento reproductivo (Sanz Aguilar *et al.* 2015), que en caso de ser diferencial entre ambientes generaría distintos escenarios demográficos para la población en su conjunto.

4.2 Materiales y métodos

4.2.1 Área de estudio y procedimientos de campo

El estudio se realizó en la ciudad de Bahía Blanca (Buenos Aires, Argentina) y sus áreas rurales circundantes, compuestas de pastizales naturales, intercaladas entre campos destinados a la agricultura y la ganadería extensiva. Las Lechucitas de las Vizcacheras nidifican en madrigueras de mamíferos o bien en madrigueras excavadas por ellas mismas, tanto en ambientes urbanos y rurales (Carrete & Tella 2010, 2013). Se definieron como nidos urbanos a los ubicados en áreas verdes públicas y privadas de la ciudad como jardines, terrenos entre casas y espacios en donde la vegetación se mantiene corta (Rodriguez-Martínez *et al.* 2014) y, nidos rurales a los situados en las áreas naturales y semi-naturales que rodean a las áreas urbanas, las cuales incluyen

desde campos agrícolas y ganaderos hasta pastizales naturales. A lo largo de los años las lechuzas suelen utilizar diferentes nidos, los cuáles muchas veces están muy próximos entre sí, de manera que aquellos que comparten áreas cercanas fueron analizados como el mismo territorio. En el área de estudio no existe una clara interface entre el hábitat urbano y rural, ya que los extensos campos rurales limitan directamente con la zona urbanizada (Carrete *et al.* 2016).

Para este estudio se realizó un seguimiento de la población en su conjunto durante las temporadas reproductivas del periodo 2007-2015. Gracias a la actividad diurna de las lechuzas y su comportamiento territorial durante el período reproductivo, las mismas fueron fácilmente identificadas mediante prismáticos y telescopio a distancia. Desde el año 2006 se capturaron un total de 1.250 juveniles y 939 adultos de lechuzas, los que fueron marcados con anillos de plástico con un código alfanumérico único que permite su lectura a distancia usando un telescopio. Para su búsqueda y localización se recorrieron todas las áreas de reproducción conocidas, como así también áreas de hábitat similar a las utilizadas pero no ocupadas previamente con el fin de detectar posibles nuevos individuos. Los individuos anillados encontrados muertos fueron colectados e incluidos en la base de datos.

4.2.2 Análisis de supervivencia

Durante el monitoreo intensivo de la población entre los años 2007 y 2015 se obtuvieron 1.124 reavistajes de los individuos marcados. Durante las temporadas reproductivas de 2007 y 2008 el esfuerzo de muestreo fue más bajo que en los años siguientes, de manera tal que en el año 2009 el esfuerzo aumentó y se mantuvo en niveles altos hasta el final del estudio.

Se evaluó la influencia de la edad y el hábitat (urbano/rural) en las probabilidades de supervivencia y dispersión entre hábitats usando

modelos de marcaje captura-recaptura multiestado (Pradel 2005, Sanz-Aguilar *et al*. 2015). El primer paso del análisis fue realizar la evaluación de la bondad de ajuste (GOF, por goodness-of-fit) del modelo tipo Jolly-Movement (Pradel *et al*. 2003), un modelo general multiestado en el cual se asume que los parámetros pueden variar de forma completa en el tiempo. Para ello se utilizó el programa U-CARE 2.2.2 (Choquet *et al*. 2009a). El test 3G.SR fue estadísticamente significativo para el grupo de individuos marcadas como juveniles (χ^2 = 167,86, df = 13; P <0,001; Tabla 4.1), sugiriendo un efecto de la edad sobre las probabilidades de supervivencia de este grupo (efecto *transient*; Pradel *et al*. 1997), que se incorporó posteriormente en todos los modelos. El modelo del cual se partió incluyó los efectos del tiempo y las diferencias de supervivencia entre jóvenes y adultos (χ^2 = 80,46; df = 83; P = 0,56, Tabla 4.1).

Tabla 4.1: Pruebas de bondad de ajuste del modelo tipo Jolly-Movement para el grupo de aves marcadas como juveniles y el grupo de aves marcadas como adultos.

	Marcados como juveniles			**Marcados como adultos**		
Test	χ^2	df	p	χ^2	df	P
WBWA	2,54	6	0,86	2,35	2	0,31
3G.SR	167,86	13	0,00	12,15	16	0,73
3G.SM	35,25	26	0,11	9,79	17	0,91
MITEC	11,49	6	0,07	4,87	6	0,56
MLTEC	2,02	3	0,57	0,00	1	0,98

La ventaja de los modelos multiestado es que pueden distinguir lo que se observa en el campo (los eventos codificados en las historias de captura) e inferir los estados biológicos de los individuos. En este caso los eventos fueron: 0: individuo no reavistado, 1: individuo marcado o

reavistado en el hábitat urbano, 2: individuo marcado o reavistado en el hábitat rural, 3: individuo registrado como muerto en hábitat urbano y 4: individuo registrado como muerto en hábitat rural. Se consideraron 2 estados biológicos para los individuos vivos, AU: individuo vivo en el hábitat urbano, AR: individuo vivo en el hábitat rural, y 3 estados para los individuos muertos, RDU: individuos recientemente muertos en el hábitat urbano, RDR: individuos recientemente muertos en el hábitat rural, y LD: individuos muertos hace largo tiempo. Adicionalmente, los individuos fueron codificados en dos grupos indicando su edad en el momento de la captura y marcaje (juveniles vs. adultos).

Los modelos multiestados utilizan tres tipos de parámetros: las probabilidades de estado iniciales, las probabilidades de transición entre los estados y las probabilidades de los eventos condicionales en los estados subyacentes. Dado que los individuos fueron evaluados como un estado particular en el momento en que se anillaron, no se utilizaron las probabilidades de estado inicial en los análisis. Las probabilidades de transición fueron analizadas en dos pasos, lo cual permite separar la supervivencia (Φ, paso 1, matriz 1) de la probabilidad de dispersión entre hábitats (ψ, paso 2, matriz 2), siendo la dispersión un condicionante de la supervivencia. Las probabilidades de eventos correspondieron a las probabilidades de reavistaje (p) y recaptura (r) en los diferentes hábitats (matriz 3).

$$\begin{array}{c} \\ AU \\ AR \\ RDU \\ RDR \\ LD \end{array} \begin{array}{c} \begin{array}{ccccc} AU & AR & RDU & RDR & LD \end{array} \\ \begin{pmatrix} \Phi & 0 & 1-\Phi & 0 & 0 \\ 0 & \Phi & 0 & 1-\Phi & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \end{array}$$ Matriz 1

$$
\begin{array}{c} \\ AU \\ AR \\ RDU \\ RDR \\ LD \end{array}
\begin{array}{c}
\begin{array}{ccccc} AU & AR & RDU & RDR & LD \end{array} \\
\begin{pmatrix} 1-\Psi & \Psi & 0 & 0 & 0 \\ \Psi & 1-\Psi & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 1 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}
\end{array}
\quad \text{Matriz 2}
$$

$$
\begin{array}{c} \\ AU \\ AR \\ RDU \\ RDR \\ LD \end{array}
\begin{array}{c}
\begin{array}{ccccc} 0 & 1 & 2 & 3 & 4 \end{array} \\
\begin{pmatrix} 1-p & p & 0 & 0 & 0 \\ 1-p & 0 & p & 0 & 0 \\ 1-r & 0 & 0 & r & 0 \\ 1-r & 0 & 0 & 0 & r \\ 1 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}
\end{array}
\quad \text{Matriz 3}
$$

Estos parámetros se estimaron simultáneamente a partir del conjunto de historias de reavistaje mediante el procedimiento de máxima verosimilitud bajo diferentes restricciones de los modelos. Se analizaron diferentes hipótesis biológicas sobre el reavistaje/recaptura, la dispersión y la supervivencia (Tabla 4.2). Para construir y ajustar los modelos se utilizó el programa E-SURGE 1.7.1 (Choquet *et al.* 2009b). La selección de modelos se basó en el Criterio de Información de Akaike corregido para muestras de pequeño tamaño (c) (AICc, Burnham & Anderson 2002). Para realizar la selección de modelos se partió de un modelo general considerando la edad (juveniles vs. adultos), el hábitat y el efecto del tiempo en todos los parámetros (teniendo en cuenta que el reavistaje sólo se aplica a los adultos a medida que las aves se convierten en adultos en su primer año). Primero se probaron los efectos del esfuerzo de muestreo (antes vs después de 2009), el tiempo y el hábitat en el reavistaje/recaptura y, una vez que se seleccionó el mejor modelo en términos de AICc se testearon los efectos de la edad, el tiempo y el hábitat en la dispersión. Por último, utilizando la estructura retenida del modelo de la dispersión se probaron las hipótesis biológicas sobre la supervivencia (Tabla 4.2). Los efectos del tiempo sobre la

supervivencia fueron considerados para la mayoría de los modelos, como los datos sugeridos de los análisis previos. El efecto del tiempo en la estructura de supervivencia del mejor modelo sólo fue removido para obtener estimaciones medias.

Tabla 4.2: Efectos (hipótesis) testeados sobre los parámetros de dispersión, reavistaje/recaptura y supervivencia.

Notación	**Parámetro**	**Efectos considerados**
R1	reavistaje/recaptura	Hábitat y tiempo
R2	reavistaje/recaptura	Hábitat y variación en tiempo dependiendo del esfuerzo de campo
R3	reavistaje/recaptura	Variación de tiempo aditivo entre hábitats
R4	reavistaje/recaptura	Variación de tiempo dependiente del esfuerzo de campo aditivo entre hábitats
R5	reavistaje/recaptura	Hábitat
R6	reavistaje/recaptura	Variación de tiempo dependiente del esfuerzo de campo
D1	Dispersión	Hábitat, edad y tiempo
D2	Dispersión	Variación de tiempo aditivo entre hábitats y edades
D3	Dispersión	Hábitat y edad
D4	Dispersión	Hábitat aditivo y edad
D5	Dispersión	Hábitat
D6	Dispersión	Edad

S1	Supervivencia	Hábitat, edad y tiempo
S2	Supervivencia	Variación de tiempo aditivo entre hábitats y edades
S3	Supervivencia	Variación de tiempo aditivo entre edades pero en interacción con hábitats
S4	Supervivencia	Variación de tiempo aditivo entre hábitats pero con interacción con edades
S5	Supervivencia	Tiempo en juveniles/Tiempo y hábitat en adultos
S6	Supervivencia	Tiempo en adultos/Tiempo y hábitat en juveniles
S7	Supervivencia	Mejor estructura sin tiempo

4.2.3 Parámetros reproductivos

Las posibles diferencias en el éxito reproductivo y la productividad entre las lechuzas urbanas y rurales fueron evaluadas mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMM, en inglés). Para modelar el éxito reproductivo se utilizó una distribución de error binomial con función logística mientras que para la productividad se utilizó una distribución de Poisson con función de enlace logarítmica.

Se testearon los potenciales factores que afectan el rendimiento reproductivo, como el tipo de hábitat (urbano/rural) y el año, los cuáles fueron ajustados como factores fijos. Por otra parte, los potenciales efectos climáticos relacionados con las precipitaciones y la temperatura como las sequías o inundaciones, fueron evaluados mediante el índice NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) proporcionado por el producto MODIS (Vuolo *et al.* 2012). Éste índice es un estimador de la

producción primaria (Paruelo *et al.* 1993, 1995) y por lo tanto tiene consecuencias sobre la riqueza y abundancia de muchas especies (Anadón *et al.* 2010). El índice NDVI se estimó como el valor medio anual para cada uno de los nidos utilizados en el estudio y fue analizado también como un factor fijo mientras que la identidad del territorio se incorporó como un efecto aleatorio.

Complementariamente, utilizando la información disponible para los individuos marcados desde juveniles se testeó el efecto de la edad de los mismos sobre el rendimiento reproductivo. Los modelos fueron realizados mediante GLMMs donde las variables de hábitat, edad y NDVI del individuo fueron incluidas como factores fijos mientras que la identidad del individuo se incluyó como un efecto aleatorio.

4.3 Resultados

4.3.1 Supervivencia de individuos adultos y jóvenes

Los resultados de la selección de modelos indicaron que las probabilidades de reavistaje y recaptura varían con el esfuerzo de muestreo de campo y entre hábitats, siendo mayor en el hábitat urbano y durante el período de muestreo intenso (a partir de 2009; Tabla 4.3). Las probabilidades de dispersión variaron entre juveniles y adultos y también entre hábitats, siendo más altas para los juveniles rurales (Tabla 4.4). Las probabilidades de supervivencia fueron similares para los juveniles nacidos en ambos hábitats (media 0,27; IC del 95% = 0,24-0,30; Modelo 17; Tabla 4.5) pero mayor para adultos en el hábitat urbano (media 0,63; IC del 95% = 0,60-0,66; Modelo 17; Tabla 4.5) que para adultos en el hábitat rural (media 0,58; IC del 95% = 0,53-0,62; Modelo 17; Tabla 4.5; Figura 4.1). Aunque el efecto del hábitat se mantuvo para los adultos, las estimaciones indicaron que las

diferencias sólo fueron sustanciales durante los dos años (2008 a 2010) siguientes a una sequía severa que afectó a la zona de Bahía Blanca (Figura 4.2).

Tabla 4.3: Estimaciones de las probabilidades de reavistaje y recaptura obtenidas para la población urbana y rural de Lechucita de las Vizcacheras según el modelo 15, Tabla 4.5.

Parámetro	Años	Hábitat	Media	IC_I 95%	IC_S 95%	EE
Reavistado	2007-08	Urbano	0,52	0,36	0,68	0,09
Reavistado	2007-08	Rural	0,26	0,15	0,42	0,07
Reavistado	2009-15	Urbano	0,87	0,84	0,90	0,02
Reavistado	2009-15	Rural	0,69	0,62	0,75	0,04
Recapturado	2007-08	Urbano	0,01	0,00	0,02	0,00
Recapturado	2007-08	Rural	0,01	0,00	0,01	0,00
Recapturado	2009-15	Urbano	0,05	0,04	0,07	0,01
Recapturado	2009-15	Rural	0,04	0,02	0,06	0,01

Tabla 4.4: Estimaciones de las probabilidades de dispersión de Lechucitas de las Vizcacheras entre hábitats urbanos (U) y rurales (R) según el Modelo 15 (Tabla 4.2).

Edad y hábitat	Media	IC_I 95%	IC_S 95%	EE
Juveniles R-U	0,19	0,13	0,28	0,04
Juveniles U-R	0,06	0,03	0,10	0,02
Adultos R-U	0,07	0,05	0,10	0,01
Adultos U-R	0,02	0,01	0,03	0,00

Tabla 4.5: Modelado de reavistaje/recaptura (R), dispersión (D) y probabilidades de supervivencia (S) de las Lechucitas de las Vizcacheras. Véase la estructura de los parámetros (efectos probados en la tabla 4.1). Np: número de parámetros estimables, Dev: desviación relativa, AICc: criterio de información de Akaike ajustado para muestras de tamaño pequeño, ΔAICc: diferencia AICc entre el modelo y de valor AICc más bajo.

Modelo	**Estructura de los parámetros**	**np**	**Dev**	**QAICc**	**ΔAICc**
1	R1, D1, S1	102	4679,01	4889,43	40,72
2	R2, D1, S1	79	4709,33	4871,16	22,45
3	R3, D1, S1	83	4704,96	4875,20	26,49
4	R4, D1, S1	76	4710,95	4866,50	17,79
5	R5, D1, S1	75	4735,69	4889,14	40,43
6	R6, D1, S1	75	4735,00	4888,46	39,75
7	R4, D2, S1	52	4756,69	4862,35	13,64
8	R4, D3, S1	45	4771,09	4862,34	13,63
9	R4, D4, S1	44	4771,27	4860,46	11,75
10	R4, D5, S1	43	4787,15	4874,29	25,58
11	R4, D6, S1	43	4794,63	4881,76	33,05
12	R4, D4, S2	19	4826,07	4864,30	15,59
13	R4, D4, S3	28	4797,61	4854,10	5,39
14	R4, D4, S4	36	4787,44	4860,24	11,53
15	**R4, D4, S5**	**35**	**4777,96**	**4848,71**	**0,00**
16	R4, D4, S6	35	4809,78	4880,54	31,82
17	R4, D4, S7	11	4908,23	4930,31	81,60

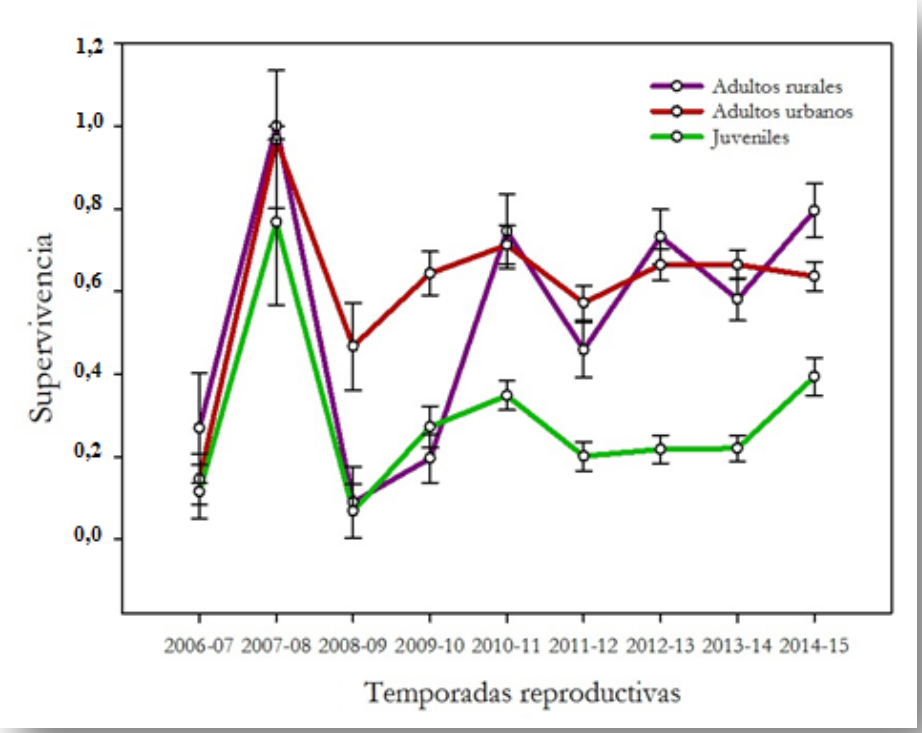


Figura 4.1: Probabilidades de supervivencia (media ± EE) de individuos adultos y juveniles a lo largo del periodo de estudio.

4.3.2 Parámetros reproductivos

Se registraron un total de 3.667 eventos reproductivos en hábitats urbanos (1.604) y rurales (2.063) entre los años 2007 y 2015. La productividad a nivel poblacional se vio influenciada por el hábitat, siendo superior en ambientes urbanizados (2,09 juveniles/parejas reproductora ± 0,04) que en rurales (1,6 juveniles/pareja reproductora ± 0,04) ($F=94,37$; $p<0,0001$). A pesar de que el índice NDVI varió a lo largo de los años, demostrando una disminución de la cobertura vegetal en el año 2008 y 2009 (Figura 4.2), éste parámetro no quedó retenido en los modelos de productividad. Sin embargo, si se detectó una interacción significativa entre el año y el hábitat, lo cual apunta a una mayor productividad en los territorios urbanos frente a los rurales,

exceptuando los años 2008 y 2012 en el cual no hubo diferencias (Figura 4.3).

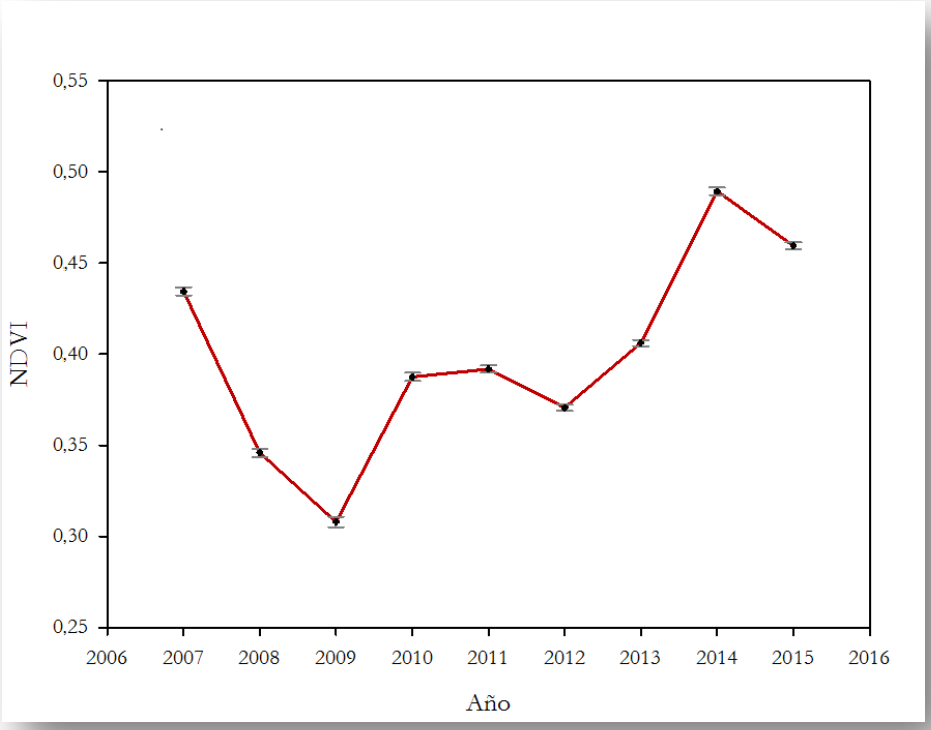


Figura 4.2: Valor medio anual del índice NDVI ± EE para el área de estudio entre los años 2007 y 2015.

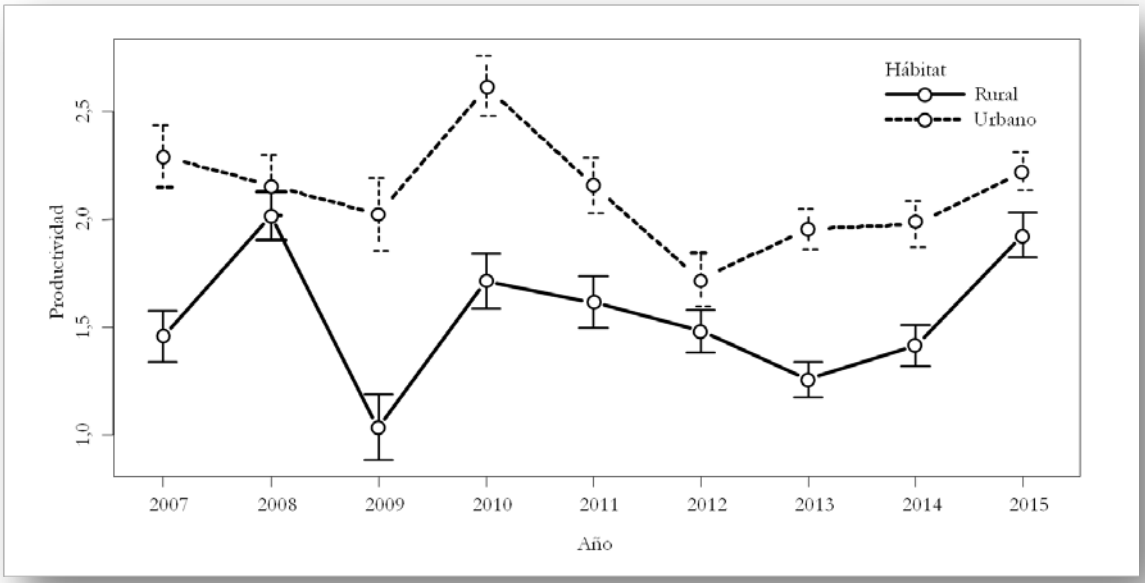


Figura 4.3: Productividad (media ± EE) de Lechucitas de las Vizcacheras entre los años 2007 y 2015 en hábitats urbanos y rurales**.**

Durante el período de muestreo el 74,6 % de los territorios urbanos fueron exitosos, mientras que en el hábitat rural el porcentaje bajó al 56,4%. El éxito reproductivo tampoco fue explicado por el índice NDVI, pero si por el año de muestro y el hábitat, variables que quedaron retenidas en los modelos analizados.

Con el fin de testear el potencial efecto de la edad y el hábitat en el rendimiento reproductivo individual se analizaron las capacidades reproductivas de hembras (n=148) y machos (n=190) en edades comprendidas entre 1 año (primer año de cría) y 6 años. En el caso de los machos el modelado mostró un efecto de la edad en la productividad, alcanzando la máxima productividad a la edad de 5 años, incrementándose anualmente (aunque los primeros 4 años no hay diferencias significativas) y manteniéndose constante a la edad de 6 años (Figura 4.4). El índice NDVI mostró una significancia marginal,

pero aún así quedó retenido en el modelo (Tabla 4.6), sugiriendo una relación positiva entre el mismo y la productividad de los individuos.

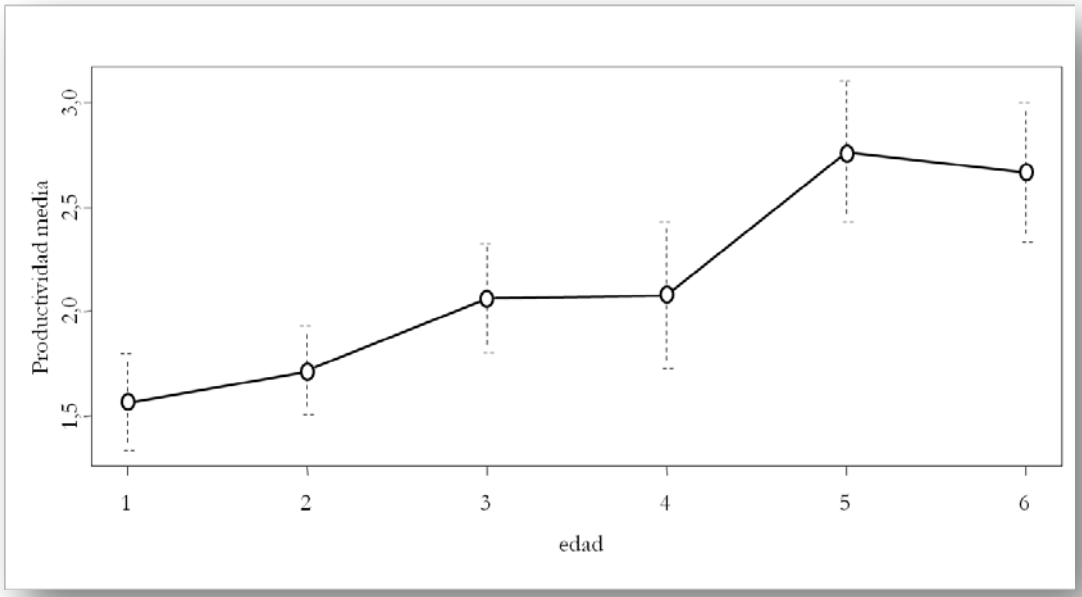


Figura 4.4: Productividad media ± EE (número de juveniles por territorio) de individuos machos de Lechucitas de las Vizcacheras entre distintas edades.

Tabla 4.6: Modelo Lineal Generalizado Mixto (GLMM) en donde se muestran los estimadores y valores de significancia para las variables analizadas para explicar la productividad de los individuos machos de Lechucitas de las Vizcacheras (n=190). Valores de significancia: 0= '***'; 0,001= '**'; 0,01='*'; 0,05='.'; 0.1=' '.

Variable	**Nivel**	**Estimador ± EE**	**p**
Intercepto		-0,51 ± 0,49	0,29
Edad	2 años	0,11 ± 0,15	0,46
	3 años	0,25 ± 0,17	0,15
	4 años	0,14 ± 0,19	0,46
	5 años	0,41 ± 0,2	0,04 *
	6 años	0,26 ± 0,4	0,52
NDVI		2,17 ±1,11	0,05 .

Sin embargo, en el caso de individuos hembras no se encontraron efectos de la edad en la productividad (Figura 4.5). Además, los modelos para ambos sexos no indicaron efectos interanuales ni del tipo de hábitat para explicar la productividad.

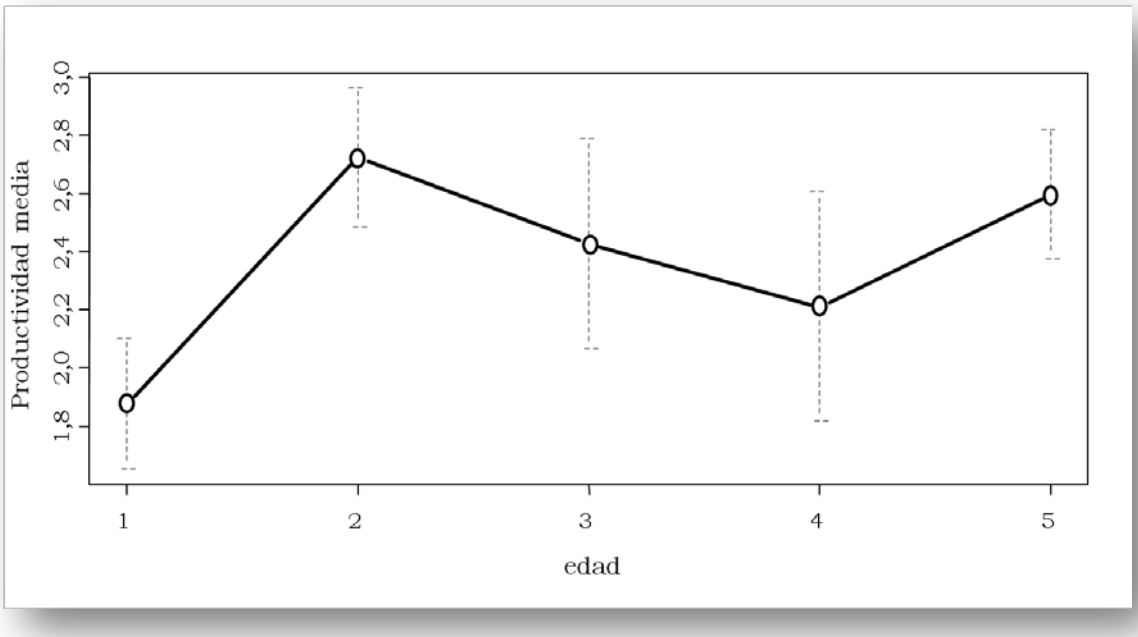


Figura 4.5: Productividad media ± EE (número de juveniles por territorio) de individuos hembras de Lechucitas de las Vizcacheras entre distintas edades.

4.4 DISCUSIÓN

En este capítulo, se evaluaron los efectos de la urbanización sobre los parámetros demográficos básicos de una especie que ha colonizado de manera exitosa los medios urbanos, y se los comparó con los observados en los individuos rurales.

El rendimiento reproductivo fue superior en ambientes urbanos, ya sea a través del aumento en las estimaciones de proporción de territorios exitosos, como cantidad de juveniles por territorio. Este patrón se mantuvo constante a lo largo de las campañas reproductivas muestreadas (excepto por el año 2008 que no hubo diferencias), confirmando que, independientemente de los efectos interanuales sobre la productividad, el rendimiento reproductivo de las lechuzas es superior en ambientes urbanizados.

En los años 2008 y 2009 una sequía importante afectó la zona de Bahía Blanca, esto pudo observarse en los muestreos de campo y posteriormente mediante el análisis del índice NDVI (Figura 4.2). El índice es un estimador de la cantidad y calidad de la producción vegetal sobre la superficie terrestre inferido por el nivel de actividad fotosintética. Éste índice de vegetación es utilizado para estimar los efectos climáticos sobre la biomasa como las sequías o inundaciones (Pettorelli *et al.* 2005). Complementariamente puede ser utilizado para evaluar interacciones tróficas en estudios ecológicos, pudiéndolo vincular al rendimiento reproductivo de especies aviares (Sanz *et al.* 2003, Saino *et al.* 2004). A pesar de que los valores de NDVI no explicaron las variaciones en el rendimiento reproductivo (la variable no quedó retenida en el modelo) cuando se evaluó la población en su conjunto, en el año 2009 la productividad en ambientes rurales fue la más baja registrada en todo el periodo muestreado, lo que indica que probablemente el efecto de la sequía tuvo consecuencias sobre este parámetro, aunque no se pudo verificar estadísticamente.

Sin embargo, cuando se analizó la productividad de los individuos machos, el índice NDVI resultó ser una variable marginalmente significativa. Los valores del índice se relacionaron de forma positiva con la productividad lo que indica que el tipo y cantidad de cobertura vegetal podría tener un efecto en la productividad de las lechuzas. Sin embargo hace falta una mayor cantidad de datos para corroborar esta relación.

Los análisis del efecto de la edad sobre la productividad mostraron que los machos alcanzan su máxima productividad a la edad de cinco años. Esto podría deberse a diferentes factores relacionados con la edad. Por un lado los individuos de mayor edad suelen presentar una mayor habilidad competitiva (Koenig *et al.* 1992, Donázar *et al.* 1999), como también podría estar relacionado con una mayor defensa ante depredadores, a un incremento de la habilidad de forrajeo o a la

habilidad de adquirir territorios de mejor calidad (Martin 1995), en cualquier caso, capacidades relacionadas con la mayor experiencia de los individuos.

Por otra parte, cuando se desglosó entre ambientes urbanos y rurales, los gráficos preliminares sugirieron patrones diferenciales de edad por hábitat para los individuos machos (Figura 4.6). Sin embargo, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas debido probablemente a que los tamaños muestrales todavía no permiten diferenciar los efectos por hábitat. El patrón de rendimiento reproductivo para individuos rurales es coincidente con un patrón de senescencia en donde los individuos aumentan su eficacia biológica con la edad hasta una edad crítica (en este caso a los tres años) para luego comenzar a disminuir (Figura 4.6), consecuente con la calidad del individuo (Sergio *et al*. 2011). Para el caso de los individuos urbanos el patrón es totalmente diferente, ya que no se observó un efecto decreciente de la productividad con la edad (Figura 4.6). Esto podría deberse al efecto de la supervivencia diferencial por hábitats, en la que los individuos urbanos al tener una mayor supervivencia pueden mantener un esfuerzo reproductivo bajo y constante durante varios años (Hutchings 1993), mientras que los individuos rurales deben invertir en esfuerzo reproductivo a edades intermedias debido a sus menores capacidades de supervivencia. Para poder probar esta hipótesis es necesario continuar con la recolección de datos para aumentar la calidad de las estimaciones y poder obtener rendimientos reproductivos de individuos de mayor edad, ya que hasta el momento se cuenta con datos hasta 6 años.

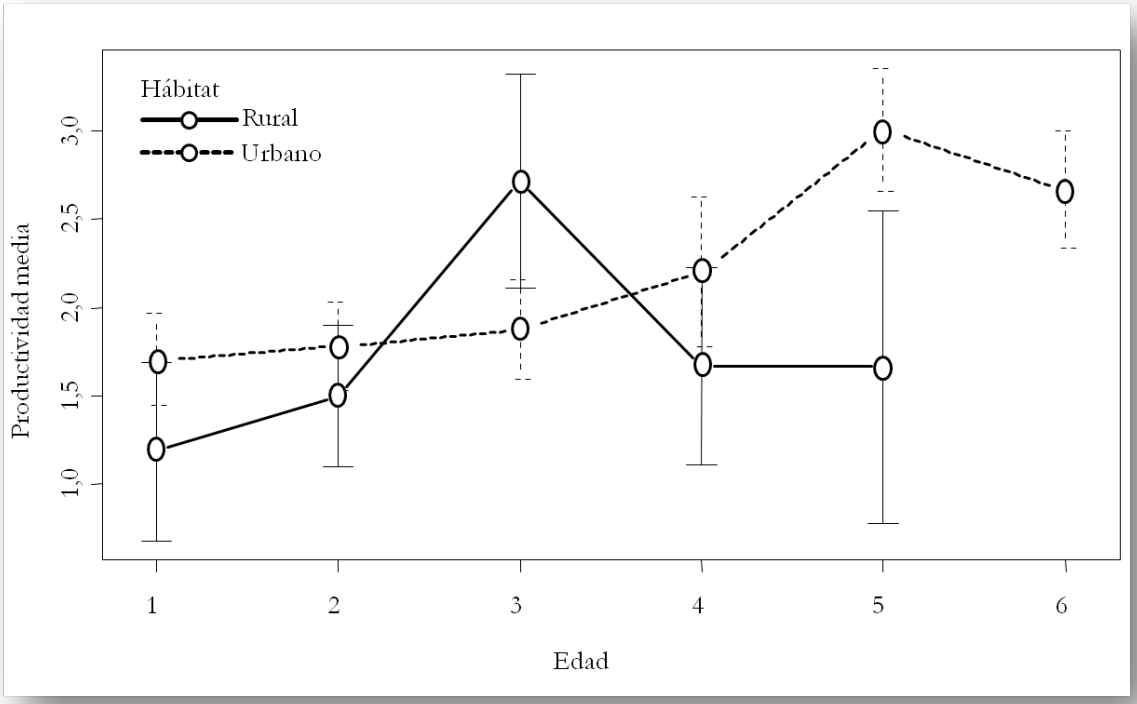


Figura 4.6: Productividad media ± EE (número de juveniles por territorio) de individuos machos de Lechucitas de las Vizcacheras entre distintas edades y hábitats.

Estudio previos en este sistema de estudio demostraron que la supervivencia de individuos adultos es superior en ambientes urbanos que en rurales (Rebolo-Ifrán *et al.* 2015). Los nuevos análisis mostrados aquí corroboran estos resultados y los vuelven más robustos ya que, además de aumentar el tamaño muestral, se ha utilizado una metodología más fina que considera posibles cambios de hábitat entre los individuos. Sin embargo, el análisis interanual permitió conocer que las probabilidades de supervivencia en adultos se mantuvieron diferenciadas sólo durante los años de sequía. Las sequías afectaron en mayor proporción a la supervivencia de adultos rurales haciéndola decrecer sustancialmente. Los eventos climáticos en ambientes agrarios y ganaderos como el de este sistema de estudio afectan completamente

a todo el mosaico dado que se trata de grandes extensiones de campo con una estructura de vegetación relativamente similar. Sin embargo, en los ambientes urbanos los cambios en los factores climáticos se verán apaciguados dado la compleja estructura de este ambiente. Las lechuzas urbanas podrían haber escapado de los efectos de la disminución de la cobertura vegetal consecuencia de este evento climático. Las áreas verdes de la ciudad son regadas y mantenidas con la vegetación corta por las personas que allí viven, de manera que la falta o disminución de precipitaciones podría haber tenido mayores consecuencias en las áreas rurales que en las urbanas. La ciudad funcionaría como un refugio durante los llamados "año malos" para hacer frente a las condiciones climáticas adversas. La menor supervivencia de adultos en hábitats rurales podría deberse al efecto de una mayor depredación de adultos en los nidos, lo que afectaría principalmente a este ambiente donde el riesgo de depredación es mayor (Capítulo 2). En un contexto de escasez de presas principales, los depredadores generalistas podrían depredar oportunamente sobre presas secundarias (Dell'Arte *et al.* 2007). De esta forma, en períodos de sequías en ambientes agrícolas y ganaderos como el del sistema de estudio, algunos depredadores como el Zorro (*Pseudalopex gymnocercus*) se alimentarían de presas secundarias como las lechuzas, debido a la escases de sus principales presas (roedores) haciendo decrecer la supervivencia de la población rural. Las menores probabilidades de supervivencia para individuos juveniles que para adultos encontradas en este estudio coinciden con numerosos trabajos donde se verifica que la mortalidad de las aves en el periodo posterior a dejar el nido son las más altas del ciclo de vida (Yackel Adams *et al.* 2001, Gardali *et al.* 2003, King *et al.* 2006). Las probabilidades de supervivencia de juveniles en hábitats urbanos y rurales fueron similares. Una vez que los juveniles se independizan la probabilidad de supervivencia es mayor y dependiente del ambiente en donde crie, sin embargo el hecho de que las probabilidades de sobrevivir a los primeros

estadios de crecimiento sean independientes del hábitat indica que, al menos, las áreas urbanizadas no influyen negativamente (Ausprey & Rodewald 2011).

Se encontró una dispersión diferencial entre ambientes para individuos adultos y juveniles. En general, la dispersión de individuos jóvenes fue mayor que la de adultos debido probablemente a que los juveniles deben moverse mayores distancias para encontrar un primer territorio de cría (Greenwood & Harvey 1982). Los juveniles urbanos mostraron un grado de filopatría superior a los rurales, ya que mientras que un 94% permaneció en el mismo hábitat urbano donde fue criado, en las áreas rurales el porcentaje bajó a un 81%, lo que indica que existe una mayor probabilidad entre los juveniles de elegir un hábitat urbano donde criar en el primer intento reproductivo. Este patrón de dispersión asimétrica indica que los ambientes urbanos son seleccionados como una oportunidad de cría exitosa para los individuos juveniles capaces de superar el desafío de la presencia humana.

La viabilidad de una población está influenciada directamente por las capacidades de sobrevivir de sus individuos, tanto adultos como juveniles (Anders y Marshall, 2005) y del rendimiento reproductivo de las parejas reproductoras. En este sentido las áreas urbanizadas representan sitios donde la Lechucita de las Vizcacheras ha colonizado y prospera de forma exitosa por varias razones. En primer lugar estos ambientes modificados constituyen un área preferente de reproducción (Capítulo 2) en el cuál los individuos adultos sobreviven mayor tiempo que sus congéneres rurales y se reproducen con mayor éxito. Estudio previos indican que, por un lado existe una densidad de territorios de cría superior en ambientes urbanos, donde el mecanismo principal para explicar estos resultados es la inferior riqueza y abundancia de depredadores, lo que genera una liberación del riesgo de depredación (ver capítulo 2). Por otra parte las ciudades también podrían representar sitios seguros ante eventos catastróficos como sequías,

inundaciones, etc. que permitiría mantener las tasas de supervivencia elevadas. Este trabajo representa el primer paso para evaluar la viabilidad a largo plazo de una población urbana vs rural y se trata de un estudio novedoso en términos de demografía aviar que pretende mejorar el conocimiento sobre los mecanismos que regulan la presencia de las especies en hábitats urbanos. Se necesitan más estudios sobre las consecuencias sobre el flujo de genes entre ambientes para poder comprender si están actuando patrones microevolutivos diferenciales.

4.5 BIBLIOGRAFÍA

Anadón JD, Sánchez-Zapata JA, Carrete M, Donázar JA & Hiraldo F (2010). Large-scale human effects on an arid African raptor community. Animal Conservation, 13:495-504.

Anders AD & Marshall MR (2005). Increasing the accuracy of productivity and survival estimates in assessing landbird population status. Conservation Biology, 19:66-74.

Ausprey IJ & Rodewald AD (2011). Postfledging survivorship and habitat selection across a rural-to-urban landscape gradient. The Auk, 128:293-302.

Burnham KP & Anderson DR (2002). Model selection and multi-model inference: a practical information-theoretic approach. Springer, New York, USA

Carrete M Tella JL (2010). Individual consistency in flight initiation distances in burrowing owls: a new hypothesis on disturbance-induced habitat selection. Biology Letters, 6:167-170.

Carrete M & Tella JL (2013). High individual consistency in fear of humans throughout the adult lifespan of rural and urban burrowing owls. Scientific Reports, 3:3524.

Carrete M, Martínez-Padilla J, Rodríguez-Martínez S, Rebolo-Ifrán N, Palma A & Tella JL (2016). Heritability of fear of humans in urban and rural populations of a bird species. Scientific Reports, 6:31060.

Cavalli M, Baladrón AV, Isacch JP, Biondi LM, Bó MS (2016). Differential risk perception of rural and urban Burrowing Owls exposed to humans and dogs. Behavioural Processes, 124:6065.

Chace JF & Walsh JJ (2006). Urban effects on native avifauna: a review. Landscape and Urban Planning, 74:46-69.

Chamberlain DE, Cannon AR, Toms MP, Leech DI, Hatchwell BJ & Gaston KJ (2009). Avian productivity in urban landscapes: a review and meta-analysis. Ibis, 151:1-18

Choquet R, Lebreton J, Gimenez O, Reboulet, AM & Pradel R (2009a). U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CApture–REcapture data. Ecography, 32:1071-1074.

Choquet R, Rouan L & Pradel R (2009b). Program E-SURGE: a software application for fitting multievent models. In: Modeling demographic processes in marked populations. Springer, 845-865.

Croci S, Butet A, Clergeau P (2008). Does urbanization filter birds on the basis of their biological traits? Condor, 110:223–240.

Dell'Arte GL, Laaksonen T, Norrdahl K & Korpimäki E. (2007). Variation in the diet composition of a generalist predator, the red fox, in relation to season and density of main prey. Acta Oecologica, 31: 276-281.

Donázar JA, Travaini A, Ceballos O, Rodriguez A, Delibes M & Hiraldo F (1999). Effects of sex-associated competitive asymmetries of

foraging group structure and despotic distribution in Andean condors. Behavioral Ecology and Sociobiology, 45:55-65.

Evans BS, Ryder TB, Reitsma R, Hurlbert AH & Marra PP (2015). Characterizing avian survival along a rural-to-urban land use gradient. Ecology, 96:1631-1640.

Evans KL, Chamberlain DE, Hatchwell BJ, Gregory RD, Gaston KJ (2011). What makes an urban bird? Global Change Biology, 17:32-44.

Gardali T, Barton DC, White JD & Geupel GR (2003). Juvenile and adult survival of Swainson's Thrush (*Catharus ustulatus*) in coastal California: annual estimates using capture-recapture analyses. The Auk, 120:1188-1194.

Greenwood PJ & Harvey PH (1982). The natal and breeding dispersal of birds. Annual Review of Ecology and Systematics, 13:1-21.

Hutchings JA (1993). Adaptive life histories effected by age-specific survival and growth rate. Ecology, 74:673-684.

King DI, Degraaf RM, Smith ML & Buonaccorsi JP (2006). Habitat selection and habitat-specific survival of fledgling ovenbirds (*Seiurus aurocapilla*). Journal of Zoology, 269:414-421.

Koenig WD, Pitelka FA, Carmen WJ, Mumme RL, Stanback MT (1992). The Evolution of Delayed Dispersal in Cooperative Breeders. The Quarterly Review of Biology, 67:111-150.

Martin K (1995). Patterns and mechanisms for age-dependent reproduction and survival in birds. American Zoologist, 35:340-348.

Marzluff JM (2016). A decadal review of urban ornithology and a prospectus for the future. Ibis.

Marzluff JM, Bowman R & Donnelly R (2001). A historical perspective on urban bird research: Trends, terms, and approaches. Pages 1–17 in Avian Ecology and Conservation in an Urbanizing World (Marzluff JM, Bowman R & Donnelly R, Eds.). Kluwer Academic, Norwell, Massachusetts.

Marzluff JM, Clucas B, Oleyar MD & DeLap J (2016). The causal response of avian communities to suburban development: a quasi-experimental, longitudinal study. Urban Ecosystems, 19:1597-1621.

Paruelo JM & Lauenroth WK (1995). Regional patterns of normalized difference vegetation index in North American shrublands and grasslands. Ecology, 76:1888-1898.

Paruelo JM, Aguiar MR, Golluscio RA, León RJ & Pujol G (1993). Environmental controls of NDVI dynamics in Patagonia based on NOAA-AVHRR satellite data. Journal of Vegetation Science, 4:425-428.

Pettorelli N, Vik JO, Mysterud A, Gaillard JM, Tucker CJ & Stenseth NC (2005). Using the satellite-derived NDVI to assess ecological responses to environmental change. Trends in ecology & evolution, 20:503-510.

Pradel R (2005). Multievent: an extension of multistate capture–recapture models to uncertain states. Biometrics, 61:442–447.

Pradel R, Hines JE, Lebreton J-D & Nichols JD (1997) Capture-recapture survival models taking account of transients. Biometrics, 60-72.

Pradel R, Wintrebert C & Gimenez O (2003). A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. Biometrics, 59:43-53.

Rebolo-Ifrán N, Carrete M, Sanz-Aguilar A, Rodriguez-Martinez S, Cabezas S, Marchant TA, Bortolotti GR & Tella JL (2015). Links between fear of humans, stress and survival support a non-random distribution of birds among urban and rural habitats. Scientific Reports, 5:13723.

Rodewald AD, Kearns LJ & Shustack DP (2013). Consequences of urbanizing landscapes to reproductive performance of birds in remnant forests. Biological Conservation, 160:32-39.

Rodriguez-Martínez S, Carrete M, Roques S, Rebolo-Ifrán N & Tella JL (2014). High urban breeding densities do not disrupt genetic monogamy in a bird species. PloS One, 9:91314.

Ryder TB, Reitsma R, Evans B & Marra PP (2010). Quantifying avian nest survival along an urbanization gradient using citizen- and scientist-generated data. Ecological Applications, 20:419-426.

Saino N, Szép T, Ambrosini R, Romano M & Moller AP (2004). Ecological conditions during winter affect sexual selection and breeding in a migratory bird. Proceedings-Royal Society of Londonb, 271:681-686.

Sanz JJ, Potti J, Moreno J, Merino S & Frías O (2003). Climate change and fitness components of a migratory bird breeding in the Mediterranean region. Global Change Biology, 9:461-472.

Sanz-Aguilar A, De Pablo F & Donázar JA (2015). Age-dependent survival of island vs. mainland populations of two avian scavengers: delving into migration costs. Oecologia, 179:405-414.

Sergio F, Tavecchia G, Blas J, López L, Tanferna A. & Hiraldo F (2011). Variation in age-structured vital rates of a long-lived raptor: implications for population growth. Basic and Applied Ecology, 12:107-115.

Vuolo F, Mattiuzzi M, Klisch A & Atzberger C (2012). Data service platform for MODIS Vegetation Indices time series processing at BOKU Vienna: current status and future perspectives, Proc. SPIE 8538, Earth Resources and Environmental Remote Sensing/GIS Applications III, 85380A.

Yackel Adams AA, Skagen AA, Savidge JA (2006). Modeling post-fledging survival of lark buntings in response to ecological and biological factors. Ecology, 87:178-188.

Capítulo 5

Conclusiones generales

5.1 Aportes de la tesis

Se estima que para el año 2030 el 60% de la población humana vivirá en ciudades o áreas urbanizadas (Grimm *et al.*, 2008). Bajo este escenario, el estudio de los procesos ecológicos que subyacen a los cambios antropogénicos es de vital importancia para la conservación de la biodiversidad. Las aves proporcionan un buen ejemplo de cómo algunas especies son capaces de adaptarse y explotar estos ambientes, ya que mientras muchas de ellas son incapaces de vivir en ciudades, otras son capaces de persistir y prosperar (McKinney 2002, Kark *et al.* 2007). Hasta el momento, se han realizado numerosos trabajos sobre los efectos de la urbanización en aves (Chace & Walsh 2006), sin embargo la mayoría de ellos se han limitado al estudio de unas pocas especies como el Gorrión Común (*Passer domesticus*), la Paloma Doméstica (*Columba livia*), el Mirlo Común (*Turdus merula*) y el Carbonero Común (*Parus major*), especies típicas de ambientes urbanos (Marzluff 2016). El objetivo general de esta tesis ha sido aportar conocimientos al estudio de las consecuencias de la urbanización en aves, utilizando como modelo de estudio a la Lechucita de las Vizcacheras, una especie que ha colonizado exitosamente los ambientes

urbanizados y que actualmente ocupa hábitats con diferente grado de antropización.

El primer objetivo de esta tesis fue analizar la selección de hábitat de reproducción de la Lechucita de las Vizcacheras en ambientes urbanos y nativos e investigar las causas de una potencial selección diferencial. Los resultados concuerdan con estudios previos en los que las lechuzas utilizan en mayor proporción hábitats con vegetación baja y en menor proporción hábitats con pastos altos (Green & Anthony 1989, Baladrón *et al*. 2016). Esta característica del hábitat permite la detección temprana de los depredadores, principalmente terrestres. Los análisis realizados sobre la disponibilidad y uso de hábitat muestran una aparente preferencia por las zonas urbanas sobre las áreas más naturales, un patrón que se mantuvo constante a lo largo de cinco campañas reproductivas. Estos patrones de selección de hábitat son consistentes con una relación con el riesgo de depredación. La baja riqueza y abundancia de depredadores en áreas urbanas podría explicar los cambios en el patrón de selección de hábitat. La liberación de la depredación mejora los parámetros demográficos de los individuos urbanos, favoreciendo así un incremento en la densidad poblacional en las áreas urbanas que explica la aparente selección positiva de este hábitat. De esta forma los espacios urbanos pueden convertirse en refugios libres de depredadores, y podrían ser claves para la conservación de algunas especies que dependen de hábitats amenazados.

En una segunda etapa de esta tesis se evaluaron las consecuencias de las urbanización en términos de estrés individual, comportamiento y supervivencia en adultos de la especie. Las ciudades pueden representar nuevas fuentes de estrés para los organismos que prosperan en ellas. Partiendo de éste último punto, el objetivo fue investigar cómo los organismos son capaces de hacer frente a esta cuestión desde un punto de vista fisiológico y comportamental y, en

última instancia, si existen consecuencias sobre la eficacia biológica de los mismos. Los resultados encontrados demostraron que los niveles de corticosterona en pluma (utilizados como una medida del estrés que experimenta un individuo a lo largo del crecimiento de la pluma) no difirieron entre hábitats urbanos y rurales y tampoco se correlacionaron con el miedo a los humanos (medido como las distancias de inicio de vuelo, FID), el cual es superior en ambientes naturales. Por otra parte, la supervivencia de individuos fue dos veces más alta en aves urbanas que en rurales y su relación con la corticosterona en pluma difirió entre ambientes. En ambientes urbanos se encontró una selección cuadrática, consistente con una selección estabilizadora, en donde individuos con niveles hormonales muy bajos o muy altos presentaron menores probabilidades de supervivencia que los que tuvieron niveles intermedios (beneficiosos para la rápida huída ante posibles amenazas). Por el contrario, en hábitats naturales no se encontró relación, lo que podría ser consecuencia de una mayor presión de depredación, ya que las lechuzas tienen pocas oportunidades de escapar de los depredadores que pueden entrar hasta lo profundo de las madrigueras, de manera que la depredación al azar sobre individuos con diferentes niveles hormonales podría enmascarar la relación entre la corticosterona y la supervivencia. Estos resultados demuestran que la vida urbana no constituye una fuente adicional de estrés para los individuos urbanos.

Por último, se evaluó el efecto de la urbanización sobre la demografía de la población de lechuzas en ambientes urbanos y rurales. Para ello se utilizó un conjunto de datos de 10 años de muestreo en el cual se obtuvieron estimaciones de supervivencia de individuos jóvenes y adultos, probabilidades de dispersión y rendimiento reproductivo. Los resultados de rendimiento reproductivo tanto a nivel poblacional como individual indicaron que las aves urbanas presentan un mayor éxito reproductivo (proporción de territorios con al menos un juvenil) y

productividad (número de juveniles) en ambientes urbanos que en rurales, un patrón que se mantuvo consistente a lo largo de los años muestreados. Los análisis de dispersión demostraron que existe una mayor probabilidad de dispersión en ambientes rurales hacia sitios urbanos que al revés, en individuos jóvenes que dispersan para su primer intento reproductivo. Por último, las probabilidades de supervivencia de adultos fueron mayores que para jóvenes, y al contrario que estos último, fueron diferenciales entre hábitats. Luego de "años malos" producto de una severa sequía en Bahía Blanca, las supervivencias de adultos rurales descendieron y se diferenciaron significativamente de las supervivencias de adultos urbanos, sugiriendo que las ciudades funcionarían como refugios ante eventos climáticos catastróficos. Este análisis abarcó un estudio demográfico completo en ambiente urbanos y rurales no visto hasta el momento, demostrando que las áreas urbanizadas representan un área en donde los individuos adultos sobreviven mayor tiempo que sus congéneres rurales y se reproducen con mayor éxito. Esto podría traer aparejado consecuencias microevolutivas sub-poblacionales producto de un flujo de genes diferencial entre ambientes. Estos datos representan una primera instancia para el análisis de viabilidad poblacional (PVA) que arrojará luz sobre las consecuencias de la urbanización sobre la avifauna a largo plazo.

Para sintetizar, los datos aportados por esta tesis proporcionan resultados novedosos sobre los efectos de la urbanización en aves utilizando un modelo de estudio nuevo en la temática, como lo es la Lechucita de las Vizcacheras. Es evidente que las zonas urbanas tienen consecuencias negativas sobre la biodiversidad (Newbold *et al.* 2015), sin embargo, los datos aportados en esta tesis sugieren que las ciudades también pueden funcionar como sitios seguros ante depredadores (Díaz *et al.* 2013) o eventos catastróficos para algunas especies con una variabilidad intraespecífica en la capacidad de

persistir en estos ambientes (Carrete & Tella 2011) y que, a su vez, sus hábitats naturales se encuentran cada vez más amenazados. Dado el acelerado crecimiento de la población humana y la consecuente expansión de las ciudades, contar con la información sobre los procesos ecológicos que actúan en estos hábitats es indispensable para poder establecer futuras medidas de conservación estratégicas. Por esta razón, si bien la urbanización impide el establecimiento de muchas especies, puede representar un sitio de conservación para otras ante el innegable crecimiento de la población humana.

5.2 Direcciones futuras

Los resultados mostrados en esta tesis corresponden a una primera aproximación general sobre las consecuencias ecológicas de la urbanización en aves que servirán de base para futuros estudios en el mismo sistema de estudio. Para comprender los efectos fenotípicos es necesario evaluar caracteres fisiológicos, morfológicos y de comportamiento con el fin de profundizar en el efecto del proceso de adaptación al medio urbano. Por otra parte estudiar cómo los factores ambientales e individuales afectan a las distintas estrategias dispersivas en un contexto urbano y rural permitiría entender cómo los individuos deciden dónde asentarse para reproducirse y qué distancias recorrer antes de hacerlo como así también que condicionantes ambientales operan en las áreas natales y de asentamiento. Por otra parte analizar las características genéticas de la población ayudaría a comprender si están actuando fuerzas de selección contemporáneas que podrían conducir a una diferenciación genética entre individuos urbanos y rurales.

5.3 Bibliografía

Baladrón AV, Isacch JP, Cavalli M & Bó MS (2016). Habitat selection by Burrowing Owls Athene cunicularia in the Pampas of Argentina: a multiple-scale assessment. Acta Ornithologica, 51:137-150.

Carrete M & Tella JL (2011). Inter-individual variability in fear of humans and relative brain size of the species are related to contemporary urban invasion in birds. PLoS One, 6:e18859.

Chace JF & Walsh JJ (2006). Urban effects on native avifauna: a review. Landscape and Urban Planning, 74:46-49.

Diaz M, Møller AP, Flensted-Jensen E, Grim T, Ibáñez-Álamo JD, Jokimäki J, Markó G & Tryjanowski P (2013). The geography of fear: a latitudinal gradient in anti-predator escape distances of birds across Europe. Plos One 8:e64634.

Green GA & Anthony RG (1989). Nesting success and habitat relationships of Burrowing Owls in the Columba Basin, Oregon. Condor , 91:347-354.

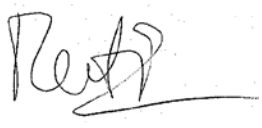
Grimm NB, Faeth SH, Golubiewski NE, Redman CL, Wu J, Bai X & Briggs JM (2008). Global change and the ecology of cities. Science, 319:756-760.

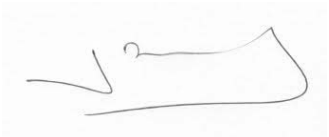
Kark S, Iwaniuk A, Schalimtzek A & Banker E (2007). Living in the city: can anyone become an urban exploiter? J. Biogeography, 34: 638–651.

Marzluff JM (2016). A decadal review of urban ornithology and a prospectus for the future. Ibis.

McKinney ML (2002). Urbanization, Biodiversity, and Conservation. BioScience 52, 883–890 Newbold T, Hudson LN, Hill SL, Contu S,

Lysenko I, Senior RA, Börger L , Bennett D, Choimes A, Collen B, Day J, De Palma A, Díaz S, Echeverria-Londoño S, Edgar M, Feldman A, Garon M, Harrison ML, Alhusseini T, Ingram DJ, Itescu Y, Kattge J, Kemp V, Kirkpatrick L, Kleyer M, Pinto Correia DL, Martin C, Meiri S, Novosolov M, Pan Y, Phillips HR, Purves DW, Robinson A, Simpson J, Tuck S, Weiher E, White HJ, Ewers RM, Mace GM, Scharlemann JP & Purvis A (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. Nature, 520: 45-50.





Dra. Martina Carrete
mcarrete@upo.es

Dr. Juan Carlos Reboreda
reboreda@ege.fcen.uba.ar