



UNIVERSIDAD DE BUENOS AIRES
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
Departamento de Ecología, Genética y Evolución

Ecología y conservación del carancho austral (*Phalcoboenus australis*) en Isla de los Estados

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en
el área de Ciencias Biológicas

Ulises Balza

Directora de tesis: Dra. Andrea Raya Rey

Consejero de Estudios: Dr. Javier López de Casenave

Lugar de trabajo: Centro Austral de Investigaciones Científicas (CADIC-CONICET). Ushuaia, Argentina.

Fecha de defensa: 14 de octubre de 2021

Ushuaia, diciembre de 2021

Agradecimientos

En primer lugar, quiero agradecer a mi directora, Andrea Raya Rey, por la oportunidad de realizar un proyecto que siempre quise hacer. No hubiera sido posible sobreponerse a las múltiples dificultades sin su apoyo permanente.

En segundo lugar, a mi consejero de estudios, Javier López de Casenave, a la subcomisión de doctorado y a todo el personal de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la UBA que permitieron y permiten seguir avanzando a los estudiantes en estos momentos tan críticos.

A Valeria Ojeda, Laura Gangoso y Ricardo Gürtler, miembros del jurado de esta tesis doctoral, por sus constructivos comentarios que ayudaron a que esta versión y los pasos a futuro fueran mucho más claros y precisos.

La logística desafiante del área de estudio hubiera sido un problema grave de no haber sido por Henk Boersma, Darrel Day, Charly Flesch y la Armada Argentina, que a bordo de sus buques nos llevaron y trajeron a salvo de la isla nueve veces.

Los colaboradores de los capítulos fueron fundamentales para abordar un trabajo con muchos tipos de información diferente. Muchas gracias a Klemens Pütz, Katie Harrington, Michael Polito, Rebecka Brasso, Santiago Ceballos, Tomás I. Marina, Jimena Lois-Milevicic, Tom Hart y María Eugenia Lopez.

Agradezco a los que nos acompañaron en el trabajo de campo durante todos estos años: Andrés Capdevielle, Francisco Zunino, Carolina Bruzesse, Gimena Pizzarello, Daniel Testoni, Ignacio Domato, Gustavo Retamar, Guillermo Retamar y Dante Francomano.

Muchos materiales y herramientas utilizadas en el campo fueron adquiridas gracias a personas e instituciones desinteresadas: Diego Bustamante, Diego Albareda, Keith Bildstein, Santiago Imberti, WCS Chile, el personal del buque *Marea Australis* y Benno Lüthi.

Gracias a las personas que participaron del procesamiento de muestras y su posterior análisis: Mónica Torres, Megan Faulkner, Lisa Stoneham, Hayat Bennadji y Danielle Laguaitte.

Agradezco intercambios, correcciones, comentarios y datos relevantes a Luciana Ricciadelli, Adrián Schiavini, Bettina Mahler, María Bas, Karla Conejo-Barboza, George Swan, Chantel Michelson y Francisco Sola.

Lucía Rodríguez Planes, Nicolás Lois, Samanta Dodino y Amira Salom participaron de muchas de las categorías anteriores y subsiguientes y les agradezco enormemente por toda su colaboración.

Agradezco también a mis compañeras de laboratorio: Sabrina Harris, Natalia Paso Viola, Natalia Dellabianca, Analía San Martín, Gabriela Scioscia y Antonela Albizzi.

Les agradezco mucho a mis docentes de los cursos de postgrado, en especial a Peter Feinsinger, Egbert Leigh y Alejandro Farji-Brener.

A Alexandra Elbakyan por contribuir a que podamos dar pelea en un mundo cada vez más desigual.

A Matías Pandolfi y Katelyn Lamb, a quienes me encontré en el camino y no pudieron estar en el final.

A Maru, Anna, Sami, Mery, Cathy, Emi, Nacho, en fin, a la familia fueguina que nos acompaña todos los días.

A la sociedad argentina por estos años de acompañamiento permanente.

A mi familia y en especial a mi compañera Lucía y mi pequeña hija, con quienes comparto todos los días esto de fascinarnos con el mundo que nos rodea.

Este trabajo fue posible gracias a fondos de la Agencia Nacional para la Promoción Científica y Tecnológica, Wildlife Conservation Society y Antarctic Research Trust.

Publicaciones asociadas a esta tesis

Balza, U., Lois, N. A., Polito, M. J., Pütz, K., Salom, A., & Raya Rey, A (2020). The dynamic trophic niche of an island bird of prey. *Ecology and Evolution*. <https://doi.org/10.1002/ece3.6856>

Balza, U., Brasso, R., Lois, N. A., Pütz, K., & Raya Rey, A. The highest mercury concentrations ever reported in a South American bird, the Striated Caracara. *Polar Biology*. <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02938-w>

ÍNDICE

RESUMEN

ABSTRACT

<i>CAPÍTULO 1: INTRODUCCIÓN GENERAL</i>	8
Especie de estudio	9
Objetivo general y específicos	12
Área de estudio	13
Metodología general	19
<i>CAPÍTULO 2: CONECTIVIDAD REGIONAL Y UNIDADES DE MANEJO DEL CARANCHO AUSTRAL A TRAVÉS DE TÉCNICAS DE SECUENCIACIÓN MASIVA DE ADN</i>	27
<i>CAPÍTULO 3: DENSIDAD REPRODUCTIVA Y LIMITACIÓN DE SITIOS DE NIDIFICACIÓN</i>	47
<i>CAPÍTULO 4: PATRONES DE PRODUCTIVIDAD EN BAHÍA FRANKLIN</i>	69
<i>CAPÍTULO 5: PATRONES DE MOVIMIENTOS A TRAVÉS DEL ANÁLISIS DE REDES</i>	82
<i>CAPÍTULO 6: ECOLOGÍA TRÓFICA Y EXPOSICIÓN A MERCURIO</i>	100
<i>CAPÍTULO 7: DISCUSIÓN GENERAL</i>	134

RESUMEN

El carancho austral (*Phalacrocorax australis*) es una especie endémica de islas del sur de Argentina y Chile y habita principalmente pastizales en los que se reproducen aves marinas. En Isla de los Estados e Islas de Año Nuevo (IDLE), coexiste con especies exóticas invasoras como el ciervo colorado y cabras asilvestradas. El objetivo de este trabajo es estudiar potenciales factores de vulnerabilidad que podrían afectar la viabilidad a largo plazo de la población de carancho austral de IDLE. El grado de estructuración genética a escala regional sugiere que IDLE e Islas Malvinas (las dos poblaciones más importantes de la especie a nivel global) son dos unidades de manejo independientes. En dos sitios estudiados en IDLE, la densidad de parejas reproductivas fue similar (3.4-3.9 parejas/km²). La disposición espacial de los nidos en estuvo asociada con la ubicación de las colonias de pingüino penacho amarillo y en menor medida con características topográficas, y los adultos reproductivos representaron solo el 6-15% de la población. Tanto la reocupación de sitios como el éxito reproductivo estuvieron asociados a la abundancia del pingüino penacho amarillo en los alrededores de los sitios de nidificación. La razón de sexos de pichones estuvo sesgada hacia hembras y estuvo asociada al tamaño de la nidada: los nidos menos productivos produjeron en promedio 83% hembras, mientras que los más productivos, 73% machos. Se equiparon cinco pichones con transmisores GPS, y se obtuvo información sobre la dispersión durante 5 meses. Durante la época reproductiva y primeros días de emancipación, el área natal fue la zona utilizada con mayor frecuencia, con excursiones cortas a bahías cercanas. Luego de la partida de los pingüinos hacia alta mar, a mediados de marzo, el área utilizada por los individuos se amplió e incluyó toda la extensión de IDLE. El nicho trófico de esta población varió en función de la temporada, la edad, el estado reproductivo y en menor medida, el año, y fue más amplio para grupos *a priori* identificados como oportunistas. La expansión de nicho observada durante la época no reproductiva, no se asoció con un aporte significativo de presas terrestres, sino que se debería a una mayor variedad de presas de redes tróficas marinas. Posiblemente asociado con esta dependencia de recursos marinos, los caranchos australes mostraron los valores más altos de mercurio (Hg) en plumas registrados hasta el momento para un ave sudamericana. Los pingüinos penacho amarillo de IDLE también se encuentran entre las aves con mayores niveles de contaminación por Hg y los altos niveles de Hg en los caranchos australes reflejarían un enriquecimiento trófico en este metal pesado. El carancho austral en IDLE aparenta ser vulnerable por distintos factores actuando a diferentes escalas. A pesar de ser una población localmente abundante, solo una proporción muy pequeña de los individuos son los que efectivamente se reproducen. IDLE representa un linaje único para la especie, y gran parte de su dinámica está asociada al pulso de pingüinos penacho amarillo. Durante la época no reproductiva, tanto la amplitud del nicho trófico como los movimientos individuales sugieren el uso preferencial del hábitat marino-costero. No hubo evidencia de un subsidio alimenticio por parte de ciervos y cabras, las principales especies invasoras en la isla. La población efectivamente conectada sería mucho menor a la población total de la especie; los individuos reproductores representarían una parte muy pequeña de la población, y la abundancia local de la especie sería un mal predictor de su estado actual en Isla de los Estados. Los eventos reproductivos, los movimientos estacionales y los hábitos tróficos de la población estudiada sugieren una dependencia ecológica muy grande hacia especies y ambientes cada vez más amenazados por causas externas que no son susceptibles de ser manejadas localmente.

ABSTRACT

Ecology and conservation of the striated caracara (*Phalacrocorax australis*) in Isla de los Estados

The striated caracara (*Phalacrocorax australis*) is an endemic species of the islands of southern Argentina and Chile, and inhabits mainly grasslands where seabirds breed. On Isla de los Estados and the Año Nuevo islands (IDLE), they coexist with invasive alien species such as red deer and goats. The aim of this work is to study whether the population in IDLE could be subject to factors that affect their long-term vulnerability. The degree of genetic structuring on a regional scale suggests that IDLE and Islas Malvinas are two independent management units. At two sites studied at IDLE, the density of breeding pairs was similar, and the spatial arrangement of nests was associated with the location of the rockhopper penguin colonies and to a lesser extent with topographic characteristics. The reproductive adults represented only 6-15% of the population. Both site reoccupation and reproductive success were associated with the abundance of rockhopper penguins. The sex ratio of chicks was biased towards females and was associated with clutch size: the least productive nests produced an average of 83% females, while the most productive, 73% males. Five chicks were equipped with GPS transmitters, and dispersion information was obtained for 5 months. During the reproductive season and the first days of post-fledgling the nest area was used, with short excursions to nearby bays. After the departure of the penguins to the open sea, in mid-March, the area used was expanded including the entire IDLE area. The trophic niche of this population varied according to season, age, reproductive status and, to a lesser extent, year, and was broader for groups identified as opportunistic. The niche expansion observed during the non-breeding season, however, was not associated with a significant contribution of terrestrial prey, but due to a greater variability within marine trophic webs. Possibly associated with this dependence on marine resources, the caracaras showed the highest values of mercury (Hg) in feathers recorded for a South American bird. Rockhopper penguins are also among the birds with the highest levels of Hg contamination, and the high levels of Hg in caracaras would reflect trophic enrichment of this heavy metal. The striated caracara in IDLE appears to be vulnerable due to different factors acting at different scales. Despite being a locally abundant population, only a very small proportion of individuals actually breed. IDLE represents a unique lineage for the species, and much of its dynamics is associated with the pulse of rockhopper penguins. During the non-breeding season, both the trophic niche expansion and individual movements indicate the use of the marine-coastal habitat. There was evidence of only a small input from deer and goats, the main invasive species on the island. The population effectively connected would be much smaller than the total population of the species; Breeding individuals would represent a very small part of the population, and the local abundance of the species would be a poor predictor of its current status on Isla de los Estados. Reproductive events, seasonal movements and trophic habits of the suggest an ecological dependence towards species and environments increasingly threatened by external causes that are not susceptible to be locally managed.

CAPÍTULO 1

INTRODUCCIÓN GENERAL

“Las ballenas y otros monstruos marinos iban por el paso en tal número que dificultaban el pasaje...La tierra de la izquierda que llamamos de los Estados era hermosa y verdeante”

Willem Schouten, 1616

La vulnerabilidad de las poblaciones puede ser entendida como una función de la probabilidad de extinción, y los factores que contribuyen a ella pueden ser analizados a diferentes escalas (Morris *et al.* 1999, Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000, Grady *et al.* 2010). Los factores asociados a la probabilidad de que una población se extinga incluyen conectividad entre poblaciones, razón de sexos, variación en las tasas vitales, abundancia y rangos de distribución, entre otros (Primack 2014). Sin embargo, y a pesar de que la extinción de las especies puede considerarse como una tragedia a evitar desde el punto de vista moral (Cafaro & Primack 2014), aún no está claro cómo predecir la probabilidad de extinción de las poblaciones en la naturaleza.

Algunos patrones pueden ayudar a generar prioridades a escala global. Por ejemplo, una mayor proporción de aves rapaces están amenazadas respecto a las aves en general (Mcclure *et al.* 2018) y, dentro de este grupo, mayor proporción de rapaces de islas están amenazadas (Pizzarello & Balza 2020). De hecho, las ocho extinciones modernas de aves rapaces fueron especies de islas, incluyendo una especie de carancho, el de Guadalupe (*Caracara lutosa*, Abbott 1933, IUCN 2015). Aunque las poblaciones pueden estar amenazadas por distintas causas actuando en simultáneo, generalmente no hay una correlación entre cantidad y diversidad de amenazas y el riesgo de extinción a escala regional, por lo que el diagnóstico local resulta fundamental para entender los procesos de extinción y plantear alternativas de manejo (Greenville *et al.* 2020).

Especie de estudio

El carancho austral (*Phalacroboenus australis*, Gmelin 1788) es un ave rapaz que se distribuye en islas e islotes del sur de Argentina y Chile. Fue descrita en base a ejemplares colectados en Isla Observatorio (Argentina) durante las expediciones de James Cook en 1771-1775 (Strange 1996). Es uno de los falcónidos más grande del mundo, con un peso máximo de 1900 g, y alcanza el plumaje adulto a los 5 años de edad (Strange 1996, Ferguson-Lees & Christie 2001). El tamaño de puesta es de 1 a 4 huevos (1 a 3 en este estudio) que ambos padres incuban durante 37-39 días. Los pichones dependen exclusivamente de sus padres durante 45-50 días. Sus áreas reproductivas confirmadas se encuentran en Islas Malvinas, el archipiélago fueguino e islas e islotes de Cabo de Hornos y los fiordos del sur de Chile (Figura 1.1, Clark 1984, Marín *et al.* 2006, Meiburg 2006, Balza *et al.* 2017, Reeves *et al.* 2018). La abundancia global está estimada en 1500-4000 individuos (BirdLife International 2018). No se conoce el grado de conectividad de las poblaciones, pero se asume que las poblaciones de Islas Malvinas y las de Isla de los Estados representarían las mayores abundancias globales de la especie (BirdLife International 2018).

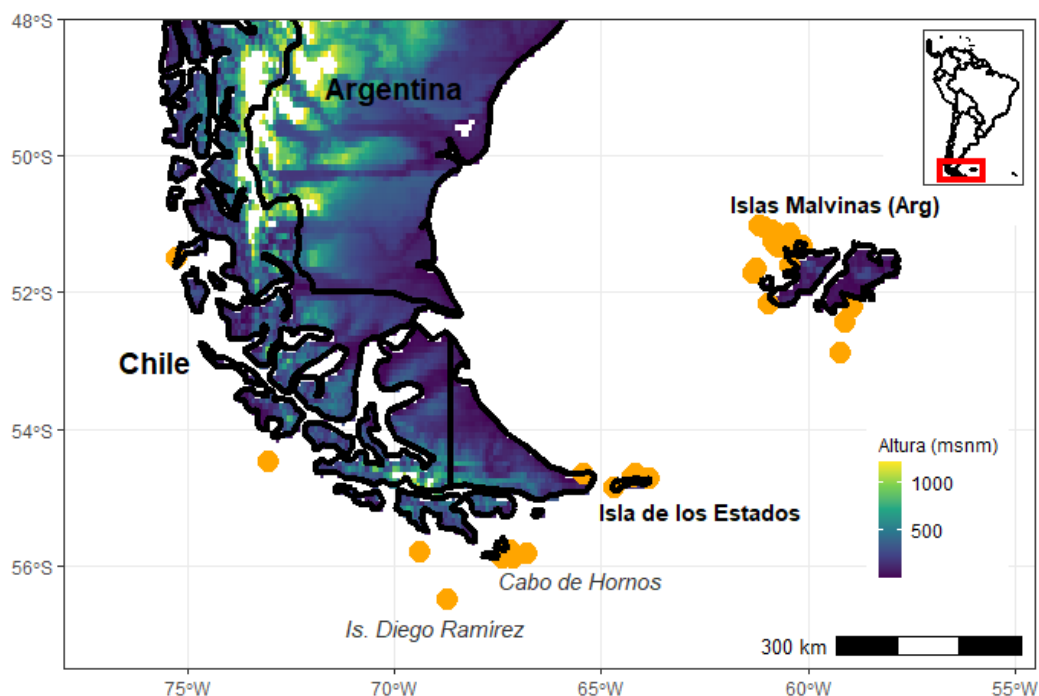


Figura 1.1. Localidades con reproducción confirmada (naranja) de carancho austral, basados en Clark (1984), Parera *et al.* (1997), Meiburg (2006), Cursach *et al.* (2012), Raimilla *et al.* (2014), Reeves *et al.* (2018), Galimberti & Sanvito (2020), Harrington com.pers.; Pütz com.pers. y este trabajo.

Las poblaciones reproductivas de esta especie suelen asociarse con dos grupos de organismos. Por un lado, utiliza generalmente pastizales de tussock (*Poa flabellata*) para construir sus nidos, las fibras para construir la estructura y los individuos de mayor tamaño como sustrato, sostén y dosel del sitio-nido (Strange 1996, Balza *et al.* 2017). Esta gramínea puede crecer hasta 3 m de altura, y presenta a nivel del

suelo características microclimáticas favorables que podrían ser beneficiosas para las aves nidificantes (Lewis Smith & Prance 1985). Por otro lado, el carancho austral se asocia a colonias de aves marinas, en particular pingüinos y albatros, cuyos huevos y pichones constituyen su principal fuente de alimento durante la época reproductiva, tanto para adultos reproductivos y sus pichones como para juveniles, inmaduros y adultos no reproductivos (Strange 1996). En particular, el pingüino penacho amarillo (*Eudyptes chrysocome*) es una de las especies que en islas subantárticas forma colonias de nidificación masivas y una de las principales especies a las que el carancho austral se asocia (Strange 1996, Lijlesthöm *et al.* 2008) y Strange. El abandono del nido por parte de los pichones de carancho austral coincide con la etapa en la que pingüinos y albatros desertan sus colonias en tierra firme para alimentarse en alta mar, por lo que movimientos estacionales estarían inducidos principalmente por la falta de alimento (Harrington *et al.* 2018).

Durante la época no reproductiva se supone que la disponibilidad de alimento es menor y, sumado a las condiciones rigurosas del invierno, allí ocurriría mayor mortalidad (Strange 1996). Los caranchos en ese momento concentran su actividad en las escasas horas de luz solar (Harrington *et al.* 2020) y, sumado a su aparente aversión a volar por grandes masas de agua (Strange 1996), los movimientos entre islas serían relativamente infrecuentes. Durante esta época, la especie se observa asociada a apostaderos de lobos marinos donde se alimenta de excrementos y carroña (Strange 1996), aunque en Islas Malvinas también se observan en sitios antropizados, como pastizales dedicados a la producción ovina, en donde obtienen alimento de origen terrestre como ganado y cauquenes (*Chloephaga sp.*) (Rexer-Huber & Bildstein 2013, Harrington *et al.* 2018). En Islas Malvinas y luego de no haber coexistido con poblaciones humanas pre-europeas, la especie fue fuertemente perseguida por los productores de ganado ovino. Aunque hoy en día su persecución se encuentra prohibida, la población de la especie en el archipiélago no se habría recuperado significativamente desde principios del S.XX (Woods 2007, Reeves *et al.* 2018); de hecho, no se conocen registros reproductivos para la especie en ninguna de las dos islas principales desde los años '30 (Strange 1996).

A nivel global, el carancho austral se encuentra categorizado como *Cercano a la amenaza* (BirdLife International 2018), principalmente por presentar “una moderadamente pequeña, aunque estable población”. Meiburg (2006) planteó por primera vez que la categorización global de esta especie debía ser tomada con cautela, ya que, a pesar de tener relativamente poco contacto con actividades humanas, distintos factores podrían hacerlo vulnerable. Las especies de islas suelen tener rangos de distribución acotados y depender de pocos tipos de presas (Elton 1958, Wood *et al.* 2017). Además, los depredadores territoriales como las rapaces normalmente se encuentran en baja abundancia debido a su comportamiento e historia de vida (Newton 1979, Nilsson *et al.* 1982). A nivel regional, el carancho austral es considerado *En peligro* en Argentina (Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable & Argentinas 2017) y *Especie de prioridad máxima de conservación* en Chile (Pincheira-Ulbrich *et al.* 2008). Fuera de las Islas Malvinas, no existen datos sobre su abundancia ni tendencias poblacionales (Trejo 2007, Raimilla *et al.* 2012).

En Isla de los Estados no hay registros de persecución directa sobre los individuos o sitios de nidificación, pero la explotación de lobos y aves marinas en los últimos 200 años podría haber tenido efectos indirectos sobre su abundancia. Las factorías de aceite de lobos marinos y pingüinos en Isla de los Estados y Península Mitre estuvieron activas durante buena parte del siglo XIX, y se sabe que, por ejemplo, en 1870 una colonia de pingüino rey (*Apdenodytes patagonicus*) de unas 20.000 parejas fue extinta en la costa norte de Isla de los Estados (Vairo 1998). En contraste, la recuperación en las últimas décadas de los

lobos marinos (*Arctocephalus australis* y *Otaria flavescens*) es significativa tanto a nivel local como regional (Vales *et al.* 2019, Milano *et al.* 2020a, Milano *et al.* 2020b).

La viabilidad a largo plazo de las poblaciones de *P. australis* podría verse comprometida por distintos factores. En primer lugar, el grado de amenaza y la tendencia poblacional negativa de muchas de sus principales presas puede restringir la cantidad y calidad del recurso alimenticio en época reproductiva. Por factores asociados principalmente a cambios a escala global y amenazas en el océano, las aves marinas son el grupo de aves más amenazado del mundo (Croxall *et al.* 2012, Dias *et al.* 2019). La mayoría de las poblaciones de pingüino penacho amarillo se encuentran en disminución (BirdLife International 2010), y en particular la colonia del Bahía Franklin (ver *Área de estudio*) ha experimentado una disminución poblacional del 2% anual en las últimas décadas (Raya Rey *et al.* 2014). En segundo lugar, las especies exóticas invasoras tienen efectos negativos exacerbados sobre la fauna insular (Elton 1958, Spatz *et al.* 2014, Courchamp *et al.* 2017). El impacto directo de ungulados introducidos sobre la vegetación nativa de Isla de los Estados podría estar ejerciendo un efecto negativo en la disponibilidad de áreas de nidificación del carancho austral y otras aves asociadas a la vegetación costera (Parera *et al.* 1997). Por otra parte, también existe el potencial para que los caranchos hayan incorporado especies exóticas como parte de su dieta en forma de carroña, una estrategia que implicaría menores movimientos estacionales y una mayor supervivencia invernal (Balza 2016, Balza *et al.* 2017). Las rapaces suelen incorporar especies exóticas en su dieta o, en general, homogeneizar sus preferencias tróficas si una presa se vuelve muy abundante (Ontiveros *et al.* 2005, Speziale & Lambertucci 2013, Barbar *et al.* 2016) y esto se ha registrado en especies carroñeras en islas (Gangoso *et al.* 2006). Finalmente, otro potencial factor de amenaza identificado en la región es la contaminación por mercurio (Hg). Los pingüinos penacho amarillo de Isla de los Estados están entre los pingüinos más contaminados del mundo (Brasso *et al.* 2015), y la bioacumulación de ese metal, especialmente en redes tróficas marinas, es un fenómeno bien conocido (DesGranges *et al.* 1998, Renedo *et al.* 2018).

Objetivo general

Estudiar factores que podrían afectar la vulnerabilidad del carancho austral *Phalacrocorax australis*, a distintas escalas espaciales y temporales, en la población residente de Isla de los Estados (Argentina).

Objetivos específicos

1. Determinar si la población de Isla de los Estados se encuentra aislada respecto de las poblaciones aparentemente más abundantes de la especie (i.e., Islas Malvinas).
2. Analizar la densidad y disposición espacial de los nidos en Isla de los Estados e Isla Observatorio y explorar índices de limitación en los sitios de nidificación.
3. Analizar el desempeño reproductivo de los sitios de nidificación de carancho austral en Bahía Franklin, y asociar los patrones observados con la razón de sexos de los pichones.
4. Estudiar los patrones de movimiento de una cohorte de pichones durante sus primeros meses posteriores a la partida de los pingüinos al mar para evaluar áreas de importancia y posibles fuentes de alimento en esa época.
5. Estudiar las interacciones tróficas de la población de *P. australis* en función de la temporada, el año, la edad y el estado reproductivo de los individuos y determinar el grado de contaminación por mercurio para discutir posibles riesgos asociados.

Área de estudio

Isla de los Estados comprende las estribaciones más australes de la cordillera de los Andes, y se encuentra separada de la Isla Grande de Tierra del Fuego por el estrecho de Le Maire, de 24 km de extensión. La superficie total es de 530 km², con una longitud aproximada de 68 km en dirección este-oeste y un ancho que varía entre 500 m y 16 km. Aproximadamente en el centro de la isla se encuentra un cordón montañoso de entre 400 y 800 msnm (Caminos & Nullo 1998) (Figura 1.2). Sus costas son muy irregulares y escarpadas, con abundantes bahías y fiordos. Las islas de Año Nuevo (Islas Observatorio, Goffré, Elizalde y Zeballos) son un archipiélago separado unos 6 km al norte de Isla de los Estados. Presentan un relieve mucho más llano, con una altura máxima de 51 msnm.

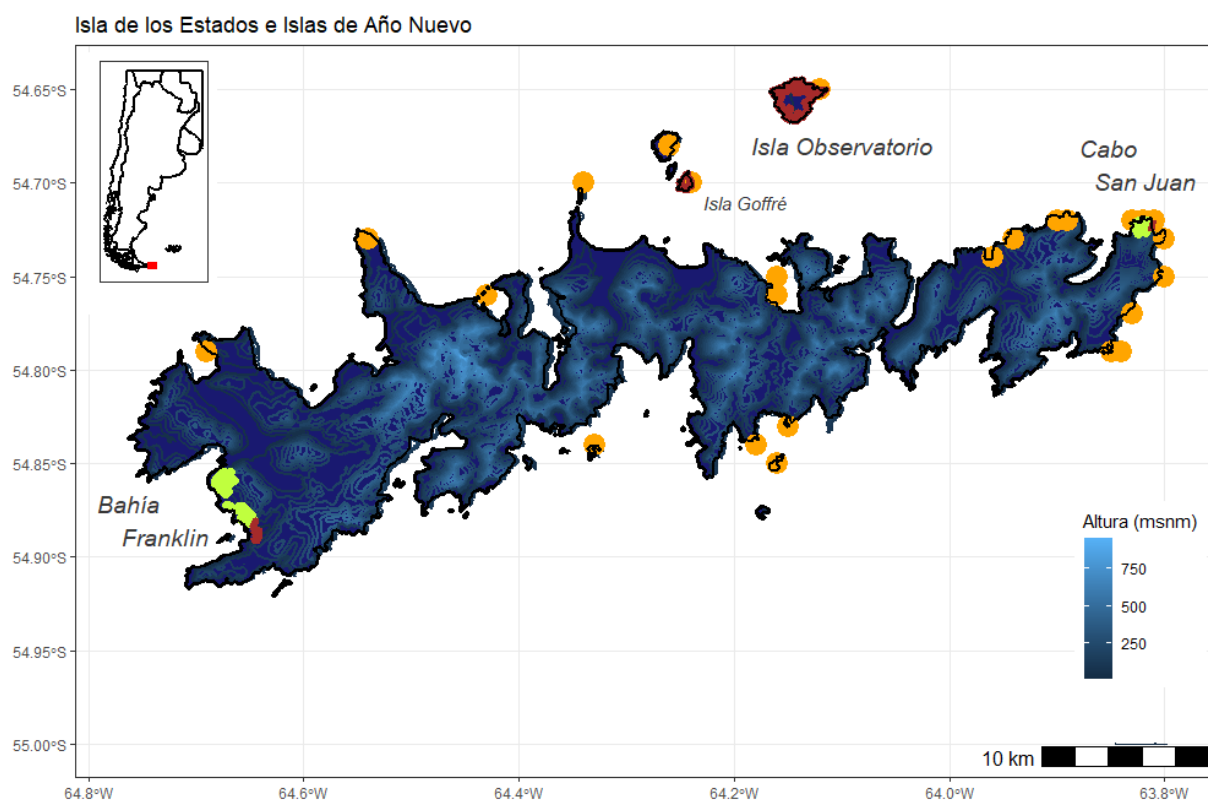


Figura 1.2. Mapa del área de estudio con las zonas que serán mencionadas en esta tesis. Se destacan las ubicaciones de las colonias de pingüino penacho amarillo (verde, en Bahía Franklin y Cabo San Juan), pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*, marrón, en Bahía Franklin, Isla Observatorio, Isla Goffré y Cabo San Juan) y los apostaderos de lobos marinos (naranja).

Clima

En términos generales, el clima de la región es frío, húmedo y ventoso (Payró 1898, Vairo 1998). El promedio anual de temperaturas es de entre 0°C y 5°C, con máximas absolutas que oscilan entre los 15°C y los 20°C y mínimas absolutas de -10°C y 0°C. Los vientos son fuertes y son comunes las tormentas y los temporales. La humedad relativa y la nubosidad alcanzan valores altos, cercanos al 80% (Morello *et al.* 2012), y el promedio de días con nieve es 30 días al año. Si bien la estacionalidad es más marcada, en general la temperatura es menos variable que en la Isla Grande de Tierra del Fuego (Ponce & Fernández 2014). Las precipitaciones son muy frecuentes (en promedio 252 días al año), pero el total de precipitación puede variar mucho entre sitios (800-2900 mm) (Morello *et al.* 2012, Ponce & Fernández 2014). Junio es el mes más húmedo y octubre el más seco. La diferencia estacional entre el período de crecimiento estival y de dormancia invernal es más marcada en Isla de los Estados que en el resto de Tierra del Fuego (Dudley & Crow 1983). Los vientos predominantes son del suroeste, con valores medios de 24-37 km/h y valores extremos de hasta 140 km/h. Estas generalidades presentan una gran variabilidad con respecto a la elevación, pero las áreas de estudio se encuentran relativamente cerca del nivel del mar (menos de 150 msnm), y los datos son representativos de estas zonas.

Flora

Durante los últimos períodos glaciares la mayor parte de Isla de los Estados permaneció cubierta por hielo (Möller *et al.* 2010). Los registros palinológicos indican que el establecimiento de las comunidades vegetales actuales ocurrió al principio del Holoceno, hace unos 12.600 años (12.6 ka), y fueron variando en composición y extensión (Unkel *et al.* 2010, Ponce *et al.* 2011, 2016). Los cambios en la vegetación desde los últimos períodos glaciares han sido estudiados y discutidos en detalle en Ponce & Fernández (2014).

La flora terrestre se caracteriza principalmente por bosques mixtos de guindo (*Nothofagus betuloides*) y canelo (*Drimys winteri*), con un sotobosque dominado por juncuales, arbustales y, particularmente, turbales (Dudley & Crow 1983, Morello *et al.* 2012). En las costas occidentales, nororientales y en las Islas de Año Nuevo, se desarrollan pastizales costeros dominados por *Poa flabellata*. (Figura 1.3).



Figura 1.3. Ambientes de Isla de los Estados e Islas de Año Nuevo. A) Pastizales de tussock en Isla Observatorio; B) turbales de altura en Cabo San Juan del Salvamento; C) Costas escarpadas y acantilados en Península López; y D) Bosques de guindo y canelo en las laderas del Monte Guerrero, Bahía Franklin.

Fauna nativa

Los grupos de fauna nativa más estudiados son las aves y mamíferos, que habitan principalmente las costas y el mar circundante de Isla de los Estados (Figura 1.4). Existen tres especies de pinnípedos (los lobos marinos *Otaria flavescens* y *Arctocephalus australis*, y el elefante marino *Mirounga leonina*) y varias especies de cetáceos utilizan las aguas circundantes del archipiélago. Además, se encuentra allí una nutria nativa (huillín *Lontra provocax*) y un roedor endémico de la isla (*Abrothrix xanthorhina*, Sánchez *et al.* 2020). El puyen chico (*Galaxias maculatus*) es el único pez que habita las lagunas interiores de Isla de los Estados. Más de 100 especies de aves habitan el área, la mayoría de las cuales se encuentran restringidas a sus costas, y la región es un área de importancia global para la conservación de las aves (Chebez & Bertonatti 1994, BirdLife International 2019).

Las costas del archipiélago albergan una de las principales áreas de reproducción del pingüino penacho amarillo del sur, con unas 130.000 parejas reproductivas en dos colonias, así como cuatro colonias de pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) con una población total aproximada de 45.000 parejas (Raya Rey, datos no publicados), y dos especies de cormoranes (Frere *et al.* 2005, Schiavini *et al.* 2005, Raya Rey *et al.* 2014). El 20% de la población reproductiva a nivel nacional del petrel gigante del sur (*Macronectes giganteus*) se encuentra en una colonia en la Isla Observatorio (Quintana *et al.* 2005). En

Bahía Franklin y dentro el área de la colonia de pingüinos penacho amarillo, existe una importante población reproductiva de cauquenes común (*Chloephaga picta*) y cabeza gris (*C. poliocephala*) (Petracci *et al.* 2016). Las costas de la isla albergan también importantes poblaciones de caranca (*C. hybrida*) y pato vapor no volador (*Tachyeres pteneres*) (Parera *et al.* 1997).



Figura 1.4. Fauna actual de Isla de los Estados. A) Ciervo colorado (*Cervus elaphus*, foto: Amira Salom), introducido en 1973; B) Lobo marino de dos pelos (*Arctocephalus australis*); C) Pingüino penacho amarillo del sur (*Eudyptes chrysocome*) y D) ratón de los guindales (*Abrothrix xanthorhina*, foto: Amira Salom).

Pulsos de recursos

La disponibilidad de alimento para el carancho austral sería fuertemente estacional y predecible en el área de estudio. El pulso reproductivo de los pingüinos penacho amarillo es altamente sincrónico y representa unos 300.000 huevos y pichones disponibles concentrados en 4 km² y en menos de cuatro meses (Figura 1.5). Ciervos, cabras y apostaderos de lobos marinos serían un recurso disponible todo el año, pero solo la carroña de lobos marinos es espacialmente predecible (Quaggiotto *et al.* 2018). En ese sentido, el pulso reproductivo de los pingüinos penacho amarillo en Bahía Franklin representarían el recurso más relevante para los eventos reproductivos de la especie en el área de estudio (Balza *et al.* 2017), mientras que las demás fuentes de alimento estarían mucho más dispersas y serían menos predecibles tanto espacial como temporalmente.

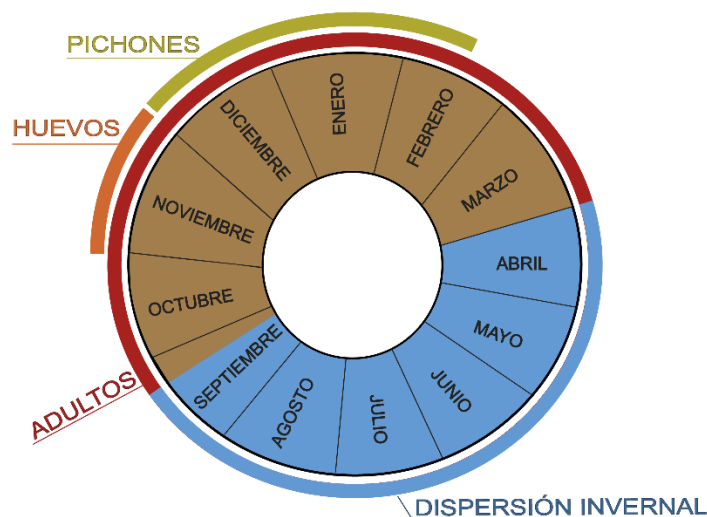


Figura 1.5. Ciclo vital del pingüino penacho amarillo (*Eudyptes chrysocome*) basado en datos de cámaras trampa en el área de estudio (Raya Rey, datos no publicados). Crédito: Samanta Dodino.

Ocupación e impactos humanos

A diferencia de lo que ocurre en Islas Malvinas, en Isla de los Estados existen registros de ocupación humana pre-europea. Los registros arqueológicos en la región oeste de la isla fueron interpretados como ocupaciones de corta duración de grupos cazadores-recolectores fechados entre 1000 y 2700 años antes del presente (Horwitz & Weissel 2011). Estos registros permiten obtener, además, información zooarqueológica de la isla en tiempos relativamente recientes. Por ejemplo, en esos sitios no aparecen restos de guanaco (*Lama guanicoe*), una especie muy consumida en la Isla Grande de Tierra del Fuego, por lo que la posterior introducción de herbívoros exóticos (ver abajo) puede ser considerada como una situación novedosa en los ambientes de Isla de los Estados. Los registros también indican colonias de pingüinos en otras bahías donde no se encuentran poblaciones reproductivas actualmente. Otros recursos consumidos incluyen ballenas y lobos marinos (Horwitz & Weissel 2011).

Los registros de la ocupación reciente y sus consecuencias se conocen con más detalle. Isla de los Estados fue avistada por primera vez para Occidente en 1616 por la expedición de Schouten y bautizada *Statenlant* (*Tierra de los Estados -holandeses-*). La ocupación argentina comenzó oficialmente en 1823, cuando la isla le fue entregada por el Gobierno Nacional a Luis Vernet, Gobernador de las Islas Malvinas, para su explotación forestal y lobera. La propiedad luego le pertenecería a Luis Piedra Buena y a sus herederos desde 1868 hasta 1913, cuando el Estado Nacional la adquirió nuevamente. En 1884 la flota comandada por Augusto Laserre instaló una subprefectura, un faro (famoso por la novela *El Faro del Fin del Mundo* de Julio Verne) y un presidio, estableciendo la ocupación efectiva de la isla por parte de Argentina. Tras reubicar el faro en Isla Observatorio en 1902, y trasladar el presidio a Ushuaia en diciembre de ese mismo año, la isla volvió a quedar deshabitada. Algunas compañías loberas se instalaron sin éxito y en 1936 un decreto del presidente Agustín P. Justo cedió su dominio a la Armada Argentina. En 1991, con la creación de la Provincia de Tierra del Fuego, Antártida e Islas del Atlántico Sur, la Constitución Provincial declaró al archipiélago como patrimonio permanente e intangible, Reserva

Provincial Ecológica, Histórica y Turística. Desde 2005, sólo residen 4 habitantes permanentes en el puesto Puerto Parry, en la costa norte.

La explotación de lobos y colonias de pingüinos fueron extensas no solo en la isla sino a escala regional. Sin embargo, posiblemente la intervención humana más relevante sobre el sistema haya sido la introducción de especies exóticas. Además de especies que se introdujeron accidentalmente, como dos especies de ratas (*Rattus rattus* y *R. norvegicus*.), Isla de los Estados ostenta un número considerable de introducciones intencionales. Al menos desde 1856, se introdujeron en las bahías occidentales de la isla cabras (*Capra aegagrus hircus*) y, en 1973, ciervos colorados (*Cervus elaphus*) (Massoia & Chebez 1993, Valenzuela *et al.* 2014). Ambas especies actualmente se observan en toda la región occidental de la isla, no habiendo accedido, aparentemente, al sector oriental (Borghi *et al.* 2019, Relva *et al.* 2019). También se intentó, sin éxito, la introducción de ganado vacuno y porcino (Vairo 1998). Además, en Isla Observatorio se introdujeron conejos (*Oryctolagus cuniculus*), y existen registros anecdóticos de gatos y perros domésticos (Cuevas *et al.* 2019). Aunque poco estudiada, la ictiofauna de Isla de los Estados no parece incluir especies exóticas, como ocurre en el resto del archipiélago fueguino (Nardi *et al.* 2019). Algunas especies de plantas también han sido accidentalmente introducidas, en particular el diente de león (*Taraxacum officinale*).

Metodología general

Trabajo de campo

El acceso a la isla se realizó en veleros comerciales y en buques de la Armada Argentina. Entre 2014 y 2020, realizamos un esfuerzo total de 198 días en área de estudio (792 días-persona). El 80% del esfuerzo de campo fue realizado en Bahía Franklin en época reproductiva. Durante la época no reproductiva, se realizó una campaña en 2017 en Bahía Franklin (20 días). Las tareas de campo en Isla Observatorio se limitaron a la época reproductiva en 2016, 2019 y 2020 (15 días en total), y a la época no-reproductiva de 2017 (3 días). En Cabo San Juan, las visitas fueron solo durante la época reproductiva, en 2017, 2019 y 2020 (12 días en total).

Monitoreo de estado reproductivo, capturas y toma de muestras

En Bahía Franklin, durante noviembre y diciembre de 2014 y 2016-2019, se recorrieron sistemáticamente los 4 km² que contienen a la colonia de pingüino penacho amarillo para determinar el estado reproductivo de los individuos de carancho austral. Los caranchos australes realizan despliegues y llamados territoriales que permiten identificar los nidos activos (Woods 2007). La mayor parte del área de estudio, incluyendo aproximadamente el 70% de los nidos, son accesibles y permitieron obtener muestras y registros detallados de su estado en cada visita. Del resto de los sitios de nidificación solo tenemos información sobre el estado de ocupación. A partir de 2016 comenzamos por registrar el estado reproductivo de los territorios previamente conocidos, y luego complementamos esa información con esfuerzos sistemáticos en el resto del área de estudio. Realizamos esfuerzos adicionales en zonas en donde no se registraron nidos en visitas previas pero que contaban con parches activos de pingüinos, de forma de registrar con confianza la ausencia de territorios en esas zonas.

En conjunto con el esfuerzo de otros proyectos (todos los cuales incluían personal que previamente había trabajado en la búsqueda de nidos de carancho austral), suponemos que encontramos todos los territorios activos de la zona accesible de los pastizales de Bahía Franklin. No realizamos búsquedas sistemáticas en los bosques aledaños, ya que no hay registros en la naturaleza de la nidificación de esta especie en árboles (Meiburg 2006), y en nuestras recorridas por el bosque encontramos nidos de otras rapaces, todas aproximadamente un orden de magnitud menos abundantes que el carancho austral (i.e., carancho común *Caracara plancus* y jote de cabeza colorada *Cathartes aura*). Por lo tanto, en este trabajo suponemos que los nidos en los árboles, si presentes, no serían frecuentes ni representativos de esta población. En cada visita a los nidos registramos la cantidad de huevos y pichones, la identidad de los adultos (cuando estuvieron anillados, ver abajo: *Capturas de individuos*), y recolectamos egagrópilas, plumas y restos-presa en las inmediaciones del nido. Además, en la primera visita a cada nido registramos la posición con GPS y registramos medidas y materiales utilizados para la construcción.

En Isla Observatorio y Cabo San Juan se siguió la misma metodología general que en Bahía Franklin, aunque con resultados menos detallados debido al menor esfuerzo de muestreo, que estuvo a su vez asociado con restricciones logísticas de acceso y permanencia en los sitios. En Isla Observatorio solo se pudo realizar una recorrida sistemática en 2019, y aunque en principio todas las zonas fueron accesibles, en algunos territorios defendidos por adultos no encontramos el nido activo. Esto puede deberse a varias

causas, una de las cuales es que los ambientes de Isla Observatorio están aparentemente en mejor estado que los de Bahía Franklin, y resulta muy difícil encontrar los nidos entre los pastizales. En esta población, también contamos con datos de la época no reproductiva 2017, que serán comentados, pero no analizados en detalle. En Cabo San Juan, el relieve extremadamente abrupto no permitió realizar búsquedas sistemáticas, y en nuestras tres visitas (2017, 2019 y 2020) no encontramos nidos activos. Sin embargo, observamos entre uno y dos territorios defendidos por adultos, pero el nido activo, si presente, resultó completamente inaccesible.

Cámaras trampa

Para complementar el sesgo logístico de tener poca información en la época no reproductiva, se contó con los datos de cámaras trampa en las áreas de estudio, durante el período 2013-2020. Nuevamente, el mayor esfuerzo fue realizado en Bahía Franklin y corresponde al monitoreo a largo plazo de las poblaciones de aves marinas (Raya Rey, datos no publicados). Esto permitió obtener información sobre la fenología y éxito reproductivo de las principales especies de aves marinas (Figura 1.5) y validar datos de éxito reproductivo de los caranchos australes, que en principio estaban registrados en la etapa tardía de crianza de pichones pero no incluían el período de abandono del nido por parte de los pichones (Balza 2016). También permitió obtener otros datos relevantes sobre la especie que se mencionarán a lo largo de la tesis. El 29% de los eventos reproductivos de Bahía Franklin fueron monitoreados al menos en parte con cámaras trampa. Se obtuvieron más de 100.000 imágenes que fueron analizadas puntualmente para los distintos objetivos. En dos casos se observaron posibles disturbios asociados a la instalación de la cámara trampa, registrado como una falla en el éxito reproductivo en los 10 días posteriores a la instalación de la cámara. Sin embargo, no pudimos atribuir esta falla al efecto de la cámara trampa debido a que los adultos siguieron asistiendo al nido durante ese período. En el resto de los casos, no se observaron indicios de efectos adversos sobre los eventos de nidificación, e incluso en la mayoría de los casos los sitios con cámaras trampa fueron reocupados durante varios años, lo que permitió registrar comportamientos de la etapa temprana de reproducción (i.e., construcción del nido y puesta de huevos).

Capturas de individuos

La captura de pichones se realizó manualmente en los nidos accesibles entre los 15 y 20 días de edad. La captura de juveniles, inmaduros y adultos se realizó utilizando diversos tipos de trampa (e.g., lazos, *walk-in* y cepos de red). Para cada captura se tomaron muestras de sangre (1.5 ml de la vena braquial) y plumas cobertoras (excepto en pichones, en los que solo se tomó sangre). Los individuos fueron anillados y pesados con un error de 50 g. En total, se obtuvieron muestras de 104 individuos, 81% de los cuales (n=84) fueron pichones. Se logró capturar cuatro adultos reproductivos, uno utilizando trampas de lazos y tres manualmente mientras se encontraban en el nido protegiendo los huevos o pichones. En ningún caso se observó un abandono de los adultos luego de las capturas, e incluso se registraron los mismos individuos reproduciéndose en los mismos nidos en años subsiguientes. Algunos inconvenientes y disturbios que observamos asociados a las capturas fueron: un hematoma en la vena braquial presente una semana después de la toma de muestras (observado a través de recaptura); un individuo picándose el anillo un año después de haber sido capturado; e individuos de otras especies capturados en las trampas y liberados vivos (dos caranchos comunes y diez jotes de cabeza colorada).

Cómo está organizada esta tesis

El hilo conductor que mantiene este trabajo son las diferentes fuentes de vulnerabilidad que pueden estar afectando a las poblaciones de carancho austral en Isla de los Estados. No se identifican actualmente amenazas directas para el carancho austral en Tierra del Fuego, en parte debido a que no coexiste con poblaciones humanas. Las amenazas indirectas y potenciales que la especie podría estar sufriendo de forma inadvertida son objeto de este trabajo.

En el segundo capítulo se estudia la estructura genética a escala regional entre las poblaciones de Islas Malvinas e Islas de los Estados, para evaluar y discutir la importancia global de la población protegida en los archipiélagos de Isla de los Estados e Islas de Año Nuevo. En el tercer capítulo se analizan y discuten distintas líneas de evidencia sobre la importancia que podrían haber tenido los herbívoros exóticos en limitar la disponibilidad de sitios aptos para nidificar. El cuarto capítulo está concentrado en la productividad de los adultos reproductivos en Bahía Franklin, y cómo dependen de los recursos alimenticios y de nidificación. Se discuten las posibles causas, consecuencias e interacciones ecológicas que llevan a los individuos a tener éxito y se explora una posible consecuencia de los pocos eventos reproductivos en la razón de sexos de los pichones. El quinto capítulo se enfoca en los movimientos que una cohorte de pichones realizó desde que abandonaron el nido y durante la etapa no reproductiva, en la que la movilidad puede estar inducida por la ausencia repentina de las colonias de aves marinas. El sexto capítulo tiene como foco la ecología trófica de la especie, las distintas estrategias de los individuos, y un posible riesgo asociado: la contaminación por mercurio que se encuentra en altas concentraciones en algunas de las principales presas del carancho austral. La cuestión de la especialización sobre pingüinos en la época reproductiva aquí se extiende a todas las edades, épocas, y a los recursos de origen marino y terrestre en general. Un posible riesgo asociado al manejo de especies invasoras sería que los caranchos pierdan un subsidio invernal en forma de carroña. Los dos recursos identificados como potencialmente importantes (carroña de ciervos y excrementos de lobos) están espacialmente segregados y se discute la importancia de las restricciones de movilidad para acceder a los diferentes recursos de la isla. En el séptimo y último capítulo se discuten los resultados de todo el trabajo y su relación con la vulnerabilidad de la especie y su futuro manejo en el área de estudio.

Referencias

Abbott, C.G. 1933. Closing history of the Guadalupe Caracara. *Condor* 35: 10–14.

Akçakaya, H.R. & P. Sjögren-Gulve. 2000. Population viability analyses in conservation planning: an overview. *Ecol. Bull.* 48: 9–21.

Balza, U. 2016. Estado de la población reproductora del carancho austral (*Phalcoboenus australis*) en Bahía Franklin, Isla de los Estados: uso de los recursos en un escenario alterado por especies invasoras. Tesis de licenciatura. Universidad de Buenos Aires.

Balza, U., N.A. Lois & A. Raya-Rey. 2017. Status and Reproductive Outcome of the Breeding Population of Striated Caracaras (*Phalcoboenus australis*) at Franklin Bay, Staten Island, Argentina. *Wilson J. Ornithol.* 129: 890–898.

- Barbar, F., F. Hiraldo & S.A. Lambertucci. 2016. Medium-sized exotic prey create novel food webs: the case of predators and scavengers consuming lagomorphs. *PeerJ* 4: e2273.
- BirdLife International. 2010. Rockhopper penguins: a plan for research and conservation actions to investigate and address population changes.
- BirdLife International. 2018. Species factsheet: *Phalacrocorax australis*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 05/07/2018 [WWW Document].
- BirdLife International. 2019. Important Bird Areas factsheet: Isla de los Estados, Islas de Año Nuevo e islotes adyacentes [WWW Document].
- Borghi, C.E., A.E.J. Valenzuela & M. Kin. 2019. *Capra aegagrus hircus*. En SAyDS–SAREM (Eds.) Categorización 2019 de Los Mamíferos de Argentina Según Su Riesgo de Extinción. Lista Roja de Los Mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Brasso, R.L., A. Chiaradia, M.J. Polito, A. Raya Rey & S.D. Emslie. 2015. A comprehensive assessment of mercury exposure in penguin populations throughout the Southern Hemisphere: Using trophic calculations to identify sources of population-level variation. *Mar. Pollut. Bull.* 97: 408–418.
- Cafaro, P. & R. Primack. 2014. Species extinction is a great moral wrong. *Biol. Conserv.* 170: 1–2.
- Caminos, R. & F. Nullo. 1998. Descripción geológica de la Isla de los Estados, p. 208. En C.P. Vairo (ed.). *La Isla de Los Estados y El Faro Del Fin Del Mundo*. Zagier & Urruty.
- Chebez, J.C. & C. Bertonatti. 1994. La avifauna de la Isla de los Estados, Islas de Año Nuevo y Mar circundante. L.O.L.A.
- Clark, R. 1984. Notas sobre aves de Península Mitre, Isla Grande de Tierra del Fuego, Argentina. *Hornero* 12: 212–218.
- Courchamp, F., A. Fournier, C. Bellard, C. Bertelsmeier, E. Bonnaud, J.M. Jeschke & J.C. Russell. 2017. Invasion Biology: Specific Problems and Possible Solutions. *Trends Ecol. Evol.* 32: 13–22.
- Croxall, J.P., S.H.M. Butchart, B. Lascelles, A.J. Stattersfield, B. Sullivan, A. Symes & P. Taylor. 2012. Seabird conservation status, threats and priority actions: A global assessment. *Bird Conserv. Int.* 22: 1–34.
- Cuevas, M.F., N. Bonino, Y. Bobadilla, M. Monteverde, G. Deferrari, S. Cirignoli, S. Chalukián, S.M. Giannoni, S.R. Giménez & A.E.J. Valenzuela. 2019. *Oryctolagus cuniculus*. In SAyDS–SAREM (Eds.) Categorización 2019 de Los Mamíferos de Argentina Según Su Riesgo de Extinción. Lista Roja de Los Mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Cursach, J.A., C.G. Suazo, R.P. Schlatter & J.R. Rau. 2012. Observaciones sobre el carancho negro *Phalacrocorax australis* (Gmelin, 1788) en Isla Gonzalo, Archipiélago Diego Ramírez, Chile. *An. Inst. la Patagon.* 40: 147–150.
- DesGranges, J.L., J. Rodrigue, B. Tardif & M. Laperle. 1998. Mercury accumulation and biomagnification in ospreys (*Pandion haliaetus*) in the James Bay and Hudson Bay regions of Quebec. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 35: 330–341.

- Dias, M.P., R. Martin, E.J. Pearmain, I.J. Burfield, C. Small, R.A. Phillips, O. Yates, B. Lascelles, P.G. Borboroglu & J.P. Croxall. 2019. Threats to seabirds: A global assessment. *Biol. Conserv.* 237: 525–537.
- Dudley, G.R. & G.E. Crow. 1983. A contribution to the flora and vegetation of Isla de los Estados (Staten Island), Tierra del Fuego, Argentina. Antarctic Research Series, Volume 37. American Geophysical Union.
- Elton, C.S. 1958. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Methuen, London.
- Ferguson-Lees, J. & D.A. Christie. 2001. *Raptors of the World*. Houghton Mifflin Company, Boston, New York.
- Frere, E., F. Quintana & P. Gandini. 2005. Cormoranes de la costa patagónica: estado poblacional, ecología y conservación. *Hornero* 20: 35–52.
- Frere, E., A. Travaini, A. Parera & A. Schiavini. 1999. Striated caracara (*Phalacrocorax australis*) population at Staten and Año Nuevo islands. *J. Raptor Res.* 33: 268–269.
- Galimberti, F. & S. Sanvito. 2020. Status and reproductive success of striated caracara at Sea Lion Island, Falkland Islands. Unpublished.
- Gangoso, L., J. A. Donazar, S. Scholz, C.J. Palacios & F. Hiraldo. 2006. Contradiction in Conservation of Island Ecosystems: Plants, Introduced Herbivores and Avian Scavengers in the Canary Islands. *Biodivers. Conserv.* 15: 2231–2248.
- Grady, J.J.O., M.A. Burgman, D.A. Keith, L.L. Master, S.J. Andelman, B.W. Brook, G.A. Hammerson, T. Regan & R. Frankham. 2010. Correlations among Extinction Risks Assessed by Categorization 18: 1624–1635.
- Greenville, A.C., T.M. Newsome, G.M. Wardle, C.R. Dickman, W.J. Ripple & B.R. Murray. 2020. Simultaneously operating threats cannot predict extinction risk. *Conserv. Lett.* 1–11.
- Harrington, K.J., J.A. Fahlbusch, R. Langrock, J.F. Therrien, J.L. Houtz & B.I. McDonald. 2020. Seasonal activity levels of a farm-island population of striated caracaras (*Phalacrocorax australis*) in the Falkland Islands. *Anim. Biotelemetry* 8: 1–11.
- Harrington, K.J., S. Pole-Evans, M. Reeves, M. Bechard, M. Bobowski, D.R. Barber, K. Rexer-huber, N. Lecomte & K.L. Bildstein. 2018. Seasonal micro-migration in a farm-island population of striated caracaras (*Phalacrocorax australis*) in the Falkland Islands. *Mov. Ecol.* 6: 1–9.
- Horwitz, V.D. & M.N. Weissel. 2011. Arqueología de Isla de los Estados: la frontera de la abundancia, p. 312. En A.F. Zangrando, A. Tessone & M. Vázquez (eds.). *Los Cazadores-Recolectores Del Extremo Oriental Fueguino: Arqueología de Península Mitre e Isla de Los Estados*. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.
- IUCN. 2015. *The IUCN Red List of Threatened Species*. Version 2015.1. [WWW Document].
- Lewis Smith, R.I. & G.T. Prance. 1985. The natural history of Beauchihe Island. *Biol. J. Linn. Soc.* 233–283.

- Liljeström, M., S.D. Emslie, D. Frierson & A. Schiavini. 2008. Avian predation at a Southern Rockhopper Penguin colony on Staten Island, Argentina. *Polar Biol.* 31: 465–474.
- Marín, M., A. Kusch, D. Oehler & S. Drieschman. 2006. Distribution, Breeding and Status of the Striated Caracara *Phalco boenus australis* (Gmelin, 1788) in Southern Chile. *An. Inst. la Patagon.* 34: 65–74.
- Massoia, E. & J.C. Chebez. 1993. Mamíferos silvestres del archipiélago fueguino. L.O.L.A.
- McClure, C.J.W., J.R.S. Westrip, A. Johnson & S.E. Schulwitz. 2018. State of the world's raptors : Distributions, threats, and conservation recommendations. *Biol. Conser.* 227: 390-402.
- Meiburg, J.A. 2006. The Biogeography of Striated Caracaras *Phalco boenus australis*. Master of Arts Thesis. The University of Texas at Austin.
- Milano, V.N., M.F. Grandi, A. Carlos, M. Schiavini & E.A. Crespo. 2020. Recovery of South American fur seals from Fuegian Archipelago (Argentina). *Mar. Mam. Sci.* 2020:1-11.
- Milano, V.N., M.F. Grandi, A.C.M. Schiavini & E.A. Crespo. 2020. Sea lions (*Otaria flavescens*) from the end of the world: insights of a recovery. *Polar Biol.* 43(6): 695-706.
- Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable & A. Argentinas. 2017. Categorización de las Aves de la Argentina.
- Möller, P., C. Hjort, S. Björck, J. Rabassa & J.F. Ponce. 2010. Late Quaternary glaciation history of Isla de los Estados, southeasternmost South America. *Quat. Res.* 73: 521–534.
- Morello, J., S.D. Matteucci, A.F. Rodríguez & M. Silva. 2012. Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos. Orientación Gráfica Editora, Buenos Aires.
- Morris, W., D. Doak, M. Groom, P. Kareiva, J. Fieberg, L. Gerber, P. Murphy & D. Thomson. 1999. A Practical Handbook for Population Viability Analysis A Practical Handbook for Population Viability Analysis. The Nature Conservancy.
- Nardi, C.F., D.A. Fernández, F.A. Vanella & T. Chalde. 2019. The expansion of exotic Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in the extreme south of Patagonia: an environmental DNA approach. *Biol. Invasions* 21: 1415–1425.
- Newton, I. 1979. Population ecology of raptors, Biological Conservation. T & AD Poyser Ltd.
- Nilsson, I.N., S.G. Nilsson & M. Sylvén. 1982. Diet choice, resource depression, and the regular nest spacing of birds of prey. *Biol. J. Linn. Soc.* 18: 1–9.
- Ontiveros, D., J.M. Pleguezuelos & J. Caro. 2005. Prey density, prey detectability and food habits: The case of Bonelli's eagle and the conservation measures. *Biol. Conserv.* 123: 19–25.
- Parera, A., A. Schiavini & E. Frere. 1997. Relevamiento ecológico de la Isla de los Estados: observaciones sobre su estado de conservación y sugerencias de manejo. Informe de la Fundación Vida Silvestre Argentina.
- Payró, R. 1898. La Australia Argentina: excursión periodística a las costas patagónicas, Tierra del Fuego e Isla de los Estados. Buenos Aires.

- Petracci, P., R. Sáenz Samaniego & A. Raya Rey. 2016. Aspectos reproductivos y uso de hábitat del cauquén común (*Chloephaga picta*) y el cauquén real (*Chloephaga poliocephala*) en Isla de los Estados, Argentina. *Hornero* 31: 73–81.
- Pincheira-Ulbrich, J., J. Rodas-Trejo, V.P. Almanza & J.R. Rau. 2008. Estado de conservación de las aves rapaces de Chile. *Hornero* 23: 5–13.
- Pizzarello, G. & U. Balza. 2020. Conserve island raptors no matter what: applying the “island filter.” *Biol. Conserv.* 108576.
- Ponce, J.F., B. Ana María, R. Jorge Oscar & M. Oscar. 2011. Late Quaternary palaeoenvironmental change in western Staaten Island (54.5° S, 64° W), Fuegian Archipelago. *Quat. Int.* 233: 89–100.
- Ponce, J.F. & M. Fernández. 2014. *Climatic and Environmental History of Isla de los Estados*, Argentina. Springer.
- Ponce, J.F., A. María, B. Menounos & J. Rabassa. 2016. Late-Holocene and Little Ice Age palaeoenvironmental change inferred from pollen analysis, Isla de los Estados, Argentina. *Quat. Int.* 1–9.
- Primack, R. 2014. *Essentials of conservation biology*. 6th Edition. Sinauer Associates, Inc.
- Quaggiotto, M.M., P.S. Barton, C.D. Morris, S.E.W. Moss, P.P. Pomeroy, D.J. McCafferty & D.M. Bailey. 2018. Seal carrion is a predictable resource for coastal ecosystems. *Acta Oecologica* 88: 41–51.
- Quintana, F., A. Schiavini & S. Copello. 2005. Estado poblacional, ecología y conservación del petrel gigante del sur (*Macronectes giganteus*). *Hornero* 20: 25–34.
- Raimilla, V., Suazo, C. G., Robertson, G., & Rau, J. R. 2014. Observations suggesting cooperative breeding by striated caracaras (*Phalacrocorax australis*). *J. Raptor Res.* 48(2): 189-191.
- Raimilla, V., J.R. Rau & A. Muñoz-Pedrerros. 2012. Estado de arte del conocimiento de las aves rapaces de Chile: situación actual y proyecciones futuras. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 85: 469–480.
- Raya Rey, A., N. Rosciano, M. Liljeström, R. Sáenz Samaniego & A. Schiavini. 2014. Species-specific population trends detected for penguins, gulls and cormorants over 20 years in sub-Antarctic Fuegian Archipelago. *Polar Biol.* 37: 1343–1360.
- Reeves, M., S. Crofts & K.L. Bildstein. 2018. Distribution and Abundance of Breeding Striated Caracaras in the Falkland Islands (Malvinas). *J. Raptor Res.* 52: 309–315.
- Relva, M.A., S. Cirignoli, M. Monteverde, A.E.J. Valenzuela & H. Pastore. 2019. *Cervus elaphus*. En SAyDS–SAREM (Eds.) *Categorización 2019 de Los Mamíferos de Argentina Según Su Riesgo de Extinción*. Lista Roja de Los Mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Renedo, M., D. Amouroux, Z. Pedrero, P. Bustamante & Y. Chereil. 2018. Identification of sources and bioaccumulation pathways of MeHg in subantarctic penguins: A stable isotopic investigation. *Sci. Rep.* 8: 1–10.
- Rexer-Huber, K. & K.L. Bildstein. 2013. Winter diet of striated caracara *Phalacrocorax australis* (Aves, Polyborinae) at a farm settlement on the Falkland Islands. *Polar Biol.* 36: 437–443.

- Sánchez, J., P. Teta, S. Poljak, L. Lanusse, U. Balza, A. Salom, N.A. Lois & M.S. Lizarralde. 2020. Rediscovery of Mouse of Chuanisin, *Akodon llanoi* Pine, 1976 (Rodentia, Cricetidae), with comments on its conservation status. *Notas sobre mamíferos Sudam*.
- Schiavini, A., P. Yorrio, P. Gandini, A. Raya Rey & P. Dee Boersma. 2005. Los pingüinos de las costas argentinas: estado poblacional y conservación. *Hornero* 20: 5–23.
- Spatz, D.R., K.M. Newton, R. Heinz, B. Tershy, N.D. Holmes, S.H.M. Butchart & D.A. Croll. 2014. The Biogeography of Globally Threatened Seabirds and Island Conservation Opportunities. *Cons. Biol.* 28(5): 1282–1290
- Speziale, K.L. & S.A. Lambertucci. 2013. The Effect of Introduced Species on Raptors. *J. Raptor Res.* 47: 133–144.
- Strange, I.J. 1996. The striated caracara *Phalcoboenus australis* in the Falkland Islands. Self Published.
- Trejo, A. 2007. Identificación de especies y áreas prioritarias para el estudio de la reproducción de aves rapaces de Argentina. *Hornero* 22: 85–96.
- Unkel, I., M. Fernandez, S. Björck, K. Ljung & B. Wohlfarth. 2010. Records of environmental changes during the Holocene from Isla de los Estados (54.4°S), southeastern Tierra del Fuego. *Glob. Planet. Change* 74: 99–113.
- Vairo, C.P. 1998. La Isla de los Estados y el Faro del fin del mundo.
- Valenzuela, A.E.J., C.B. Anderson, L. Fasola & J.L. Cabello. 2014. Linking invasive exotic vertebrates and their ecosystem impacts in Tierra del Fuego to test theory and determine action. *Acta Oecologica* 54: 110–118.
- Vales, D.G., A. Mandiola, M.A. Romero, G. Svendsen, J.I. Túnez, J. Negrete & M.F. Grandi. 2019. *Arctocephalus australis*. En SAyDS–SAREM (Eds.) Categorización 2019 de Los Mamíferos de Argentina Según Su Riesgo de Extinción. Lista Roja de Los Mamíferos de Argentina. Versión digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Wood, J.R., J.A. Alcover, T. Blackburn, P. Bover, R.P. Duncan, J.P. Hume, J. Louys, H.J.M. Meijer, J.C. Rando & J.M. Wilmshurst. 2017. Island extinctions: processes, patterns, and potential for ecosystem restoration. *Environ. Conserv.* 44: 348–358.
- Woods, R.W. 2007. Distribution and Abundance of the Striated Caracara *Phalcoboenus australis* in the Falkland Islands. Published by Falklands Conservation.

CAPÍTULO 2

CONECTIVIDAD REGIONAL Y UNIDADES DE MANEJO DEL CARANCHO AUSTRAL A TRAVÉS DE TÉCNICAS DE SECUENCIACIÓN MASIVA DE ADN

“Striated Caracaras seem to have confined themselves only to the remote, exposed coasts, out of the reach and experience of most humans, traveling only between islands as if mainland South America did not exist.”

Jonathan Meiburg

Introducción

El principal factor asociado al riesgo de extinción local es el tamaño poblacional (Groom *et al.* 2006, Primack 2014). Los patrones de conectividad son relevantes para las dinámicas poblacionales y, en general, resulta cada vez más frecuente observar que las poblaciones tienden a estar aisladas, más que conectadas (Urban & Keitt 2001). Definir claramente unidades de manejo en cada caso particular es importante en este contexto para establecer prioridades de acción para la conservación (Moritz 1994).

Las glaciaciones del Pleistoceno y su huella en la biodiversidad del cono sur sudamericano

Los efectos combinados del levantamiento de la cordillera de los Andes (5-23 Ma (millones de años)) y las extensas glaciaciones durante el Pleistoceno (2.59 Ma - 10 ka (miles de años)) han moldeado gran parte de la diversidad biológica del cono sur del continente (Sérsic *et al.* 2011, Luebert & Weigend 2014). Debido a la gran extensión estas glaciaciones (especialmente la Gran Glaciación Patagónica, hace 1 Ma, Rabassa *et al.* 2000), la distribución actual de muchos organismos fue originalmente explicada con un modelo de retracción hacia refugios al norte de los campos de hielos y posterior recolonización de las áreas al sur, análogamente a los patrones observados en el hemisferio norte (Fraser *et al.* 2012). Sin embargo, este escenario biogeográfico relativamente simple comenzó a ser cuestionado con sucesivos estudios filogeográficos, en especial en plantas vasculares, roedores y reptiles (Lessa *et al.* 2010, Sérsic *et*

al. 2011). El modelo más sencillo de recolonización post-glacial a partir de refugios al norte de los campos de hielo ha sido apoyado para algunos *taxa*, entre ellos roedores (Lessa *et al.* 2010, Valdez & D'Elía 2021) y la nutria marina *Lontra felina* (Vianna *et al.* 2010). Sin embargo, con frecuencia se proponen procesos de múltiples refugios glaciares, como en el picaflor rubí *Sephanoides sephanoides* (Acosta *et al.* 2021), o de diferenciación *in situ* en refugios locales, como en el caso del huemul *Hippocamelus bisulcus* (Marín *et al.* 2013). Más aún, aunque el último evento de glaciación (Último Máximo Glacial, 20-35 ka, Davies *et al.* 2020) es el más y mejor estudiado, muchos grupos muestran un grado de diferenciación compatible con divergencias asociadas a ciclos glaciares anteriores (Lessa *et al.* 2010, Fraser *et al.* 2012).

Filogeografía del género Phalcoboenus

Actualmente se reconocen cinco especies vivientes dentro del género neotropical *Phalco*boenus (Figura 2.1) (Ferguson-Lees & Christie 2001, Fuchs *et al.* 2012, Adams & Woods 2016). Dentro de este grupo, la especie más común es el chimango (*P. chimango*), que habita pastizales bajos en el cono sur de Sudamérica y sería la especie de más temprana divergencia dentro de este grupo (Fuchs *et al.* 2012). El resto habitan pastizales y áreas abiertas de similares características en la región altoandina (*P. carunculatus*, *P. megalopterus*) y en islas subantárticas (*P. australis* y el extinto *P. naperi*). La especie *P. albogularis* es aparentemente la única adaptada ambientes boscosos, pero es también la menos estudiada (Brown & Amadon 1968, Collar 1986). Todas estas especies son similares en aspecto, comportamiento y plumaje, y difieren principalmente en morfometría (Vuilleumier 1970). La separación entre *P. chimango* y otras especies habría ocurrido durante el Pleistoceno medio, hace unos 2 Ma (Fuchs *et al.* 2012). La aparición de las cuatro especies andinas, y sus relaciones filogenéticas aún no están resueltas en detalle. Ocurren prácticamente en alopatría a través de la cordillera de los Andes, desde el sur de Colombia hasta Isla de los Estados e Islas Malvinas (Figura 2.1), por lo que procesos de vicarianza y aislamiento por distancia han sido las principales hipótesis para explicar sus patrones de distribución (Vuilleumier 1970). El carancho austral divergió del resto hace unos 600 ka (Fuchs *et al.* 2012). Sin embargo, los pocos estudios previos de relaciones filogenéticas del grupo solo incluyen muestras de Malvinas para *P. australis* (Griffiths *et al.* 2004, Fuchs *et al.* 2012).

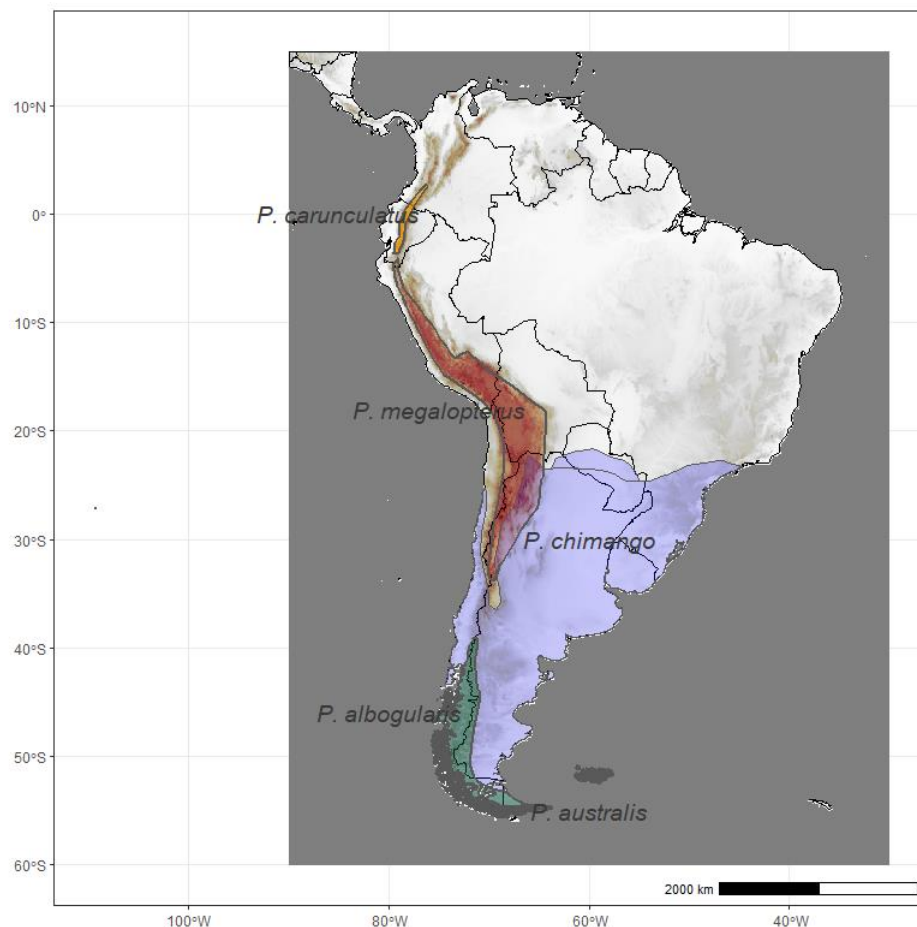


Figura 2.1. Distribución global de las cinco especies vivientes del género *Phalcoboenus*.

Hay dos hipótesis propuestas para explicar la distribución actual de *P. australis*. En 1970, François Vuilleumier propuso que todo el grupo de caranchos andinos se habría expandido desde la llanura hacia la región andina asociados a los pastizales de altura, que en períodos interglaciales habrían quedado aislados entre sí. En el sur, las Malvinas prácticamente no habrían sufrido cobertura de hielo, y podrían haber sido refugio de *P. australis*, desde donde se habría expandido al resto de su distribución (Vuilleumier 1970). Más tarde, Strange (1996) y Meiburg (2006) propusieron la hipótesis de un refugio fueguino y una posterior dispersión hacia Malvinas. Para entonces, nuevos datos y modelos geológicos habían planteado la ocurrencia de áreas libres de hielo al sur de Santa Cruz y Tierra del Fuego y en islas hoy sumergidas como el Banco Burdwood (Clapperton 1993, Hulton *et al.* 2002). En concordancia, algunas especies estudiadas muestran patrones de diferenciación asociados a refugios australes-fueguinos, en particular en la costa atlántica del sur de Santa Cruz y Tierra del Fuego. Existen evidencias que apoyan esta hipótesis para plantas vasculares (Premoli *et al.* 2010, Mattera *et al.* 2020), roedores (Lessa *et al.* 2010), nutrias

(Vianna *et al.* 2011), aves marinas (Calderón *et al.* 2014), y paseriformes (Gonzalez & Wink 2010, Norambuena *et al.* 2018). La hipótesis auxiliar fue que el carancho austral tuvo un origen boscoso, un ambiente ausente en Malvinas, y en que los vientos predominantes del suroeste habrían favorecido la dispersión hacia Malvinas desde el archipiélago fueguino y no en sentido contrario (Strange 1996, Meiburg 2006). En cualquier caso, en algún momento el linaje que dio origen a *P. australis* comenzó a entrar en contacto con recursos novedosos como las colonias de aves y mamíferos marinos, que tienden a mostrar desde el punto de vista biogeográfico otras vías de dispersión (Moon *et al.* 2017). Entre las características ecológicas que podrían haber sido favorecidas en el carancho austral, Meiburg (2006) menciona un mayor grado de filopatría, que le habría permitido explotar los pulsos de un recurso abundante y predecible como las colonias de pingüinos.

En este capítulo, utilizamos una técnica de secuenciación masiva de ADN nuclear a escala genómica para describir la estructura genética de dos poblaciones de carancho austral citadas en la literatura como relevantes a escala global: Islas Malvinas e Isla de los Estados (Brown & Amadon 1968, Ferguson-Lees & Christie 2001, Reeves *et al.* 2018). El objetivo principal de este capítulo es determinar si la población que es el foco de estudio del resto de la tesis (i.e., Isla de los Estados) se encuentra aislada respecto de las poblaciones aparentemente más abundantes de la especie (i.e., Islas Malvinas). Si fuera el caso, esto podría revestir una serie de consecuencias para el manejo y conservación de las poblaciones de Isla de los Estados y potencialmente de la especie. El objetivo secundario es determinar cuál de los procesos filogeográficos propuestos es apoyado por las huellas en el ADN de estas poblaciones. Suponiendo la fundación de una población por parte de pocos individuos, si la especie se diferenció originalmente en un solo refugio glacial (i.e., Islas Malvinas o Isla de los Estados), se predice que la población fundada más recientemente mostrará una menor variabilidad genética, y los análisis filogenéticos la recuperarán como anidada dentro de las poblaciones fuente (i.e., no habrá monofilia recíproca).

Materiales y métodos

Metodología utilizada

Como la mayoría de las mutaciones ocurren al azar en partes del genoma no codificante, y como esas mutaciones se acumulan independientemente en poblaciones aisladas entre sí, las mutaciones acumuladas en las secuencias de los sitios neutrales del genoma pueden utilizarse para inferir la dinámica poblacional del pasado de las poblaciones secuenciando miles de sitios variables a lo largo de todo el genoma (Ottenburghs *et al.* 2019, Wink 2019). La secuenciación de genes asociados a sitios de corte de enzimas de restricción (RAD-seq, por *Restriction-site Associated DNA Sequencing*) y técnicas derivadas han sido desarrolladas para obtener una gran cantidad de sitios polimórficos (SNP, por *Single Nucleotide Polymorphism*) secuenciando aproximadamente el 1% del genoma de los individuos (Baird *et al.* 2008). Esta técnica se utiliza para estudiar, entre otras cosas, la estructura genética de poblaciones en aves cada vez con mayor frecuencia, debido a los bajos costos por muestra y a la capacidad de generar miles de *loci* polimórficos (Oyler-McCance *et al.* 2016).

Muestras utilizadas

Se utilizaron muestras de sangre de caranchos australes provenientes de Bahía Franklin, Isla de los Estados, colectadas entre 2014 y 2018, y de tres islas de Malvinas (Isla María, Isla de Goicoechea e Isla Trinidad), colectadas en 2019 por Katie J. Harrington (Moss Landing Marine Labs, California, Estados Unidos). En total, se analizaron muestras de 72 individuos, 40 de Isla de los Estados, 30 de Malvinas y 2 chimangos (*Phalacrocorax chilango*) de la Isla Grande de Tierra del Fuego y de la Provincia de Buenos Aires como grupo externo.

Construcción de bibliotecas de fragmentos

Se procesaron muestras de ADN extraídas de sangre de individuos capturados. Las extracciones se realizaron con el método clásico de lisis, digestión con proteinasa K y precipitación con isopropanol. La integridad del ADN purificado fue evaluada en gel de agarosa al 1% y se excluyeron las muestras con ADN visiblemente degradado. El ADN genómico extraído fue cuantificado usando un fluorómetro Qubit 3.0 y kits de ensayo de ADN ds de rango amplio (ThermoFisher). Las bibliotecas RAD-seq se prepararon siguiendo a Hohenlohe *et al.* (2010) con algunas modificaciones: 1 µg de ADN genómico de cada individuo fue digerido con una la enzima de restricción *SbfI*, seguido de la ligación de los fragmentos con

el adaptador P1. El adaptador contenía un sitio de cebador de amplificación directa, un sitio de cebador de secuenciación de Illumina y un código de barras único de siete nucleótidos para cada muestra individual (*DNA barcoding*) para su reconocimiento posterior. Luego se normalizaron las muestras en concentraciones equivalentes (~25 ng/μL) y se combinaron (*multiplexing*) para crear una única biblioteca de secuenciación. A continuación, todas las muestras se fragmentaron usando un ultrasonificador focalizado Covaris M220 (Covaris). En un gel de agarosa se seleccionó el tamaño del ADN sometido a ultrasonidos para aislar fragmentos de longitud diana (~500 pares de bases, pb); luego se ligó un segundo adaptador (P2) a los extremos libres. Los fragmentos ligados a los adaptadores P1 y P2 fueron enriquecidos selectivamente mediante amplificación por PCR limitada (15 ciclos). La secuenciación se llevó a cabo en la plataforma Illumina HiSeq4000 en el *Genomics & Cell Characterization Core Facility* de la Universidad de Oregon, EE. UU. (<https://gc3f.uoregon.edu/>).

Bioinformática y genotipificación

El procesamiento de las lecturas obtenidas y el posterior análisis se realizó en colaboración con el Dr. Santiago Ceballos (CADIC-CONICET) en un servidor alojado en la Universidad Nacional de Tierra del Fuego (Dell PowerEdge R740, Procesador Intel Xeon Silver 4110 8C x 2 unidades, Memoria RAM 256 GB). La verificación del control de calidad de los datos de secuencia se realizó utilizando FastQC ver. 0.11.6 (Andrews 2010). Las secuencias se asignaron a los individuos (*demultiplexing*) de acuerdo con códigos de barras individuales y se filtraron para eliminar lecturas de baja calidad utilizando el módulo *process_radtags* de Stacks ver. 2. De cada secuencia, se recortó el código de barras de 7 pb y el último nucleótido que generalmente muestra una calidad disminuída. La biblioteca final produjo 384 millones de lecturas de, en promedio, 143 pb cada una. Luego se alinearon las lecturas con el genoma de referencia usando BWA ver. 0.7.17 (Li & Durbin 2009) y se definieron los SNPs con el módulo *gstacks* de Stacks ver. 2.53 (Rochette *et al.* 2019). El genoma de referencia utilizado fue el de halcón peregrino (*Falco peregrinus*, https://www.ncbi.nlm.nih.gov/assembly/GCA_001887755.1/), una especie de la misma familia que el carancho austral y la más cercana filogenéticamente de los genomas disponibles (Griffiths 1999, Griffiths *et al.* 2004, Zhan *et al.* 2013). La calidad del ensamblado se evaluó con QUAST (Gurevich *et al.* 2013). Se utilizó el programa VCFtools ver. 0.1.17 (Danecek *et al.* 2011) para identificar y excluir todas las muestras individuales con más de 25% de datos faltantes. También se descartaron para los análisis los *loci* ligados a cromosomas sexuales.

Análisis estadísticos

En primer lugar, se realizó un dendrograma de *Neighbour-Joining* utilizando como grupo externo al chimango (*P. chimango*). La diversidad genética por población fue estimada utilizando el programa *populations* (Rochette *et al.* 2019). En particular, se calculó la heterocigosis esperada (H_e), heterocigosis observada (H_o), número de *loci* polimórficos, alelos exclusivos y el grado general de diferenciación (F_{ST}) para cada población. Además, se utilizaron tres métodos de agrupamiento para analizar la estructura de los datos: análisis de componentes principales (PCA) usando el paquete SNPrelate en R (Zheng *et al.* 2012) y dos algoritmos de agrupamiento, ADMIXTURE (Alexander & Lange 2011) y fineRADstructure v 0.2 (Malinsky *et al.*, 2018). Se espera que estos análisis recuperen una estructura similar si ésta es relevante. El PCA difiere de los demás análisis en que no supone una estructura jerárquica y dicotómica de los datos; ADMIXTURE realiza asignaciones de individuos a poblaciones ancestrales y fue realizado con $k=2$ para los datos Isla de los Estados + Malvinas y con $k=3$ para los datos dentro Malvinas, de acuerdo a lo observado en el árbol de distancias y en el PCA (ver Resultados); fineRADstructure realiza una matriz de coancestralidad basada en las distancias entre vecinos más cercanos a escala de haplotipos.

Resultados

La base de datos filtrada estuvo compuesta por 29 muestras de tres islas de Islas Malvinas, 36 muestras de Isla de los Estados y un chimango como grupo externo. Dependiendo de los análisis, se utilizaron diferentes bases de datos que produjeron distinta cantidad de sitios polimórficos (Tabla 2.1).

Base de datos	Poblaciones	n	Loci	R	SNPs	SNPs “independientes” *
Todos	IDLE + Malvinas + grupo externo	66	5482	0.8	1376	-
Carancho austral	IDLE + Malvinas	65	10015	0.8	13279	10015
Malvinas	Malvinas	29	10161	0.8	13351	10161
Carancho austral	IDLE + Malvinas	65	1637	1	1480	1178
Malvinas	Malvinas	29	5331	1	5427	4350

Tabla 2.1. Bases de datos utilizadas para los distintos análisis de este capítulo. R: proporción de individuos genotipados para considerar un locus. SNPs “independientes”: solo se utiliza un SNP por loci.

El análisis filogenético, basado en cálculo de distancia genética, sugirió monofilia recíproca entre Isla de los Estados y Malvinas y un grado de diferenciación de similar magnitud con respecto al grupo externo (Figura 2.2).

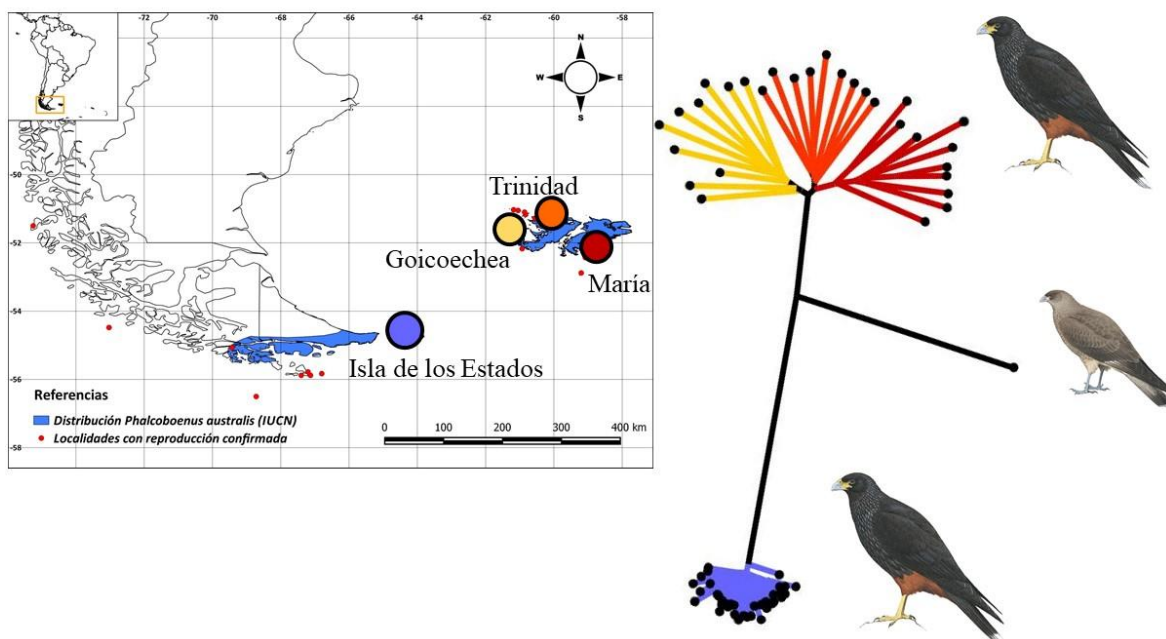


Figura 2.2. Árbol de *Neighbour-joining*, basado en cálculo de distancias genéticas. En azul, la distribución de la especie según BirdLife International (2018). En rojo, áreas de reproducción restantes confirmadas para la especie (Meiburg 2006). El largo de las ramas representa la distancia genética; el punto negro en la punta de cada rama representa un individuo genotipado.

Los análisis de agrupamiento fueron consistentes en indicar una diferenciación de mayor grado entre Isla de los Estados y Malvinas, y de menor grado dentro de las islas muestreadas en Malvinas (Figuras 2.3, 2.4 y 2.5). Tanto el PCA (Figura 2.3) como fineRADstructure (Figura 2.5) identificaron a la población de Isla María como la más distinta de las tres de Malvinas, y a las otras dos localidades más cercanamente emparentadas entre sí que con Isla María. Los valores de F_{ST} indican un mayor grado de diferenciación entre Malvinas e Isla de los Estados respecto a islas dentro de Malvinas (Tabla 2.2).

	Goicoechea	María	Isla de los Estados
Trinidad	0.06	0.08	0.35
Goicoechea		0.09	0.36
María			0.37

Tabla 2.3. Grado de diferenciación (F_{ST}) entre poblaciones.

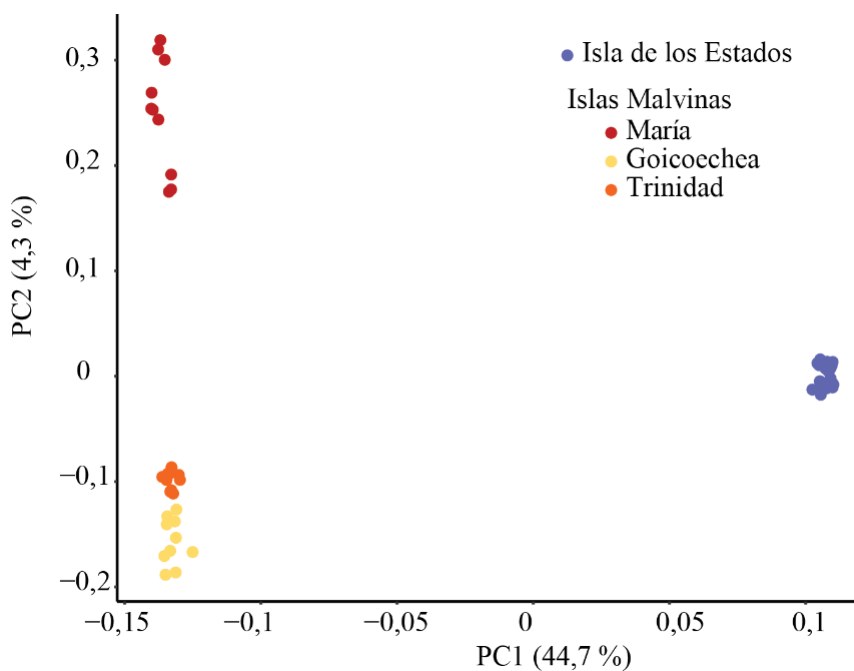


Figura 2.3. Análisis de componentes principales basado en 10015 SNPs; la principal diferenciación existe entre Isla de los Estados e Islas Malvinas, mientras que la diferenciación dentro de Malvinas explica un orden de magnitud menos de la variabilidad de los datos.

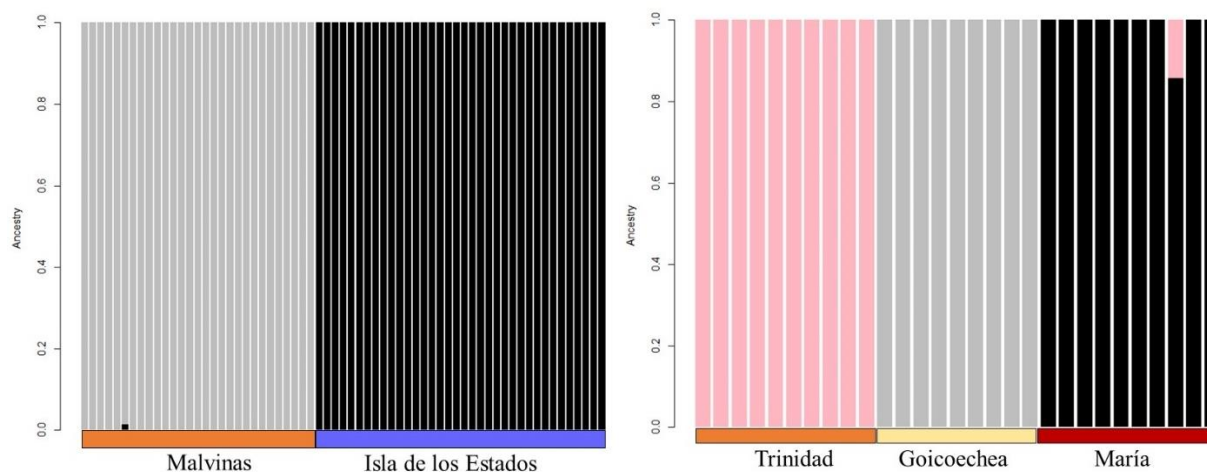


Figura 2.4. Asignación de individuos (barras) a las propuestas poblaciones ancestrales (k), utilizando $k=2$ (izquierda, para la diferenciación entre Isla de los Estados y Malvinas) y $k=3$ (derecha, para la diferenciación dentro de Malvinas). El color de la barra indica la proporción de asignaciones de un individuo particular a una población ancestral.

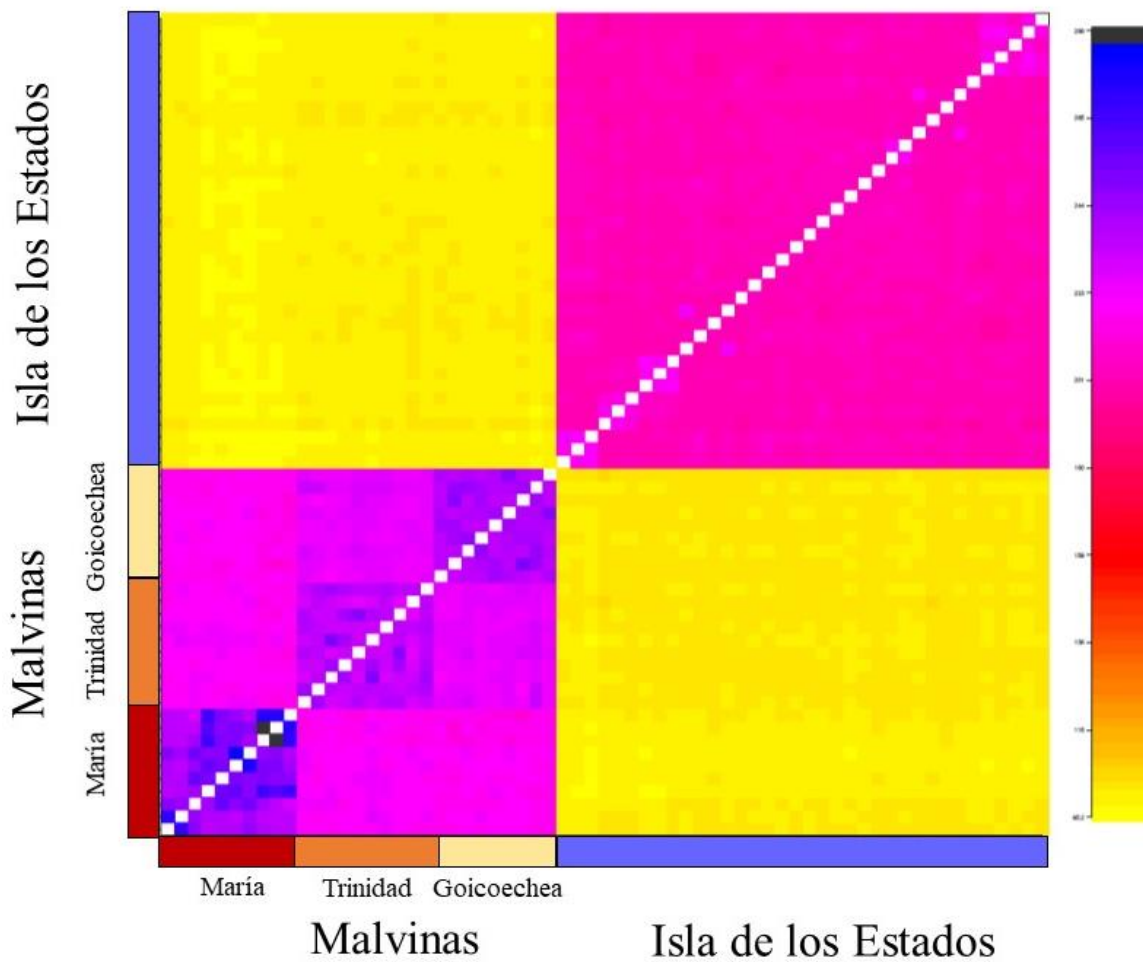


Figura 2.5. Matriz de coancestralidad de los haplotipos de carancho austral. Cada par de comparaciones está representado como un cuadrado de color en la matriz. La escala de color indica el grado de coancestralidad entre pares de muestras (amarillo= ancestro más lejano, azul= ancestro más cercano).

Los estadísticos de diversidad y diferenciación fueron estimados suponiendo una estructuración de las poblaciones en Isla de los Estados + Malvinas (Trinidad + Goicoechea + María), y sugieren que la población muestreada de Islas Malvinas tiene mayor diversidad genética que la de Isla de los Estados (Tabla 2.3).

Población	Proporción de loci polimórficos	H_o, SNPs	H_e, SNPs	Alelos exclusivos
Isla de los Estados	0.40	0.10	0.13	2136
Malvinas	0.78	0.23	0.30	6996
Trinidad	0.71	0.24	0.28	31
Goicoechea	0.68	0.22	0.26	15
María	0.66	0.22	0.26	89

Tabla 2.3. Estadísticos de variabilidad para las poblaciones de carancho austral. H_o: heterocigosidad observada promedio por locus. H_e: heterocigosidad esperada por locus.

Discusión

El número de alelos exclusivos, el grado de diferenciación entre las poblaciones y la estructura del dendrograma sugieren que ambos archipiélagos representan linajes independientes y que la diferenciación no es reciente, aunque modelos poblacionales serán importantes en el futuro para proponer una hipótesis filogeográfica más precisa. En próximos trabajos sería prioritario incorporar datos de otras poblaciones, ya que aparentemente existe el potencial para que se genere estructura genética a relativamente corta distancia en esta especie.

Biogeografía del carancho austral

Lessa et al. (2010) destacaron la necesidad de estudiar más casos de estudio sobre procesos de diferenciación en Patagonia y Tierra del Fuego asociados a los cambios climáticos del Pleistoceno. En este caso, la principal hipótesis es que uno o más eventos de vicarianza habrían segregado inicialmente a las poblaciones de caracaras andinos del sur del continente (Vuilleumier 1970). Sin embargo, procesos recurrentes como la limitación a la capacidad de dispersión podrían explicar la estructura a menor escala. En rapaces el grado de filopatría aumenta, en especial luego del primer evento reproductivo, cuando los recursos son más predecibles (Newton 1979). Asociado a su condición insular y pulsos de recursos predecibles, abundantes y heterogéneamente distribuidos, sumado a una aparente aversión a volar por sobre grandes extensiones de agua (Strange 1996), el carancho austral podría ser una especie particularmente propensa a fragmentar sus poblaciones de forma natural.

Otros estudios que han comparado linajes de Malvinas y el continente sudamericano o el archipiélago fueguino muestran que los tiempos de divergencias de los distintos grupos varían (Tabla 2.4). En algunos casos hay claros signos de efecto fundador (i.e., poblaciones insulares fundadas por relativamente pocos

individuos, *Chloephaga rubidiceps*, Kopuchian *et al.* 2016), mientras que en otros la diversidad no parece variar entre linajes claramente diferenciados (*Eudyptes chrysocome*, Lois *et al.* 2020).

Linajes	Marcadores moleculares	Principales resultados	Fuente
Patos vapor (<i>Tachyeres spp.</i>)	Genomas, 310000 SNPs	El taxón endémico de Malvinas <i>T. brachypterus</i> es recuperado como grupo hermano del resto de las especies, con un tiempo de divergencia de 19000 generaciones, pero sin monofilia recíproca.	Campagna <i>et al.</i> (2019)
Cauquenes (<i>Chloephaga spp.</i>)	ddRAD, 1700-1800 SNPs	Malvinas tiene linajes endémicos de los dos <i>taxa</i> estudiados; los tiempos de divergencia estimados entre poblaciones de Malvinas y el continente varían entre 44 ka y los 373 ka.	Kopuchian <i>et al.</i> (2016)
Passeriformes (9 especies)	ADN mitocondrial (mtDNA)	Divergencia variable, desde indetectable hasta a nivel específica (en <i>Troglodytes spp.</i>).	Campagna <i>et al.</i> (2012)
Pingüino penacho amarillo del sur (<i>Eudyptes chrysocome</i>)	ddRAD, 4705 SNPs	Las poblaciones de Isla de los Estados y Malvinas son dos linajes separados con similar diversidad genética.	Lois <i>et al.</i> (2020)
Zorro-lobo de Malvinas (<i>Ducicyon australis</i>)	ADN mitocondrial y marcadores nucleares	Divergencia del taxón continental <i>D. avus</i> hace 8-31 ka.	Austin <i>et al.</i> (2013)

Tabla 2.4. Estudios de filogenéticos en donde el foco es el grado de conectividad entre poblaciones de Malvinas y Tierra del Fuego o el continente sudamericano.

Todos los linajes endémicos de Malvinas, para otras especies, han sido propuestos como originados en el continente (Campagna *et al.* 2012, 2019, Fulton *et al.* 2012, Austin *et al.* 2013, Kopuchian *et al.* 2016). En este estudio reportamos por primera vez dos linajes diferenciados con una mayor variabilidad en la población de Islas Malvinas. Si bien sería relevante tener una mayor cobertura de muestras de Tierra del Fuego y las islas del Pacífico, estos resultados no apoyan la hipótesis de un refugio exclusivamente fueguino (Strange 1996, Meiburg 2006). En cambio, sugieren que pudieron haber existido al menos dos refugios que habrían generado linajes separados en la temprana especiación de *P. australis* (Figura 2.6). Para otras especies de aves de pastizales como *Anthus correndera*, los modelos de nicho puestos a prueba sugieren que más de un refugio (identificados como áreas relativamente estables) podrían haber existido en Tierra del Fuego y Malvinas (Norambuena *et al.* 2018, Figura 2.7).

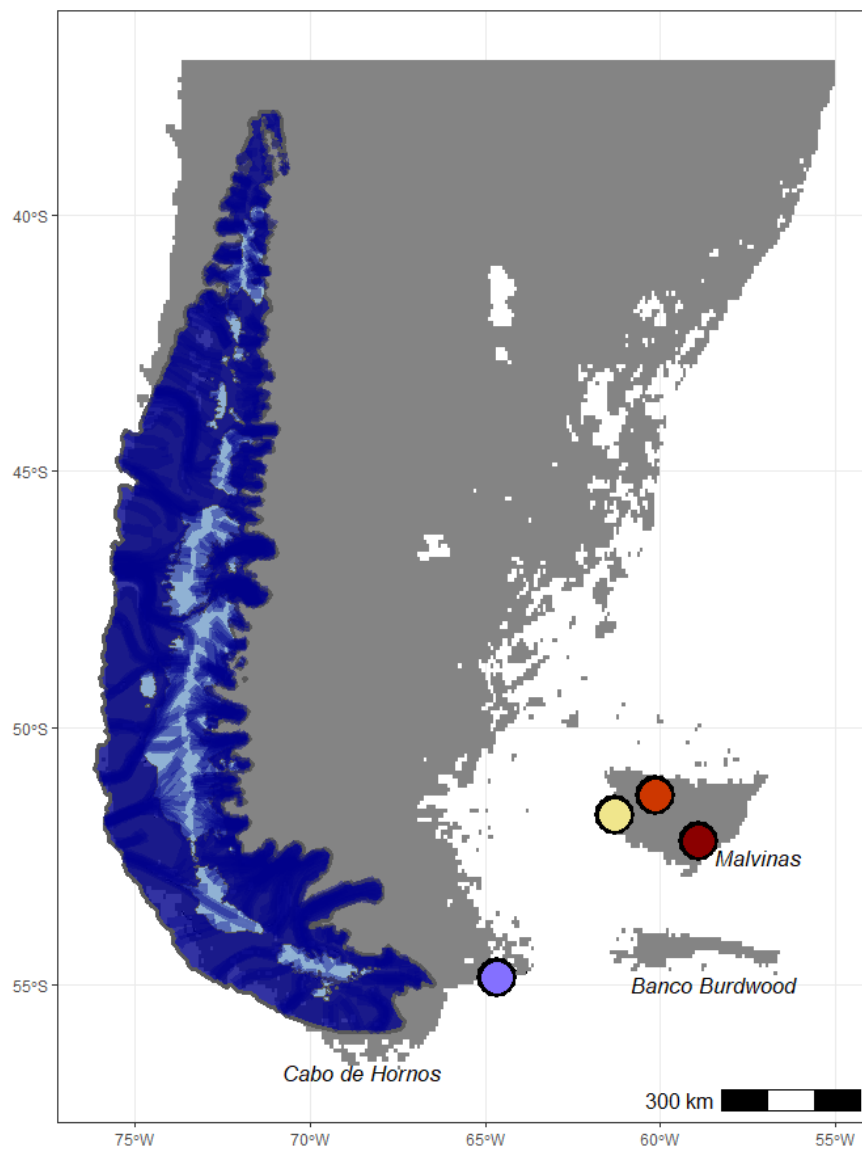


Figura 2.6. Configuración del paisaje del sur sudamericano durante el último máximo glacial (35 ka, Davies *et al.* 2020). Se muestra la extensión máxima del campo de hielo patagónico (azul) y la extensión de tierra emergida (gris, isobata -120 m). En puntos de colores, las localidades de las muestras de carancho austral estudiadas en este capítulo. Se observa el mayor tamaño de las Islas Malvinas, su mayor cercanía al continente e islas emergidas tanto entre el continente y Malvinas como al sur del archipiélago.

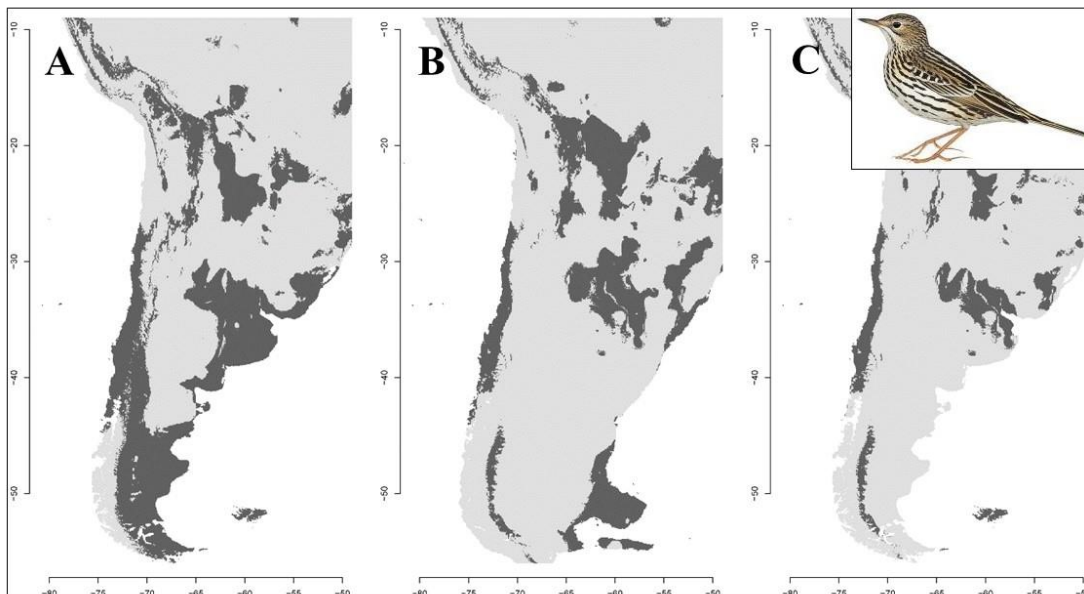


Figura 2.7. Modelos de nicho para *Anthus correndera*, un paseriforme especialista de pastizales. Las áreas grises oscuro representan zonas adecuadas para la distribución en la actualidad (A), durante el último máximo glacial (B) y áreas relativamente estables durante todo el período (C). Se observan en B y C los posibles refugios glaciares para la especie, que podrían haber incluido áreas asociadas a glaciares y fiordos en el sur del continente así como la paleocosta patagónica y las Islas Malvinas. Modificado de Norambuena *et al.* (2018).

De forma no mutuamente excluyente, los patrones de diferenciación también podrían estar asociados a los recursos que en la actualidad explota la especie. A pesar de su enorme capacidad de movimiento, las aves marinas se encuentran entre las especies más filopátricas del mundo, en donde la estructura genética puede aparecer en colonias separadas por unos pocos kilómetros (Milot *et al.* 2008, Danckwerts *et al.* 2021). De hecho, estructuración genética entre Isla de los Estados y Malvinas fue descrita para la principal especie a la que se asocia el carancho austral, el pingüino penacho amarillo (Lois *et al.* 2020), por lo que una hipótesis plausible es que el carancho austral copie la estructura filogenética de las especies a las que se asocian sus eventos reproductivos. Luego de aparecida la asociación con las aves marinas, la filopatría podría ser seleccionada a favor debido a la predictibilidad fenológica de estas especies (Meiburg 2006). La mayor parte de las islas en donde actualmente se distribuye el carancho austral cuenta con recursos alimenticios durante todo el año, y la combinación entre filopatría y aislamiento podrían favorecer la diferenciación a escala de isla en esta especie. Un caso estudiado en el que un depredador se especializó en el ambiente marino asociado a las restricciones glaciares en refugios fueguinos es el de la población austral de huillín *Lontra provocax* (Vianna *et al.* 2011).

Implicancias para la conservación

La diferenciación regional, el grado de fijación de variantes únicas y la presencia de variantes exclusivas sugiere que Isla de los Estados e Islas Malvinas pertenecen a dos unidades de manejo diferentes para esta especie (Moritz 1994, Cassin-Sackett *et al.* 2019). El hecho de haber encontrado esta diferenciación utilizando datos de solo 4 de las cerca de 50 islas en la que la especie se distribuye indican que deben ampliarse los muestreos para determinar si existen otras unidades de manejo o hasta donde se extienden

las unidades a las que pertenecen las poblaciones estudiadas. Si bien una característica del paisaje puede ser una barrera para una especie y no para otra (Ottensmeyer *et al.* 2019), todo indica que en Islas Malvinas ocurren generalmente linajes distintos a los continentales (Tabla 2.4). En nuestro caso, además, el linaje ‘continental’ también está restringido a islas, lo que genera desafíos adicionales para su conservación normalmente no considerados en categorizaciones globales (Pizzarello & Balza 2020). La justificación de IUCN/BirdLife International para el estado actual de conservación del carancho austral es que presenta una población ‘moderadamente pequeña’, y se lo clasifica como *Cercano a la amenaza*, debido a que no existen actualmente amenazas directas identificadas (BirdLife International 2018, IUCN 2019). Evidentemente ese criterio puede necesitar revisión en el caso de poblaciones pequeñas que no tienen flujo génico entre sí, aunque para IUCN no existen aun formas explícitas de incluir variación genética en las categorizaciones (van Oosterhout 2021). El carancho austral podría existir en una serie de poblaciones naturalmente fragmentados, muchas de los cuales podrían albergar variantes únicas en una escala espacial relativamente pequeña. Desde el punto de vista precautorio, pareciera entonces relevante conservar cada isla particularmente con un grado de prioridad similar. Teniendo en cuenta los resultados generales de este capítulo, en lo que sigue de esta tesis interpreto a la población focal (i.e., Isla de los Estados), como relativamente cerrada.

Referencias

- Acosta, I., G.S. Cabanne, D. Noll, D. González-Acuña, P. Plissock & J.A. Vianna. 2021. Patagonian glacial effects on the endemic Green-backed Firecrown, *Sephanoides sephaniodes* (Aves: Trochilidae): evidence from species distribution models and molecular data. *J. Ornithol.* 162: 289–301.
- Adams, M.P. & R.W. Woods. 2016. Mid-Holocene Falkland Islands bird bones from a peat deposit, including a new species of caracara. *Emu* 116: 370–378.
- Alexander, D.H. & K. Lange. 2011. Enhancements to the ADMIXTURE algorithm for individual ancestry estimation. *BMC Bioinformatics* 12(1):1-6.
- Andrews, S.R. 2010. FastQC v0.11.4 [WWW Document]. Babraham Bioinforma.
- Austin, J.J., J. Soubrier, F.J. Prevosti, L. Prates, V. Trejo, F. Mena & A. Cooper. 2013. The origins of the enigmatic Falkland Islands wolf. *Nature Comm.* 4(1): 1-7.
- Baird, N.A., P.D. Etter, T.S. Atwood, M.C. Currey, A.L. Shiver, Z.A. Lewis, E.U. Selker, W.A. Cresko & E.A. Johnson. 2008. Rapid SNP discovery and genetic mapping using sequenced RAD markers. *PLoS One* 3: 1–7.
- BirdLife International. 2018. Species factsheet: *Phalacrocorax australis*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 05/07/2018 [WWW Document].
- Brown, L. & D. Amadon. 1968. Eagles, hawks and falcons of the World. McGraw-Hill, New York.
- Calderón, L., F. Quintana, G.S. Cabanne, S.C. Loughheed & P.L. Tubaro. 2014. Phylogeography and genetic structure of two Patagonian shag species (Aves: Phalacrocoracidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 72: 42–53.

- Campagna, L., St Clair, J. J., Loughheed, S. C., Woods, R. W., Imberti, S., & Tubaro, P. L. 2012. Divergence between passerine populations from the Malvinas - Falkland Islands and their continental counterparts: a comparative phylogeographical study. *Biol. J. Lin. Soc.*, 106(4): 865-879.
- Campagna, L., K.G. McCracken & I.J. Lovette. 2019. Gradual evolution towards flightlessness in steamer ducks. *Evolution*, 73(9): 1916-1926.
- Cassin-Sackett, L., A.J. Welch, M.X. Venkatraman, T.E. Callicrate & R.C. Fleischer. 2019. The Contribution of Genomics to Bird Conservation, *Avian Genomics in Ecology and Evolution*.
- Clapperton, C.M. 1993. Nature of environmental changes in South America at the Last Glacial Maximum. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 101: 189–208.
- Collar, N.J. 1986. Threatened raptors of the Americas: work in progress from the ICBP/IUCN Red Data Book. *Birds Prey Bull.* 3: 13–20.
- Danckwerts, D.K., L. Humeau, P. Pinet, C.D. Mcquaid & M. Le Corre. 2021. Extreme philopatry and genetic diversification at unprecedented scales in a seabird. *Sci. Rep.* 11(1): 1–13.
- Danecek, P., A. Auton, G. Abecasis, C.A. Albers, E. Banks, M.A. DePristo, R.E. Handsaker, G. Lunter, G.T. Marth, S.T. Sherry, G. McVean & R. Durbin. 2011. The variant call format and VCFtools. *Bioinformatics* 27: 2156–2158.
- Davies, B.J., C.M. Darvill, H. Lovell, J.M. Bendle, J.A. Dowdeswell, D. Fabel, J.L. García, A. Geiger, N.F. Glasser, D.M. Gheorghiu, S. Harrison, A.S. Hein, M.R. Kaplan, J.R.V. Martin, M. Mendelova, A. Palmer, M. Pelto, Á. Rodés, E.A. Sagredo, R.K. Smedley, J.L. Smellie & V.R. Thorndyraft. 2020. The evolution of the Patagonian Ice Sheet from 35 ka to the present day (PATICE). *Earth-Science Rev.* 204: 103152.
- Ferguson-Lees, J. & D.A. Christie. 2001. *Raptors of the World*. Houghton Mifflin Company, Boston, New York.
- Fraser, C.I., R. Nikula, D.E. Ruzzante & J.M. Waters. 2012. Poleward bound: biological impacts of Southern Hemisphere glaciation. *TREE*, 27(8): 462-471.
- Fuchs, J., J. a. Johnson & D.P. Mindell. 2012. Molecular systematics of the caracaras and allies (Falconidae: Polyborinae) inferred from mitochondrial and nuclear sequence data. *Ibis*, 154: 520–532.
- Fulton, T.L., B. Letts & B. Shapiro. 2012. Multiple losses of flight and recent speciation in steamer ducks. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 279: 2339–2346.
- Gonzalez, J. & M. Wink. 2010. Genetic differentiation of the thorn-tailed rayadito *Aphrastura spinicauda* (Furnariidae: Passeriformes) revealed by ISSR profiles suggests multiple palaeoreugia and high recurrent gene flow. *Ibis*. 152: 761–774.
- Griffiths, C.S. 1999. Phylogeny of the Falconidae inferred from molecular and morphological data. *Auk* 116: 116–130.
- Griffiths, C.S., G.F. Barrowclough, J.G. Groth & L. Mertz. 2004. Phylogeny of the Falconidae (Aves): a comparison of the efficacy of morphological, mitochondrial, and nuclear data. *Mol. Phylogenet. Evol.* 32: 101–109.
- Groom, M., G. Meffe & R. Carroll. 2006. *Principles of conservation biology*. Sinauer Associates, Inc.

- Gurevich, A., V. Saveliev, N. Vyahhi & G. Tesler. 2013. QUASt: Quality assessment tool for genome assemblies. *Bioinformatics* 29: 1072–1075.
- Hohenlohe, P.A., S. Bassham, P.D. Etter, N. Stiffler, E.A. Johnson & W.A. Cresko. 2010. Population genomics of parallel adaptation in threespine stickleback using sequenced RAD tags. *PLoS Genet.* 6(2): e1000862.
- Hulton, N.R.J., R.S. Purves, R.D. McCulloch, D.E. Sugden & M.J. Bentley. 2002. The Last Glacial Maximum and deglaciation in southern South America. *Quat. Sci. Rev.* 21: 233–241.
- IUCN. 2019. The IUCN Red List of Threatened Species. Version 2018-2. <<http://www.iucnredlist.org>> [WWW Document].
- Kopuchian, C., L. Campagna, S. Di Giacomo, R.E. Wilson, M. Bulgarella, P. Petracci, J. Mazar-Barnett, R. Matus, O. Blank & K.G. Mccracken. 2016. Demographic history inferred from genome-wide data reveals two lineages of sheldgeese endemic to a glacial refugium in the southern Atlantic. *J. Biogeogr.*, 43(10): 1979-1989.
- Lessa, E.P., G. D'Elía & U.F.J. Pardiñas. 2010. Genetic footprints of late Quaternary climate change in the diversity of Patagonian-Fuegian rodents. *Mol. Ecol.* 19: 3031–3037.
- Li, H. & R. Durbin. 2009. Fast and accurate short read alignment with Burrows-Wheeler transform. *Bioinformatics* 25: 1754–1760.
- Lois, N.A., L. Campagna, U. Balza, M.J. Polito, K. Pütz, J.A. Vianna, A. Morgenthaler, E. Frere, R. Sáenz-Samaniego, A. Raya Rey & B. Mahler. 2020. Metapopulation dynamics and foraging plasticity in a highly vagile seabird, the southern rockhopper penguin. *Ecol. Evol.* 10: 3346–3355.
- Luebert, F. & M. Weigend. 2014. Phylogenetic insights into Andean plant diversification. *Front. Ecol. Evol.* 2: 1–17.
- Marín, J.C., V. Varas, A.R. Vila, R. López, P. Orozco-terWengel & P. Corti. 2013. Refugia in Patagonian fjords and the eastern Andes during the Last Glacial Maximum revealed by huemul (*Hippocamelus bisulcus*) phylogeographical patterns and genetic diversity. *J. Biogeogr.* 40: 2285–2298.
- Mattera, M.G., M.J. Pastorino, M.V. Lantschner, P. Marchelli & C. Soliani. 2020. Genetic diversity and population structure in *Nothofagus pumilio*, a foundation species of Patagonian forests: defining priority conservation areas and management. *Sci. Rep.* 10: 1–13.
- Meiburg, J.A. 2006. The Biogeography of Striated Caracaras *Phalcoboenus australis*. Master of Arts Thesis. The University of Texas at Austin.
- Milot, E., H. Weimerskirch & L. Bernatchez. 2008. The seabird paradox: Dispersal, genetic structure and population dynamics in a highly mobile, but philopatric albatross species. *Mol. Ecol.* 17: 1658–1673.
- Moon, K.L., S.L. Chown & C.I. Fraser. 2017. Reconsidering connectivity in the sub-Antarctic. *Biol. Rev.*, 92(4): 2164-2181.
- Moritz, C. 1994. Defining ESUs for conservation. *Tree* 9: 373–375.
- Newton, I. 1979. Population ecology of raptors, Biological Conservation. T & AD Poyser Ltd.

- Norambuena, H. V., P. Van Els, C.P. Muñoz-Ramírez & P.F. Victoriano. 2018. First steps towards assessing the evolutionary history and phylogeography of a widely distributed neotropical grassland bird (Motacillidae: *Anthus correndera*). PeerJ 6: e5886.
- van Oosterhout, C. 2021. Conservation genetics: 50 Years and counting. Conserv. Lett. 2020–2021.
- Ottenburghs, J., P. Lavretsky, J.L. Peters, T. Kawakami & R.H.S. Kraus. 2019. Population Genomics and Phylogeography. Avian Genomics Ecol. Evol. 237–265.
- Oyler-McCance, S.J., K.P. Oh, K.M. Langin & C.L. Aldridge. 2016. A field ornithologist's guide to genomics: Practical considerations for ecology and conservation. Auk 133: 626–648.
- Pizzarello, G. & U. Balza. 2020. Conserve island raptors no matter what: applying the “island filter.” Biol. Conserv. 245: 108576.
- Premoli, A.C., P. Mathiasen & T. Kitzberger. 2010. Southern-most *Nothofagus* trees enduring ice ages: Genetic evidence and ecological niche retrodiction reveal high latitude (54°S) glacial refugia. Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol. 298: 247–256.
- Primack, R. 2014. Essentials of conservation biology. 6th Edition. Sinauer Associates, Inc.
- Rabassa, J., A. Coronato, G. Bujalesky, M. Salemme, C. Roig, A. Meglioli, C. Heusser, S. Gordillo, F. Roig, A. Borronei & M. Quattrocchio. 2000. Quaternary of Tierra del Fuego, southernmost South America: An updated review. Quat. Int. 67–71: 217–240.
- Reeves, M., S. Crofts & K.L. Bildstein. 2018. Distribution and Abundance of Breeding Striated Caracaras in the Falkland Islands (Malvinas). J. Raptor Res. 52: 309–315.
- Rochette, N.C., A.G. Rivera-Colón & J.M. Catchen. 2019. Stacks 2: Analytical methods for paired-end sequencing improve RADseq-based population genomics. Mol. Ecol. 28: 4737–4754.
- Sérsic, A.N., A. Cosacov, A.A. Cocucci, L.A. Johnson, R. Pozner, L.J. Avila, J.W. Sites & M. Morando. 2011. Emerging phylogeographical patterns of plants and terrestrial vertebrates from Patagonia. Biol. J. Linn. Soc. 103: 475–494.
- Strange, I.J. 1996. The striated caracara *Phalcoboenus australis* in the Falkland Islands. Self Published.
- Urban, D. & T. Keitt. 2001. Landscape Connectivity: A Graph-Theoretic Perspective. Ecology 82: 1205.
- Valdez, L. & G. D'Elía. 2021. Genetic Diversity and Demographic History of the Shaggy Soft-Haired Mouse *Abrothrix hirta* (Cricetidae; Abrotrichini). Front. Genet. 12: 1–14.
- Vianna, J.A., P. Ayerdi, G. Medina-Vogel, J.C. Mangel, H. Zeballos, M. Apaza & S. Faugeron. 2010. Phylogeography of the marine otter (*Lontra felina*): Historical and contemporary factors determining its distribution. J. Hered. 101: 676–689.
- Vianna, J.A., G. Medina-Vogel, C. Chehébar, W. Sielfeld, C. Olavarría & S. Faugeron. 2011. Phylogeography of the Patagonian otter *Lontra provocax*: Adaptive divergence to marine habitat or signature of southern glacial refugia? BMC Evol. Biol. 11.
- Vuilleumier, F. 1970. Generic relations and speciation patterns in the caracaras (Aves: Falconidae). Breviora 355.
- Wink, M. 2019. A Historical Perspective of Avian Genomics. Avian Genomics Ecol. Evol. 7–19.

Woods, R.W. 2007. Distribution and Abundance of the Striated Caracara *Phalacrocorax australis* in the Falkland Islands. Published by Falklands Conservation.

Zhan, X., S. Pan, J. Wang, M.W. Bruford, J. Wang, A. Dixon, J. He, M.G. Muller, P. Ni, L. Hu, Y. Liu, H. Hou, Y. Chen, J. Xia, Q. Luo, P. Xu, Y. Chen, S. Liao, C. Cao, S. Gao, Z. Wang, Z. Yue, G. Li, Y. Yin & N.C. Fox. 2013. Peregrine and saker falcon genome sequences provide insights into evolution of a predatory lifestyle. *Nat. Genet.* 45: 563–566.

Zheng, X., D. Levine, J. Shen, S.M. Gogarten, C. Laurie & B.S. Weir. 2012. A high-performance computing toolset for relatedness and principal component analysis of SNP data. *Bioinformatics* 28: 3326–3328.

CAPÍTULO 3

DENSIDAD REPRODUCTIVA Y LIMITACIÓN DE SITIOS DE NIDIFICACIÓN

“The main function of a territory would appear to be directly linked with the reservation of a sufficient food supply during the breeding season”

Ian Strange

Introducción

La disponibilidad de alimento y su distribución espacio-temporal se asocia a la frecuencia e intensidad del comportamiento territorial en aves (Wynne-Edwards 1962, Brown & Orians 1970, Newton 1998). A través de comportamientos agresivos, algunos individuos tienden a monopolizar los recursos de su ambiente y los eventos reproductivos a escala poblacional (López-Sepulcre & Kokko 2005, Duque-Wilckens *et al.* 2019). La cantidad de sitios ocupados y el éxito reproductivo se relacionan positivamente con la disponibilidad de alimento a escala regional (Newton 1979, Hansen 1987, Barbar *et al.* 2018). A escala local, sin embargo, otros factores pueden ser relevantes para determinar la densidad de eventos reproductivos. En poblaciones insulares, por ejemplo, los depredadores pueden ser altamente dependientes de condiciones externas (Polis & Hurd 1996, Gangoso *et al.* 2006).

La territorialidad en rapaces genera que la mayor parte de los sitios disponibles se ocupen todos los años y que exista un número de adultos no reproductivos (de aquí en más, *flotantes* según Smith 1978). El patrón que se atribuye a este proceso es el de estabilidad a largo plazo en el número de parejas reproductivas, ya que si alguno de los individuos territoriales muere o abandona el territorio es rápidamente reemplazado (Newton 1994). La mayoría de las especies estudiadas en áreas relativamente poco afectadas por actividades humanas muestra fluctuaciones en el número de territorios ocupados menores al 10% anual durante varias décadas (Newton 1979). Sin embargo, a pesar de los evidentes comportamientos territoriales, la intolerancia a los conespecíficos no sería el principal factor que genera la limitación en el número de parejas reproductivas. En el 95% de los experimentos de adición de cajas-nido en rapaces, la densidad poblacional se incrementó y los territorios disminuyeron en tamaño sin un aparente efecto en el éxito reproductivo *per capita* (Newton 1994). Por lo tanto, en muchas poblaciones de rapaces podría existir el potencial para una compresión de los territorios mayor a la observada (Newton 1998).

Si el ambiente es relativamente homogéneo, del comportamiento territorial de las rapaces se predice una disposición regular de los sitios reproductivos (Newton 1979, Rietkerk & van de Koppel 2008). Sin embargo, el patrón regular en muchos casos no es puesto a prueba con métodos consistentes y, más aún, puede haber múltiples procesos que lo generen (Perry *et al.* 2006, Pringle & Tarnita 2017). De esta manera, asociar la territorialidad con la disposición espacial de este tipo de organismos es relativamente complejo y caso-dependiente. Para la especie de estudio existen registros de densidad local en términos de

distancias al vecino más cercano que indican un grado importante de variabilidad (Tabla 3.1). En un trabajo previo reportamos una aparente agregación de sitios de nidificación en el área de estudio, pero analizando solo una temporada reproductiva y sin tener en cuenta variables que pudieran explicar la variación en la densidad y que no estuvieran relacionadas con interacciones entre parejas reproductivas (Balza 2016).

Sitio	Período de estudio	Nidos	Distancia al vecino más cercano (media, m)	Distancia al vecino más cercano (mínima, m)	Fuente
Beauchene	1983	67	47	6	Lewis Smith & Prance (1985)
Isla de los Leones Marinos	2013-2019	18-23	480-564	176-288	Galimberti & Sanvito (2020)
Bahía Franklin	2014-2019	11-14	250-328	34-119	Este estudio
Isla Observatorio	2019	15	287	166	

Tabla 3.1. Distancias al vecino más cercano (un indicador de densidad local) en poblaciones de carancho austral *Phalacrocorax australis*.

El objetivo de este capítulo es analizar el potencial que podrían haber tenido los herbívoros exóticos en Bahía Franklin para modificar tanto la densidad como la disposición espacial de los caranchos australes que se reproducen en asociación con la megacolonia de pingüino penacho amarillo. En particular, se analizan los patrones que podrían verse explicados por la disminución de la cobertura del pasto tussock en el área de estudio y comparándola con un área cercana (Isla Observatorio) invadida por especies que en principio no afectan a los individuos adultos de *Poa flabellata* (i.e., conejos). Además, se analiza y discute una posible consecuencia demográfica del proceso de restricción de sitios de nidificación: la proporción de adultos que efectivamente logra participar de eventos reproductivos.

Hipótesis

Por estar asociada al pastoreo de ciervos y cabras introducidas, la población de carancho austral de Bahía Franklin presenta actualmente una restricción en los sitios de nidificación. La competencia por los sitios disponibles lleva a que muchos adultos en edad reproductiva no accedan a un territorio y a que haya recambio de adultos entre años. Las poblaciones no asociadas a grandes herbívoros invasores (por ejemplo, Isla Observatorio) no tendrían esta restricción en sitios de nidificación, pero su densidad será menor por no estar asociadas colonias de pingüino penacho amarillo. Los sitios reproductivos de carancho austral en Bahía Franklin están asociados no solamente a las colonias de pingüinos, sino también a zonas del terreno donde es más difícil el acceso por parte de ciervos y cabras. En Isla Observatorio, en cambio, los sitios disponibles para nidificar no están restringidos por no contar esa población con ciervos y cabras, no se asocian a variables topográficas que indiquen un menor acceso a los sitios de nidificación y el principal factor que afecta la disposición espacial de los nidos es la relación con los conoespecíficos.

Predicciones

- i. La densidad de nidos en Bahía Franklin será mayor que en Isla Observatorio y estará asociada principalmente a la ubicación de las colonias de pingüino penacho amarillo, pero se observará también una asociación con características del terreno no relacionadas con la ubicación de las colonias como pendiente, altura, exposición o alguna combinación que sugiera una menor accesibilidad por parte de los herbívoros.
- ii. En Bahía Franklin los nidos tenderán a estar agrupados o al azar (i.e., no se observará evidencia de territorialidad), mientras que en Isla Observatorio tenderán a estar en repulsión.
- iii. La proporción de individuos adultos no reproductivos (i.e., flotantes) será relativamente alta en Bahía Franklin, no se observará ningún evento reproductivo por parte de un individuo con plumaje inmaduro, y habrá un frecuente recambio de los individuos reproductivos.

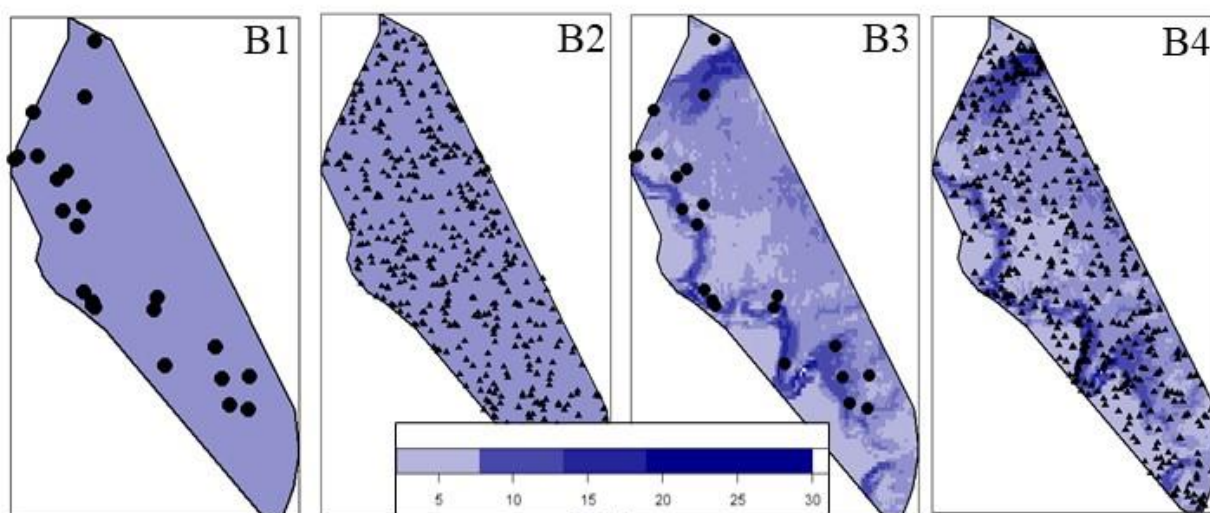
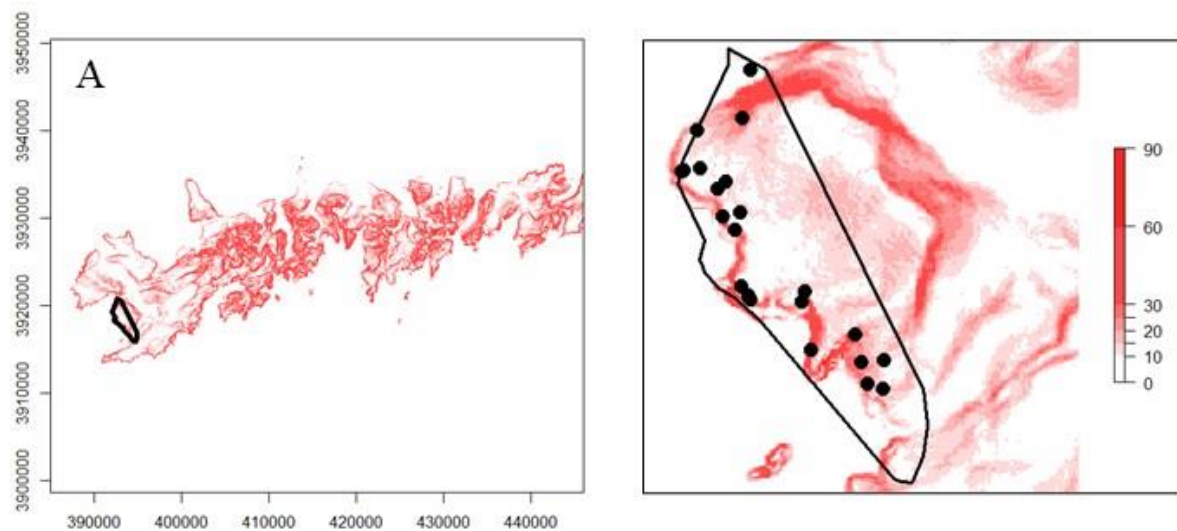
Materiales y métodos

Estabilidad de parejas reproductivas en el tiempo

Para cuantificar el grado en el que estas poblaciones pueden fluctuar interanualmente, se compararon los datos de Bahía Franklin durante el período de estudio con otras poblaciones para las que existían al menos cuatro años de estimaciones de densidad de parejas reproductivas: Isla de Leones Marinos (Reeves *et al.* 2018, Galimberti & Sanvito 2020), Beauchene (Lewis Smith & Prance 1985, Reeves *et al.* 2018) y Goicoechea (Strange 1996, Catry *et al.* 2008, Reeves *et al.* 2018). Se analizaron los datos publicados y los de nuestra área de estudio para explorar el rango de valores entre los cuales la tasa interanual de crecimiento (λ) varía en esta especie. Datos de años consecutivos solo estuvieron disponibles para Bahía Franklin (este estudio) y para Isla de Leones Marinos (Galimberti & Sanvito 2020). Para estimar el λ interanual del resto de las áreas, (i.e., con datos no consecutivos), se supone una tasa de crecimiento constante entre períodos (i.e., crecimiento densoindependiente).

Distribución espacial de primer orden: variables que afectan la densidad de sitios en Isla de los Estados e Isla Observatorio

Para estudiar la disposición espacial de los sitios de nidificación de carancho austral, en primer lugar realizamos modelos de densidad basados en gradientes que pueden afectarla exógenamente y que no son de interés para el proceso que se estudia (*variables de primer orden*) (Fortin & Dale 2005, Rietkerk & van de Koppel 2008, Fletcher & Fortin 2018) (Figura 3.1). Un modelo nulo comúnmente utilizado es el de aleatoriedad espacial completa (*Complete Spatial Randomness*, CSR, i.e., un proceso de Poisson homogéneo en el que la densidad no varía en el espacio). Sin embargo, este modelo no puede diferenciar entre patrones inducidos o inherentes (Wiegand & Moloney 2004), por lo que para estudiar el proceso de territorialidad es necesario contrastar la disposición espacial de los sitios de nidificación contra un modelo en que la densidad sea variable en el espacio. Por ejemplo, en un trabajo previo mostramos que la distribución espacial de los nidos de la temporada 2014/2015 se correspondía a un patrón globalmente agregado (Balza *et al.* 2017), pero sin diferenciar entre procesos exógenos y endógenos.



Proceso homogéneo

Proceso heterogéneo

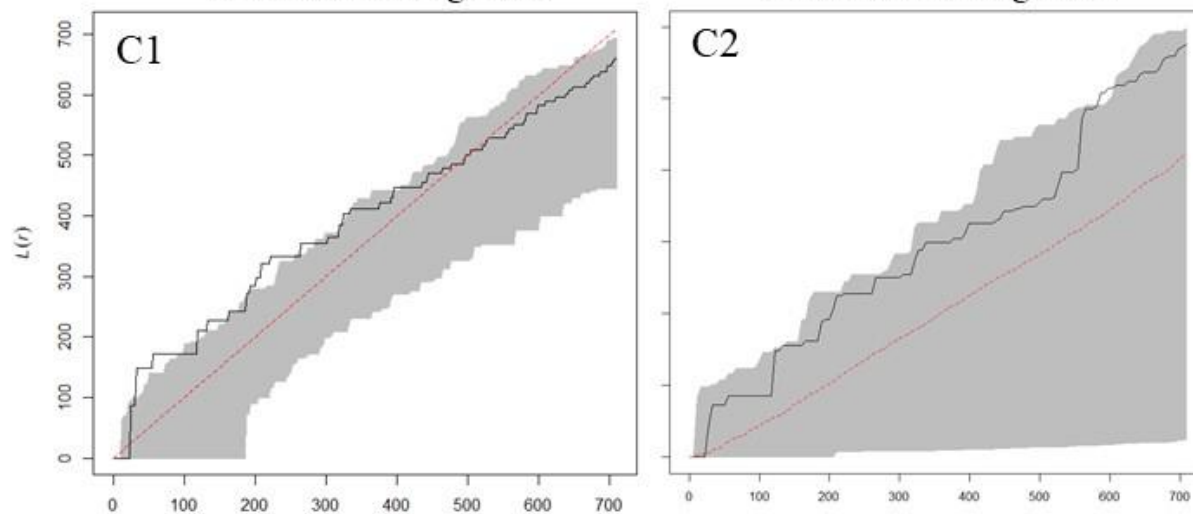


Figura 3.1. Ejemplo del proceso de generación de patrón de puntos heterogéneo y su análisis estadístico. Los puntos (nidos) del área de estudio son analizados con la covariable ‘pendiente’ (A). En B1, el patrón de puntos original se muestra en función del modelo de completa aleatoriedad espacial (CSR), indicado como una distribución uniforme de la densidad (3.9 nidos/km²). La simulación de 20 procesos de Poisson generados a partir de ese modelo se indica en B2, y se grafica en C1 como el sobre de confianza del estadístico L de Ripley (Ripley 1977). El estadístico L(r) de la muestra (línea negra) está por encima del sobre de confianza y por lo tanto los puntos están agregados respecto de ese patrón homogéneo a esas escalas. En B3 y B4 se muestran el modelo de densidad de nidos en función de la pendiente y las simulaciones respectivamente. En C2, los datos indican que el estadístico está incluido en el sobre de confianza, es decir que los datos se encuentran dispuestos al azar una vez que se toma en cuenta la variación en densidad dada por la pendiente. En otras palabras, parte de la agregación observada en C1 puede ser explicada porque la densidad de nidos varía con la pendiente en el área de estudio, y no se debe necesariamente a una interacción entre eventos.

El proceso de generar un patrón de puntos espacialmente heterogéneo es análogo a un modelo lineal generalizado para datos puntuales en donde se modela la intensidad de puntos en el área de estudio (Illian *et al.* 2008). Para generar un patrón nulo distinto a CSR y que permita entender a qué variables se asocia la densidad de nidos en las áreas de estudio, se modeló la distribución de todos los sitios de nidificación hallados entre 2014 y 2019 como gradientes de densidad en función de variables espaciales, topográficas y biológicas (Tabla 3.2). De esta forma, el modelo nulo se construyó utilizando toda la información de sitios conocidos suponiendo que pueden representar los plausibles de ser ocupados. Para Isla Observatorio solo estuvieron disponibles los datos de la temporada 2019/2020. Algunas variables fueron compartidas entre los dos sitios y otras fueron exclusivas de alguno. Por ejemplo, mapas de cobertura de vegetación estuvieron disponibles solo para Isla Observatorio, mientras que la disposición espacial de colonias de aves marinas solo estuvo disponible para Bahía Franklin (Raya Rey *et al.* 2014, Balza *et al.* 2017).

Variable	Fuente	Sitios
Latitud	GIS	Bahía Franklin, Isla Observatorio
Longitud		
Exposición	Modelo digital de elevación 30 m	
Pendiente	(IGN)	
Elevación		
Distancia a la colonia de pingüino penacho amarillo	GIS, datos de campo 2015	Bahía Franklin
Cobertura de pastizales	GIS, datos de campo 2016	Isla Observatorio
Cobertura de praderas		
Cobertura de juncales		

Tabla 3.2. Variables explicatorias espacialmente explícitas utilizadas para modelar la intensidad de nidos de carancho austral en las áreas de estudio.

Las variables topográficas fueron generadas a partir de un modelo de elevación digital (DEM) de 30 m de tamaño de celda (Instituto Geográfico Nacional en colaboración con la Lic. María Eugenia Lopez). Alrededor de cada uno de los eventos (i.e., nidos) se extrajeron los valores en un radio de 50 m para obtener valores medios de pendiente, orientación y elevación. La variable ‘distancia a la colonia de

pingüinos' fue construida con análisis SIG en el software R basados en la distribución de las colonias obtenidas durante el censo de aves marinas 2015 llevado a cabo por el Laboratorio de Ecología y Conservación de Vida Silvestre (Raya Rey, datos no publicados). Los datos de cobertura vegetal para Isla Observatorio fueron obtenidos utilizando 30 puntos al azar en el área de estudio y realizando una descripción de la cobertura vegetal a meso escala. Los análisis fueron realizados con los paquetes *maptools*, *spatstat*, *rgdal*, *sp*, y *raster* del software R (Pebesma & Bivand 2005, Baddeley *et al.* 2015, R Core Team 2018, Bivand & Lewin-Koh 2019, Bivand *et al.* 2020, Hijmans 2020). En el caso de Bahía Franklin, se utilizaron todos los sitios de nidificación para construir el modelo de distribución, pero el análisis espacial de patrón de puntos se llevó a cabo con el subgrupo de nidos activos correspondiente a cada año.

Distribución espacial de segundo orden: territorialidad en el carancho austral

Para estudiar un posible efecto de la territorialidad en el carancho austral, se utilizaron métricas de análisis espacial de patrones de puntos utilizando como modelo nulo el mejor modelo de distribución primaria para cada área de estudio. Para ello se utilizaron tres análisis diferentes: el estadístico K/L de Ripley (Ripley 1977, 1985), la función de correlación pareada (*pair correlation function*) (Wiegand & Moloney 2004) y el estadístico G(d) de distancias al vecino más cercano (Getis & Ord 1992, Baddeley 2010). Los dos primeros utilizan una función en la que se computan la cantidad de eventos encontrados en un cierto radio centrado en un punto focal; la diferencia es que, mientras que el estadístico K de Ripley es acumulativo (i.e., los radios son cada vez mayores e incluyen a los eventos anteriormente contabilizados), la función de correlación pareada es un anillo de ancho fijo que solo incluye los eventos en ese rango y no los que se encuentran por fuera. Finalmente, el estadístico G(d) considera la distribución de probabilidades de las distancias a los vecinos más cercanos. La utilización de estos tres estadísticos permite una interpretación más detallada del patrón (Perry *et al.* 2006, Fletcher & Fortin 2018). En todos los casos se utilizaron 99 simulaciones de procesos de Poisson con densidad heterogénea y se computaron los sobres de confianza del 95% de ellas como una forma de observar los valores críticos para los cuales el patrón no se distingue del modelo nulo. Estos análisis no solo permiten observar agregación o repulsión, sino definir con precisión la escala espacial a la que ocurren esos procesos (Gießelmann *et al.* 2008, Melles *et al.* 2009). Luego de tener en cuenta la variación en densidad por gradientes extrínsecos, la observación de un patrón en repulsión sería evidencia de territorialidad a una determinada escala espacial.

Abundancia de flotantes

En la mayoría de las poblaciones de aves, los adultos reproductivos son relativamente fáciles de registrar durante la época reproductiva debido a que se exhiben visualmente y esto ha sido registrado para esta especie de estudio (Strange 1996, Marín *et al.* 2006). Sin embargo, desde hace varios años se mostró que la presencia de flotantes era la regla y no la excepción tanto en rapaces como en otras aves e incluso otros vertebrados (Penteriani *et al.* 2011). La mayoría de los trabajos que reportan abundancias de flotantes se basan en una alta tasa de individuos marcados (Walters & García 2016). Una alternativa es utilizar métodos de distancia para estimar abundancia total y luego estimar la abundancia de flotantes basado en la cantidad de sitios ocupados estimados (Buckland *et al.* 1993).

En 2014 exploramos la posibilidad de usar este método asociadas a las transectas perpendiculares utilizadas para encontrar los sitios de nidificación activos (Balza *et al.* 2017). En transectas de 260 a 660 m de largo y 50 m a cada lado de ancho, detectamos hasta 31 individuos, con un promedio de 6 y moda

cero. En total detectamos 152 individuos (92 adultos, 21 inmaduros y 39 juveniles). La abundancia relativa de los grupos inmaduros y juveniles sugirió que la detectabilidad podría ser similar para individuos reproductivos y no reproductivos, y que el método era factible para estimar la abundancia total de individuos. Sin embargo, la variabilidad entre transectas es relevante para la estimación de abundancia con este método, requiriendo alrededor de 30 detecciones cada una para estimar correctamente la abundancia (Buckland *et al.* 1993). Por ello, en 2018 consideramos que podíamos obtener detecciones menos variables al recorrer transectas más largas paralela a la línea de costa, a tres diferentes alturas sobre el nivel del mar. De ser posible, además, recorrer más de una vez cada transecta serviría para ajustar mejor la función de detectabilidad (Miller *et al.* 2019).

Resultados

Las áreas de estudio fueron de similar tamaño (Bahía Franklin: 5.9 km², Isla Observatorio: 4.4 km²) y mostraron una similar densidad de nidos (Bahía Franklin: 3.9 nidos/km², Isla Observatorio: 3.4 nidos/km²). En el caso de Bahía Franklin, suponemos que en el período 2014-2019 se encontraron todos los nidos posibles, mientras que en Isla Observatorio solo nos referimos a la temporada estudiada (2019/2020). Los 68 eventos reproductivos en los que se pudo identificar las características de los individuos reproductivos mostraron en todos los casos un sistema reproductivo de monogamia social, en todos los casos con parejas formadas por dos adultos (i.e., 5 años de edad o más, Strange 1996). Desde 2014, 101 individuos han sido marcados con anillos plásticos (Ecotone, Polonia). Solo cuatro adultos reproductivos pudieron ser anillados durante este período. Los dos machos participaron de eventos reproductivos consecutivos en el mismo sitio durante dos y tres temporadas consecutivas respectivamente, mientras que las dos hembras no fueron encontradas en la temporada subsiguiente a la que fueron marcadas, aunque evidencia preliminar de análisis de parentesco (no mostrado) sugieren la pérdida de anillos en algunos ejemplares. No registramos en ningún caso la transición entre flotante y adulto reproductivo entre años, ni el reclutamiento a la población reproductiva de parte de individuos previamente marcados.

Estabilidad de parejas reproductivas en el tiempo

Los datos consecutivos para Bahía Franklin (2014-2019) e Isla de Leones Marinos (2013-2019) muestran que la tasa de crecimiento interanual para las parejas reproductivas fue de 0.97 y 1.04 respectivamente, con valores extremos de 0.83 y 1.17. En Bahía Franklin, el número de nidos respecto al valor medio varió interanualmente entre -14% y +12%, y en Isla de Leones Marinos entre -14% y +10%. Los datos no consecutivos para cinco sitios de Islas Malvinas muestran valores medios a mediano plazo similares: 1.05 (Isla del Rosario), 1.01 (Isla Chata), 1.03 (Isla de las Llaves), 1.03 (Isla Salvaje del Oeste) y 1.07 (Isla Salvaje del Este); y valores extremos de 0.95 y 1.14. En estos últimos sitios se observa un crecimiento poblacional en promedio del triple de parejas reproductivas, pero mostrando períodos de disminución de entre 1 y el 5% interanual.

Distribución espacial de primer orden: variables que afectan la densidad de sitios

Bahía Franklin

En el caso de Bahía Franklin, los resultados de los modelos puestos a prueba se encuentran en la Tabla 3.3. En una primera instancia, dos modelos con distancia a la colonia fueron identificados como los que mejor explicaban los datos. Sin embargo, hubo otros cuatro modelos con una variable distinta que explicaban mejor la densidad de los eventos que el modelo nulo (elevación, exposición, pendiente y latitud-longitud). De ellos, hubo dos para los cuales la relación con la variable fue significativa (elevación y pendiente). Por lo tanto, en una segunda instancia fueron evaluados modelos que incorporasen la interacción entre distancia a la colonia y estas dos variables en dos modelos separados. Finalmente, el mejor modelo detectado fue el de la interacción entre la distancia a la colonia y la elevación al cuadrado, mientras que el de interacción entre distancia a la colonia y pendiente no agregó explicación al modelo previo solo con distancia a la colonia. La predicción es que una mayor densidad de nidos ocurre a cortas

distancias de la colonia de pingüino penacho amarillo y en particular en las colonias más cercanas al nivel del mar (Figura 3.2).

Modelo	AICc	deltaAICc
Distancia a la colonia * elevación ²	566.46	0.00
Distancia a la colonia * pendiente	587.07	20.61
Distancia a la colonia	587.97	21.51
Distancia a la colonia ²	588.32	21.86
Elevación ²	607.33	40.87
Orientación	616.94	50.48
Latitud + Longitud	617.19	50.73
Pendiente	618.03	51.57
Longitud	619.43	52.97
Orientación ²	619.47	53.01
Pendiente ²	620.11	53.65
Elevación	620.72	54.26
Longitud ²	620.77	54.31
Nulo	620.93	54.47
Latitud	623.32	56.86
Latitud ²	625.12	58.66
Latitud ² + Longitud ²	626.58	60.12
Pendiente * orientación* elevación	628.19	61.73

Tabla 3.3. Modelos de densidad de nidos de carancho austral en Bahía Franklin puestos a prueba en este capítulo. Los modelos están por AICc, y se muestra la diferencia en AICc respecto del mejor modelo.

Modelo	AICc	deltaAICc
Elevación ²	403.87	0.00
Pendiente ²	408.24	4.37
Longitud	409.62	5.75
Nulo	409.78	5.91
Latitud + Longitud	410.20	6.33
Latitud	410.20	6.33
Elevación	410.57	6.70
Juncal	411.07	7.20
Pendiente	411.13	7.26
Pradera	411.67	7.80
Orientación	411.98	8.11
Pastizal	412.44	8.57
Longitud ²	412.68	8.81
Latitud ²	413.14	9.27
Orientación ²	413.37	9.50
Latitud ² + Longitud ²	417.56	13.69
Pradera + Pastizal + Juncal	417.97	14.10
Pendiente * Orientación* Elevación	441.07	37.20

Tabla 3.4. Modelos de densidad de nidos de carancho austral en Isla Observatorio puestos a prueba en este capítulo. Los modelos están por AICc, y se muestra la diferencia en AICc respecto del mejor modelo.

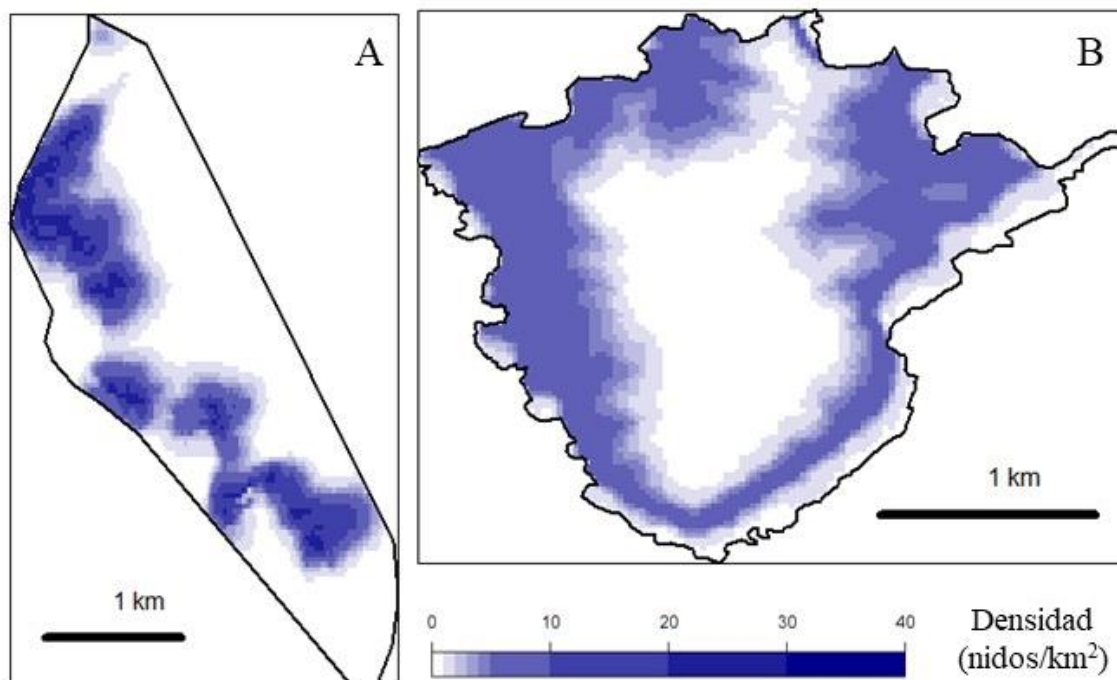


Figura 3.2. Densidad de nidos predicha para los mejores modelos en Bahía Franklin (A, modelo distancia a la colonia de pingüinos* $elevación^2$) e Isla Observatorio (B, modelo $elevación^2$). El valor mostrado es la estimación media para cada píxel.

Isla Observatorio

El mejor modelo para explicar la variación en densidad de nidos en Isla Observatorio fue el de una asociación con la altura sobre el nivel del mar al cuadrado (Tabla 3.4). La predicción es que los nidos se encuentran en mayor densidad cerca de la costa, dado que las alturas máximas de la isla están aproximadamente en el centro (Figura 3.2).

Distribución espacial de segundo orden

Tanto para el caso de todos los sitios de Bahía Franklin como para el de Isla Observatorio 2019/2020, el patrón de puntos luego de tener en cuenta la variación primaria no se distinguió del azar en términos generales. En Bahía Franklin hubo una tendencia a la disposición regular, mientras que en Isla Observatorio hubo tendencia hacia la agregación, pero en general sin apartarse del sobre de confianza. Para Bahía Franklin, hubo al menos algún estadístico que indicó una disposición regular cada año, en particular para la escala del vecino más cercano (estadístico $G(d)$, Figura 3.3). Sin embargo, los estadísticos no fueron consistentes en mostrar un patrón significativamente en repulsión (i.e., menos eventos que los esperados) para ningún año.

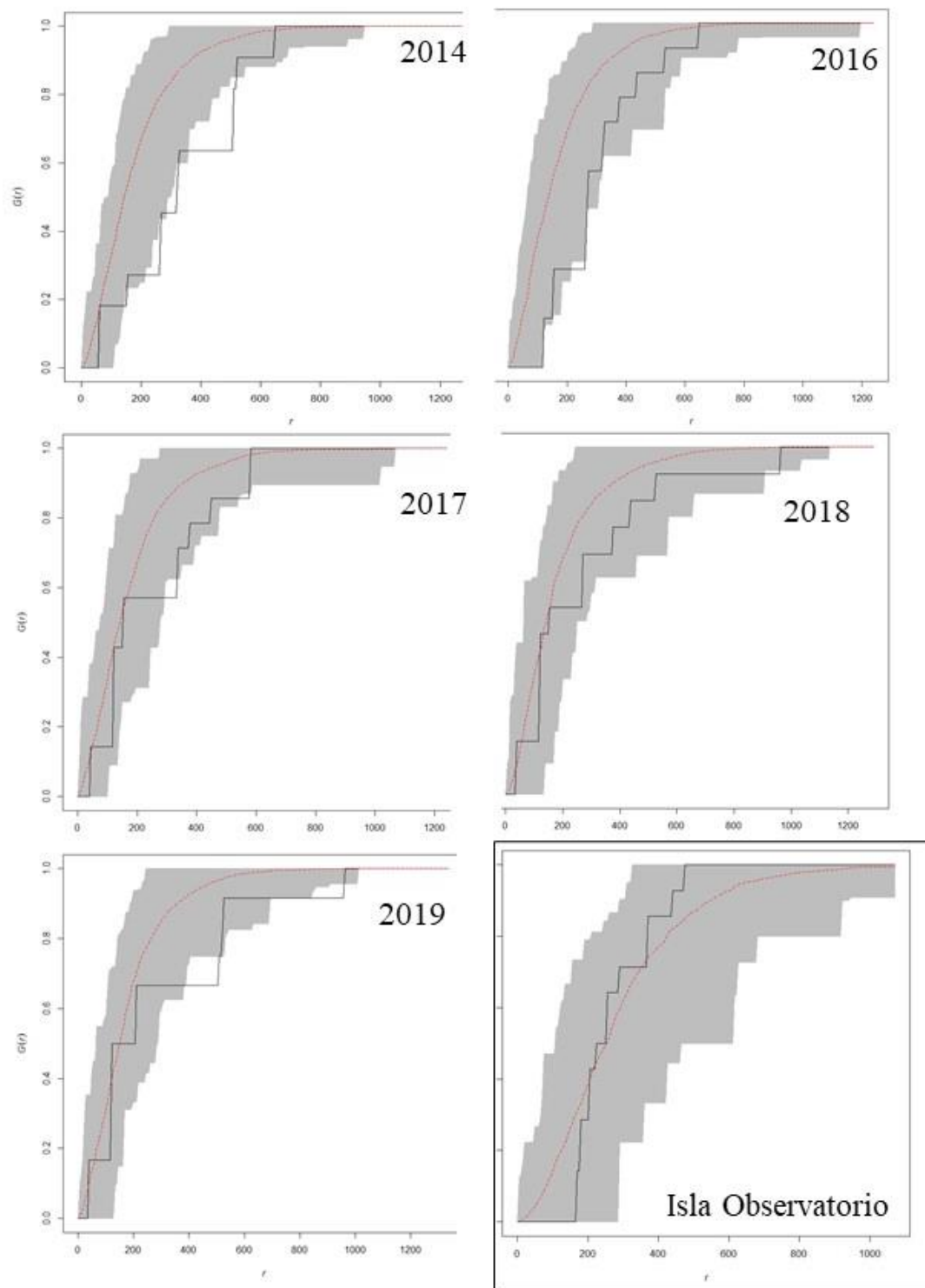


Figura 3.3. Estadístico $G(r)$ para los distintos años en Bahía Franklin y para el único año de estudio (2019) en Isla Observatorio. Se observa que el estadístico tiende o está por debajo del sobre de confianza en la mayoría de los años, es decir que los vecinos más cercanos en cada año estuvieron más alejados que lo esperado por la distribución de los nidos según el mejor modelo primario (Figura 3.2). Sin embargo, los demás estadísticos (no mostrados) puestos a prueba no fueron consistentes con esta métrica e indicaron un patrón espacial al azar para todas las distancias evaluadas.

Abundancia de flotantes en la temporada 2018/2019

Debido a restricciones logísticas y climáticas, la estimación de abundancia se pudo realizar solo durante 2018, y se basó en la recorrida parcial de una de las transectas. La transecta se recorrió durante 4 horas y fue de 2.95 km de largo en la mitad norte de la colonia, en un día prácticamente sin viento en donde todos los individuos fueron registrados posados y se pudo determinar con precisión la clase etaria de cada uno. El área efectivamente muestreada fue de 0.82 km² (el 20% del área de estudio). En los modelos de detección, además de carancho austral se incluyeron las detecciones de carancho común *Caracara plancus*, que tiene el mismo tamaño y aspecto y es esperable que tenga la misma detectabilidad en ese ambiente (Ferguson-Lees & Christie 2001).

El análisis se basa en 57 registros en el rango de distancias entre 0-140 m (luego de truncar el ancho de banda para eliminar el 5% de observaciones extremas, Buckland *et al.* 1993). La frecuencia absoluta observada fue 28 adultos, 6 inmaduros, 17 juveniles y 8 *Caracara plancus* (todos juveniles). Tres modelos de detectabilidad fueron puestos a prueba (Tabla 3.5). Se utilizó el estadístico de Cramer-von Mises (un análogo del QQ-plot para observar desvío de residuos) para identificar modelos plausibles (i.e., que cumplen con los supuestos del método, Miller *et al.* 2019). Se descartó un modelo por presentar un delta AIC mayor 2, un criterio para identificar modelos que no aportan una explicación de la variable similar a la del mejor modelo (Burnham & Anderson 2002). Se presentan los resultados para los dos modelos de detectabilidad plausibles ya que son estadísticamente indistinguibles entre sí. Dependiendo del modelo, la detección media estimada varió entre 0.68 y 0.80 y el ancho efectivo de banda entre 95 y 112 m (Tabla 3.5).

Modelo	AIC	Delta AIC	Test de Cramer-von Mises	Detectabilidad media	CV	Ancho efectivo
Uniforme, ajuste coseno	563.1	0.00	Plausible	0.80	0.13	112 m
Half-normal, ajuste coseno	564.1	0.94	Plausible	0.68	0.21	95 m
Hazard-rate	565.3	2.18	Plausible	-	-	-

Tabla 3.5. Modelos para estimar la detectabilidad de caranchos (*Phalacrocorax australis* y *Caracara plancus*) asociados a la colonia de pingüino penacho amarillo. Como todos los modelos son plausibles y cumplen con los supuestos para estimar la detección de los caranchos en el área de estudio, se reporta el valor estimado de detectabilidad media de los dos mejores modelos (i.e., indistinguibles según AIC, Burnham & Anderson 2002). Todos los modelos fueron alimentados con 57 observaciones entre 0 y 140 m.

Para estimar el área a la cual referir la estimación de densidad, utilizamos el ancho de banda efectivo promedio (105 m) para extraer valores de distancia a la colonia de pingüinos. El área efectivamente muestreada incluyó el rango de distancia a la colonia de 0-287 m. Por lo tanto, utilizamos toda el área con esas características como área de estudio para escalar desde densidad hasta abundancia. Por lo tanto, con *abundancia* se refiere de aquí en más a abundancia asociada a la colonia de pingüinos durante la temporada 2018/2019 (Tabla 3.6).

	Modelo de detección					
	Uniforme			Half-normal		
	Media	IC menor	IC mayor	Media	IC menor	IC mayor
Juveniles	99	74	133	116	76	176
Inmaduros	36	27	48	42	28	64
Adultos	166	123	222	193	127	294
Total	301	224	403	350	230	534
Adultos reproductivos 2018/2019			34			
Flotantes	132	89	188	159	93	260
Flotantes/adultos reproductivos	3.9	2.6	5.5	4.7	2.7	7.6
% de adultos que son flotantes	79	72	85	82	73	88

Tabla 3.6. Estimaciones de abundancia de carancho austral asociados a la colonia de pingüino penacho amarillo durante la temporada reproductiva 2018/2019. Las parejas reproductivas de 2018 están estimadas en base a la razón nidos accesibles/nidos totales (Balza 2016).

Teniendo en cuenta todo el rango de variabilidad estimado, la población de caranchos australes asociada a la colonia de pingüino penacho amarillo en la temporada reproductiva 2018 fue de entre 224 y 534 individuos. Suponiendo un valor estimado sin error de 17 parejas reproductivas activas, los adultos reproductivos estimados representaron entre el 6 y el 15% de la población. Los flotantes fueron entre el 72 y el 88% de los adultos y entre 2.6 y 7.6 veces más abundantes que los adultos reproductivos.

Discusión

En este capítulo se utilizaron sitios de nidificación de la especie en Isla de los Estados e Islas de Año Nuevo para estudiar posibles indicadores de restricción en la densidad mediada por el pastoreo de grandes herbívoros. Según datos globales de BirdLife International (2018) y los resultados de este capítulo, en Isla de los Estados e Islas de Año Nuevo podría existir entre el 9 y 27% de la población reproductiva a nivel global. Teniendo en cuenta la estructura genética regional (Capítulo 2), esta población podría ser la más importante de la subpoblación fueguino-continental.

Estabilidad de parejas reproductivas

La tasa de crecimiento interanual fue más variable en poblaciones con menor tamaño poblacional, posiblemente debido a que el cambio en unos pocos nidos tiene un efecto mayor en poblaciones menores (Figura 3.4 A). Esto se puede observar también desde el punto de vista teórico, modelando la probabilidad de extinción en función del tamaño poblacional actual (Figura 3.4 B). Una mayor cantidad de parejas reproductivas sería más estable y predecible a largo plazo, y la población de Bahía Franklin actualmente se encuentra entre las de menor abundancia de las estudiadas, a pesar de estar asociada con la colonia más grande de pingüino penacho amarillo del sur. Si fuera cierto que más parejas reproductivas son posibles en Isla de los Estados en un contexto sin especies invasoras, eso no solo tendría un efecto en el número actual sino también en la estabilidad a futuro, y posiblemente redundaría en una mayor resiliencia de la población.

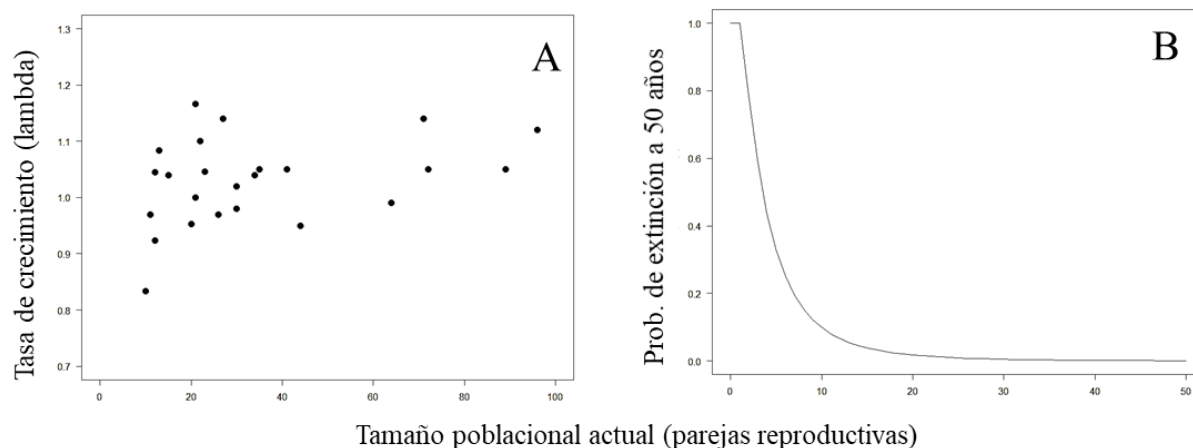


Figura 3.4. (A) La tasa de crecimiento interanual en las poblaciones de carancho austral es más variable con número de nidos más bajo. (B) Probabilidad media de extinción a 50 años en función del tamaño poblacional actual con parámetros de la población de Bahía Franklin (Morris *et al.* 1999, Stubben & Milligan 2007). El modelo muestra el efecto teórico del tamaño poblacional actual en la probabilidad de extinción futura para la misma variabilidad interanual.

Densidad en el espacio

Que el carancho austral se asocia principalmente a colonias de aves marinas es un patrón bien establecido (Strange 1996, Meiburg 2006, Catry *et al.* 2008). La densidad de parejas reproductivas en Bahía Franklin estuvo principalmente relacionada con la distancia a las colonias de pingüino penacho amarillo, el ave marina más abundante en Isla de los Estados (Raya Rey *et al.* 2014). La disposición espacial de más de 100 parches de pingüino penacho amarillo probablemente genera una agregación global en términos espaciales de los nidos de carancho austral. Sin embargo, el hecho de que no todas las colonias tengan nidos de carancho austral asociados podría ser un indicador de zonas con el pastizal más degradado, aunque esto aún no ha sido evaluado. Una posible interpretación para que el mejor modelo de densidad incorpore la variable ‘elevación’ es que los caranchos utilicen con mayor frecuencia las colonias de pingüino penacho amarillo de menor altitud. Sin embargo, la predicción es una densidad predicha mayor en la línea de costa, en donde no hay muchas colonias de pingüinos. Esto podría estar indicando algo que fue reportado previamente: algunos nidos se encuentran lejos de la colonia y asociados a acantilados costeros, y anteriormente fue propuesto que esos sitios podrían ser subóptimos pero elegidos por no haber suficientes sitios asociados al pastizal de tussock (Balza 2016). No encontramos evidencia de que una mayor pendiente, como un indicador de zonas más inaccesibles a los ciervos y las cabras, fuera importante para la distribución de los nidos de caranchos. En imágenes de cámaras trampa se observa que efectivamente los ungulados tienen acceso a la mayoría de los sitios de nidificación durante el ciclo reproductivo y sin un aparente efecto inmediato sobre la reproducción de los caranchos (Figura 3.5).



Figura 3.5. Ungulados en nidos activos de carancho austral. A la izquierda, una cabra (*Capra aegagrus hircus*, obsérvese el macho de carancho austral incubando el en nido). A la derecha, un ciervo (*Cervus elaphus*) en un nido en la época tardía del cuidado de pichones.

Territorialidad en el carancho austral

El análisis espacial muestra para todos los años algún indicador de menor cantidad de eventos que lo esperado por cercanía a las colonias de pingüino. Sin embargo, dado que la ocupación de los sitios no fue total cada año (ver Capítulo 4), y que el modelo nulo estima densidades a partir de todos los sitios posibles, esto puede deberse simplemente a que hay menos eventos cada año que los posibles, y esto puede deberse a distintos procesos no asociados con territorialidad. Más aún, los estadísticos no fueron consistentes entre sí, lo que hubiera sido un indicio de una descripción correcta del proceso (Wiegand & Moloney 2004). Por lo tanto, lo más probable es que la contingencia de pocos eventos en total y su asociación relevante con una covariable espacial (i.e., la colonia de pingüinos) determine principalmente

la distribución de los nidos, y la interacción entre eventos sea un efecto relativamente menor. Al menos desde el punto de vista espacial no se observa un efecto densodependiente de la disposición de los sitios de nidificación. En suma, la agregación que se observa en el patrón original se debería principalmente a la disposición espacial agregada de los parches de pingüino penacho amarillo, y no a que los caranchos estén agregándose en los (pocos) sitios disponibles, como sugerimos en trabajos anteriores (Balza 2016, Balza *et al.* 2017). Los sitios disponibles podrían ser limitantes, pero podrían no estar agregados espacialmente más allá de la distribución de las colonias. Isla Observatorio presenta una densidad similar, y tampoco muestra indicadores de territorialidad una vez que se tiene en cuenta la variación por elevación. La detección de este tipo de patrones depende del tamaño muestral, puesto que se pueden obtener patrones más disímiles entre simulaciones si hay pocos eventos, lo que afecta a la amplitud del sobre de confianza (Baddeley 2010).

Abundancia y proporción de individuos reproductivos

Los eventos reproductivos parecen estar monopolizados por una fracción pequeña de la población de adultos y los valores encontrados de flotantes en nuestra población aparentan ser relativamente altos (Tabla 3.7).

Especie	Localidad	Proporción de adultos que son flotantes	Fuente
<i>Accipiter nisus</i>	Gran Bretaña	0.22	Newton & Rothery (2001)
<i>Haliaeetus pelagicus</i>	Este de Rusia	0.23-0.30	Romanov & Masterov (2020)
<i>Gypaetus barbatus</i>	Pirineos	0.51	Margalida <i>et al.</i> (2020)
<i>Phalacrocorax australis</i>	Isla de los Estados	0.72-0.88	Este trabajo

Tabla 3.7. Algunos valores de proporción de adultos que son flotantes reportados en la literatura en rapaces.

Estos resultados sugieren que la abundancia de individuos en edad reproductiva no es un limitante para la cantidad de parejas reproductivas observadas en esta población. No se registraron eventos reproductivos por parte de individuos inmaduros, que podría haber sido un indicio de sitios de nidificación no limitados, algo que se ha registrado en otra población de la especie (Ferrer *et al.* 2003, Catry *et al.* 2008), ni tampoco se registraron eventos de reclutamiento en la población reproductiva por parte de individuos previamente marcados.

La mayoría de los ejemplos de limitación de sitios de nidificación se refieren a especies que ocupan cavidades en árboles y que se benefician de la adición de cajas-nido (e.g., Liébana *et al.* 2013, Ibarra *et al.* 2014) y no a sistemas que aparentan ser más homogéneos estructuralmente, como los pastizales (Bond & Parr 2010). El carancho austral no se asocia a aves y mamíferos marinos en cualquier condición. Los sitios aptos para nidificar han sido reportados siempre en presencia de pastizales de *Poa flabellata* (Strange 1996, Cursach *et al.* 2012, Balza *et al.* 2017). Esta especie se distribuye en islas subantárticas de Tierra del Fuego, Diego Ramírez, Malvinas, Georgias y Tristán de Acuña (Lewis-Smith 1985, Groff *et al.* 2020, Mackenzie *et al.* 2020).

Las densidades más altas para el carancho austral se alcanzan en islas sin intervención humana (sin historial de pastoreo). Por ejemplo, Beauchene y Pájaro, ambas en Islas Malvinas, muestran densidades 10 veces mayores de caranchos australes que en nuestra área de estudio con concentraciones de aves

marinas similares (Reeves *et al.* 2018). Otras rapaces asociadas a colonias de aves marinas muestran altas densidades, una aparente ausencia de comportamiento territorial entre parejas reproductivas y dieta muy poco variada (e.g., Beebe 1960). En general, mayor densidad de presas asociada a mayor densidad de nidos de rapaces es un patrón encontrado en diversos sistemas (Tjerberg 1985).

La abundancia estimada de juveniles sugiere que pichones de alrededor de 50 nidos se asocian a la colonia de pingüinos de Bahía Franklin, lo que es alrededor del doble de la abundancia de nidos que están dentro de la colonia propiamente dicha. Esto puede indicar, por un lado, que sitios lejos de la colonia pero asociados a ella sean más frecuentes que lo hasta ahora establecido y, por otro, que la movilidad permite a individuos nacidos en otras áreas del archipiélago asociarse a la colonia durante la época reproductiva y (especialmente) antes de intentar eventos reproductivos propios.

Los efectos de los ungulados introducidos en ambientes insulares son muy diversos e incluyen disminución en la diversidad, simplificación de la estructura y cambios en la composición de especies de pastizal (Spear & Chown 2009).

En suma, la abundancia en el área de estudio no parece ser un buen indicador del estado poblacional y, si bien la cantidad de eventos reproductivos en Bahía Franklin parece menor a lo esperado por las colonias de aves marinas asociadas, no encontramos evidencia de falta de acceso por parte de los ungulados a los sitios activos ni indicadores de territorialidad a escala del área de estudio, como posibles indicadores de limitación en los eventos reproductivos. La abundancia de flotantes, si bien fue relativamente elevada, no se asoció con un recambio de individuos reproductivos entre años. Es posible que haya una cantidad inesperadamente alta de individuos adultos que no se reproducen, y que los eventos reproductivos sean acaparados por un subgrupo de individuos con características particulares debido a que el disturbio de los grandes herbívoros (pastoreo y pisoteo) no pueda ser tolerado por todos los individuos de carancho austral. Sin embargo, el escaso conocimiento actual sobre el sistema y sobre cómo eran los ambientes previo a la introducción de ungulados no permite establecer una relación causal entre el pastoreo y pisoteo de los herbívoros y la dinámica poblacional del carancho austral.

Referencias

- Baddeley, A. 2010. Analysing spatial point patterns in R 232.
- Baddeley, A., E. Rubak & R. Turner. 2015. Spatial Point Patterns: Methodology and Applications with R.
- Balza, U. 2016. Estado de la población reproductora del carancho austral (*Phalacrocorax australis*) en Bahía Franklin, Isla de los Estados: uso de los recursos en un escenario alterado por especies invasoras. Universidad de Buenos Aires.
- Balza, U., N.A. Lois & A. Raya-Rey. 2017. Status and Reproductive Outcome of the Breeding Population of Striated Caracaras (*Phalacrocorax australis*) at Franklin Bay, Staten Island, Argentina. *Wilson J. Ornithol.* 129: 890–898.
- Barbar, F., G.O. Ignazi, F. Hiraldo & S.A. Lambertucci. 2018. Exotic lagomorph may influence eagle abundances and breeding spatial aggregations: A field study and meta-analysis on the nearest neighbor distance. *PeerJ* 2018: 1–17.
- Beebe, F.L. 1960. The Marine Peregrines of the Northwest Pacific Coast. *Condor* 62: 145–189.

- BirdLife International. 2018. Species factsheet: *Phalacroboenus australis*. Downloaded from <http://www.birdlife.org> on 05/07/2018 [WWW Document].
- Bivand, R., T. Keitt & B. Rowlingson. 2020. rgdal: Bindings for the “Geospatial” Data Abstraction Library. R package version 1.5-8.
- Bivand, R. & N. Lewin-Koh. 2019. maptools: Tools for Handling Spatial Objects. R package version 0.9-9.
- Bond, W.J. & C.L. Parr. 2010. Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biol. Conserv.* 143: 2395–2404.
- Brown, J.L. & G.H. Orians. 1970. Spacing Patterns in Mobile Animals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1: 239–262.
- Buckland, S., D.R. Anderson, K. Burnham & J. Laake. 1993. Distance sampling: Estimating abundance of biological populations, *Journal of Chemical Information and Modeling*. Chapman & Hall.
- Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach, *Ecological Modelling*.
- Catry, P., M. Lecoq & I.J. Strange. 2008. Population growth and density, diet and breeding success of striated caracaras *Phalacroboenus australis* on New Island, Falkland Islands. *Polar Biol.* 31: 1167–1174.
- Cursach, J.A., C.G. Suazo, R.P. Schlatter & J.R. Rau. 2012. Observaciones sobre el carancho negro *Phalacroboenus australis* (Gmelin, 1788) en Isla Gonzalo, Archipiélago Diego Ramírez, Chile. *An. Inst. la Patagon.* 40: 147–150.
- Duque-Wilckens, N., B.C. Trainor & C.A. Marler. 2019. Aggression and territoriality. *Encycl. Anim. Behav.* 2: 539–546.
- Ferguson-Lees, J. & D.A. Christie. 2001. *Raptors of the World*. Houghton Mifflin Company, Boston, New York.
- Ferrer, M., V. Penteriani, J. Balbontín & M. Pandolfi. 2003. The proportion of immature breeders as a reliable early warning signal of population decline: evidence from the Spanish imperial eagle in Doñana. *Biol. Conserv.* 114: 463–466.
- Fletcher, R. & M.-J. Fortin. 2018. *Spatial Ecology and Conservation Modeling: Applications with R*.
- Fortin, M.-J. & M.R.T. Dale. 2005. *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge University Press.
- Galimberti, F. & S. Sanvito. 2020. Status and reproductive success of striated caracara at Sea Lion Island, Falkland Islands. Unpublished.
- Gangoso, L., J.A. Donazar, S. Scholz, C.J. Palacios & F. Hiraldo. 2006. Contradiction in conservation of island ecosystems: Plants, introduced herbivores and avian scavengers in the Canary Islands. *Biodivers. Conserv.* 15: 2231–2248.
- Getis, A. & J.K. Ord. 1992. The Analysis of Spatial Association. *Geogr. Anal.* 24: 189–206.
- Gießelmann, U.C., T. Wiegand, J. Meyer, M. Vogel & R. Brandl. 2008. Spatial distribution of communal nests in a colonial breeding bird: Benefits without costs? *Austral Ecol.* 33: 607–613.

- Groff, D. V., D.G. Williams & J.L. Gill. 2020. Modern calibration of *Poa flabellata* (tussac grass) as a new paleoclimate proxy in the South Atlantic. *Biogeosciences* 17: 4545–4557.
- Hansen, A.J. 1987. Regulation of Bald Eagle Reproductive Rates in Southeast Alaska. *Ecology* 68: 1387–1392.
- Hijmans, R.J. 2020. raster: Geographic Data Analysis and Modeling. R package version 3.0-12.
- Ibarra, J. T., Altamirano, T. A., Martin, K., Vargas, F. H., & Bonacic, C. 2014. Tree–cavity nesting of Austral Pygmy–Owls (*Glaucidium nana*) in Andean temperate forests of Southern Chile. *J. Raptor Res.* 48(1): 82-85.
- Illian, J., A. Penttinen, H. Stoyan & D. Stoyan. 2008. Statistical Analysis and Modelling of Spatial Point Patterns, *International Statistical Review*.
- Lewis-Smith, R.I. 1985. Growth and Production of *Poa flabellata* in Relation to Soil Nutrient Status and Exposure at South Georgia, p. 221–228. In *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. Springer, Berlin.
- Lewis Smith, R.I. & G.T. Prance. 1985. The natural history of Beauchene Island. *Biol. J. Linn. Soc.* 233–283.
- Liébana, M., J. Sarasola & M. Santillán. 2013. Nest-box occupancy by neotropical raptors in a native forest of central Argentina. *J. Raptor Res.* 47: 208–213.
- López-Sepulcre, A. & H. Kokko. 2005. Territorial defense, territory size, and population regulation. *Am. Nat.* 166: 317–329.
- Mackenzie, R., O. Vidal, S. Rosenfeld, T. Contador, O. Barroso, B. Goffinet, F. Massardo, P. Arce-johnson, R. Rozzi & R.D. El. 2020. Flora vascular y formaciones vegetacionales en el sitio de estudios socio-ecológicos a largo plazo, isla Gonzalo, archipiélago Diego Ramírez (56 ° 31 ' S), Chile 48: 139–148.
- Margalida, A., J. Jiménez, J.M. Martínez, J.A. Sesé, D. García-Ferré, A. Llamas, M. Razin, M. Colomer & B. Arroyo. 2020. An assessment of population size and demographic drivers of the Bearded Vulture using integrated population models. *Ecol. Monogr.* 90(3): e01414.
- Marín, M., A. Kusch, D. Oehler & S. Drieschman. 2006. Distribution, Breeding and Status of the Striated Caracara *Phalcooboenus australis* (Gmelin, 1788) in Southern Chile. *An. Inst. la Patagon.* 34: 65–74.
- Meiburg, J.A. 2006. The Biogeography of Striated Caracaras *Phalcooboenus australis*. Master of Arts Thesis. The University of Texas at Austin.
- Melles, S.J., D. Badzinski, M.J. Fortin, F. Csillag & K. Lindsay. 2009. Disentangling habitat and social drivers of nesting patterns in songbirds. *Landsc. Ecol.* 24: 519–531.
- Miller, D.L., E. Rexstad, L. Thomas, L. Marshall & J. Laake. 2019. Distance Sampling in R. *J. Stat. Softw.* 89: 1–28.
- Morris, W., D. Doak, M. Groom, P. Kareiva, J. Fieberg, L. Gerber, P. Murphy & D. Thomson. 1999. *A Practical Handbook for Population Viability Analysis*. The Nature Conservancy.
- Newton, I. 1979. *Population ecology of raptors*, Biological Conservation. T & AD Poyser Ltd.
- Newton, I. 1994. Experiments on the limitation of bird breeding densities: a review. *Ibis.* 136: 397–411.

- Newton, I. 1998. Population limitation in birds. Academic Press Limited, London.
- Newton, I. & P. Rothery. 2001. Estimation and limitation of numbers of floaters in a Eurasian Sparrowhawk population. *Ibis*. 143: 442–449.
- Pebesma, E.J. & R.S. Bivand. 2005. Classes and methods for spatial data in R.
- Penteriani, V., M. Ferrer & M.M. Delgado. 2011. Floater strategies and dynamics in birds, and their importance in conservation biology: towards an understanding of nonbreeders in avian populations. *Animal Cons.* 14(3): 233-241.
- Perry, G.L.W., B.P. Miller & N.J. Enright. 2006. A comparison of methods for the statistical analysis of spatial point patterns in plant ecology. *Plant Ecol.* 187: 59–82.
- Polis, G.A. & S.D. Hurd. 1996. Linking Marine and Terrestrial Food Webs: Allochthonous Input from the Ocean Supports High Secondary Productivity on Small Islands and Coastal Land Communities. *American Nat.* 147: 396–423.
- Pringle, R.M. & C.E. Tarnita. 2017. Spatial Self-Organization of Ecosystems: Integrating Multiple Mechanisms of Regular-Pattern Formation. *Annu. Rev. Entomol.* 62: 359–377.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Raya Rey, A., N. Rosciano, M. Liljeström, R. Sáenz Samaniego & A. Schiavini. 2014. Species-specific population trends detected for penguins, gulls and cormorants over 20 years in sub-Antarctic Fuegian Archipelago. *Polar Biol.* 37: 1343–1360.
- Reeves, M., S. Crofts & K.L. Bildstein. 2018. Distribution and Abundance of Breeding Striated Caracaras in the Falkland Islands (Malvinas). *J. Raptor Res.* 52: 309–315.
- Rietkerk, M. & J. van de Koppel. 2008. Regular pattern formation in real ecosystems. *Trends Ecol. Evol.* 23: 169–175.
- Ripley, B.D. 1977. Modelling spatial patterns. *J. R. Stat. Soc. B* 39: 172–212.
- Ripley, B.D. 1985. Analyses of nest spacings. In *Statistics in ornithology* (pp. 151-158). Springer
- Romanov, M.S. & V.B. Masterov. 2020. Low breeding performance of the Steller’s sea eagle (*Haliaeetus pelagicus*) causes the populations to decline. *Ecol. Modell.* 420: 108877.
- Smith, S.M. 1978. The “Underworld” in a Territorial Sparrow: Adaptive Strategy for Floaters. *Am. Nat.* 112: 571–582.
- Spear, D. & S.L. Chown. 2009. Non-indigenous ungulates as a threat to biodiversity. *J. Zool.* 279: 1–17.
- Strange, I.J. 1996. The striated caracara *Phalcoboenus australis* in the Falkland Islands. Self Published.
- Stubben, C.J. & B.G. Milligan. 2007. Estimating and Analyzing Demographic Models Using the popbio Package in R. *J. Stat. Softw.* 22.
- Tjerberg, M. 1985. Spacing of Golden Eagle *Aquila chrysaetos* nests in relation to nest site and food availability. *Ibis*. 127: 250–255.

Walters, J.R. & V. García. 2016. Red-cockaded woodpeckers: Alternative pathways to breeding success, p. 58–76. In *Cooperative Breeding in Vertebrates: Studies of Ecology, Evolution, and Behavior*.

Wiegand, T. & K.A. Moloney. 2004. Rings, circles, and null-models for point pattern analysis in ecology. *Oikos* 104: 209–229.

Wynne-Edwards, V.C. 1962. *Animal dispersion: in relation to social behaviour*.

CAPÍTULO 4

PATRONES DE PRODUCTIVIDAD EN BAHÍA FRANKLIN

Introducción

La calidad de los sitios de reproducción en animales es heterogénea en el tiempo y el espacio (Hinde 1956, Greenwood 1980). Poder estimar la calidad de los territorios es importante en conservación, ya que los sitios de mejor calidad pueden contribuir desproporcionadamente a las siguientes generaciones (Sergio & Newton 2003). La disposición espacial de las colonias de aves marinas es heterogénea, pero el grado de fidelidad de las aves marinas y la sincronía de su pulso reproductivo hacen que sea un recurso abundante y temporalmente predecible (García-Borboroglu & Boersma 2013). Por lo tanto, desde el punto de vista de un depredador asociado a ese recurso, la frecuencia con la que un sitio es ocupado y la productividad asociada pueden reflejar la calidad de un sitio en particular (Sergio & Newton 2003).

En el carancho austral en Bahía Franklin reportamos previamente que las distancias a la colonia son mayores a las observadas en otras poblaciones, y existe una tendencia a reproducirse en acantilados rocosos con mayor frecuencia que en Malvinas (Balza *et al.* 2017). Anteriormente se sugirió que la distribución de los pingüinos aún explica en gran parte la disposición espacial de las parejas reproductivas de carancho austral (Capítulo 3). Sin embargo, el carancho austral ha sido reportado reproduciéndose en bajas densidades asociado a colonias pequeñas y relativamente alejado de éstas (Clark 1984, Meiburg 2006), por lo que si bien la densidad podría ser menor en zonas alejadas a la colonia de pingüino penacho amarillo, ambas estrategias podrían ser exitosas (Sergio & Newton 2003, López-Sepulcre & Kokko 2005, Ferrer *et al.* 2015). Estas variaciones en la calidad de los sitios podrían tener efectos demográficos. Por ejemplo, en algunas aves la razón de sexos de la nidada está asociada a la disponibilidad de alimento cuando uno de los sexos es más demandante (Vedder *et al.* 2016). Todo esto hace que no sea trivial qué estrategia puede resultar óptima a largo plazo y más difícil aún determinar si los individuos logran explotar condiciones óptimas. El objetivo de este capítulo es analizar el desempeño reproductivo de los sitios de nidificación de carancho austral en Bahía Franklin, y asociar los patrones observados con una posible consecuencia demográfica: la razón de sexos de los pichones.

Hipótesis

Los sitios reproductivos de Bahía Franklin varían en calidad dependiendo de la disponibilidad de alimento, que se asocia principalmente con la disposición espacial de la colonia de pingüinos y con la cercanía de otros territorios de carancho austral. El uso de zonas alejadas de la colonia (i.e., acantilados) no favorecerá el éxito reproductivo porque no hay otra fuente de alimento tan abundante y predecible como las colonias de aves marinas. Por ser mayores en tamaño, los pichones hembra compiten mejor por el alimento de sus padres que los machos y esa diferencia se ve exacerbada con poca disponibilidad de alimento.

Predicciones

i. Los eventos más productivos estarán asociados a mayor disponibilidad de pingüinos. La topografía será importante para explicar la ocupación de sitios, pero no tendrá influencia sobre el éxito reproductivo o la productividad.

ii. Los pichones hembras predominarán en nidadas con un pichón, en las que en general existe reducción de nidada (i.e., mortalidad de algún individuo).

Materiales y métodos

Datos incluidos y definiciones

Para este capítulo, se incluye información sobre los eventos reproductivos de los nidos accesibles en siete temporadas reproductivas entre 2014 y 2020 en Bahía Franklin. Datos completos de reocupación solo estuvieron disponibles para el período 2016-2019; durante 2015 y 2020 solo seis y cuatro sitios fueron visitados respectivamente. Por lo tanto, información sobre éxito reproductivo y productividad solo fue analizada para 2014 y 2016-2019, ya que en esos años se tuvo información sobre todos los sitios.

Un evento de *reocupación* fue definido como la ocupación de un sitio conocido por haber estado activo en alguna temporada previa. Un nido *exitoso* fue definido como aquel que produjo al menos un pichón. La *productividad* fue definida como el número de pichones por nido activo y el *tamaño de nidada* como el número de pichones por nido exitoso (Steenhof & Newton 2007). Cada sitio fue visitado al menos dos veces en la temporada y nunca se observó una discrepancia en el estado de ocupación (i.e., desocupado en la primera visita y ocupado en la segunda o viceversa), lo que hubiera permitido modelar la probabilidad de detección de un sitio ocupado (Hedlin & Franke 2017). Por lo tanto, suponemos que el estado de ocupación de los sitios fue asignado sin error.

En la mayoría de los eventos reproductivos, el desempeño final fue definido a través de observaciones de campo hacia fines de diciembre, cuando los pichones aún estaban completamente asociados al nido. En 19 eventos, sin embargo, estuvo disponible información sobre el estado hacia el final del cuidado tardío (i.e., mediados de enero a marzo), ya sea por visitas posteriores a los sitios o por monitoreo de los nidos con cámaras trampa. Para esos eventos, hubo una correlación positiva entre la cantidad de pichones en diciembre y en enero-marzo (IC 95% del coeficiente de correlación de Pearson: 0.84 - 0.97). Solo hubo dos casos de discrepancias: una subestimación y una sobreestimación. La subestimación fue un nido con huevos en temporada tardía que se supuso fallido y que finalmente produjo un pichón, y la sobreestimación fue un nido con dos pichones en diciembre, pero solo uno en enero. Los datos obtenidos en diciembre, por lo tanto, son considerados representativos del éxito y productividad de los caranchos australes en Bahía Franklin.

En el 30% de los territorios, los caranchos tuvieron hasta cuatro nidos alternativos (i.e., nidos que utilizaron secuencialmente). Estos nidos fueron definidos como integrantes de un mismo territorio y no como territorios diferentes por tres razones. Primero, la distancia entre territorios fue un orden de magnitud mayor que entre nidos dentro de un mismo ‘territorio’ (media entre nidos dentro del territorio: 28 m, usualmente menos de 10 m y en casos extremos hasta 1 m; media entre territorios: 277 m). Segundo, los nidos fueron ocupados secuencialmente, de manera que nunca se observó que dos nidos de un mismo territorio estuvieran activos al mismo tiempo. Tercero, en todos los casos los nidos alternativos estuvieron más cerca entre sí que de otros nidos de otros territorios. Por ejemplo, para el territorio ‘Pau13’, los cuatro nidos encontrados fueron ocupados en la secuencia A-B-C-A-D, y todos ellos estuvieron más cercanos entre sí que respecto a cualquier otro nido activo en toda la serie temporal. Para extraer valores ambientales (ver abajo) se utilizaron distintas ubicaciones geográficas solo cuando los nidos alternativos estuvieron a más de 30 m entre sí (i.e., el tamaño mínimo de celda utilizado, $n=4$ territorios). Se utilizó la identidad del territorio como una forma de considerar tanto la autocorrelación espacial en las características del paisaje analizadas como la posible repetición en la identidad de los individuos reproductivos (Fortin & Dale 2005, Gießelmann *et al.* 2008).

A pesar de que en rapaces las hembras son mayores que los machos, esas diferencias no necesariamente son detectables en pichones en crecimiento. Por lo tanto, realizamos el sexado molecular de los pichones

en colaboración con la Lic. Jimena Lois-Milevicich (IEGEBBA-CONICET) siguiendo el protocolo desarrollado en Lois-Milevicich *et al.* (2021) a partir de muestras de sangre.

Modelado de la productividad por sitios y sexo de los pichones

Anteriormente sugerimos que la cercanía a la colonia de pingüino penacho amarillo podría influir positivamente sobre el éxito reproductivo y la productividad, mientras que la cercanía de otros territorios de carancho austral podría influenciar negativamente dichos parámetros (Balza 2016, Balza *et al.* 2017). Los 195 parches de pingüino penacho amarillo del área de estudio son muy variables en superficie (mediana: 181 m², rango: 1-7019 m²). Ya que no existen estimaciones de densidad para todos los parches (media 1.3 nidos de pingüino/m²), el área de la colonia asociada al territorio podría ser una medida que correlacione con la calidad del sitio. Se utilizaron dos maneras de estimar la disponibilidad de alimento a través del área de la colonia asociada a los caranchos australes. El 95% de los territorios estuvieron a una distancia menor a 170 m de la colonia de pingüinos. La primera forma fue calcular el área de colonia de pingüinos en un radio de 170 m alrededor de cada sitio, como una manera de estimar la disponibilidad local (Figura 4.1). La segunda manera incluyó la ubicación de los otros sitios activos en una determinada temporada, de forma tal de dividir el área de estudio en territorios no superpuestos. Para cada año, se dividió el área de estudio en territorios ‘exclusivos’ utilizando polígonos de Thiessen/Voronoi, que son polígonos dentro de los cuales cualquier punto está más cercano del nido dentro del polígono que de cualquier otro (Figura 4.1). Esta aproximación se ha utilizado en otros casos para especies territoriales en las cuales los sitios no están espaciados uniformemente (Adams 2001). En una revisión de tamaños de territorios en aves, los polígonos de Voronoi estuvieron correlacionados y superpuestos con el espacio efectivamente utilizado por los individuos territoriales, aunque en promedio sobreestimaron el área utilizada (Schlicht *et al.* 2014). *A priori* no tenemos una hipótesis sobre qué variable puede reflejar mejor la disponibilidad de alimento. De aquí en más, el área asociada a los 170 m alrededor del nido será llamada *área local*, y el área definida con los polígonos de Voronoi, *área exclusiva* (Figura 4.1).

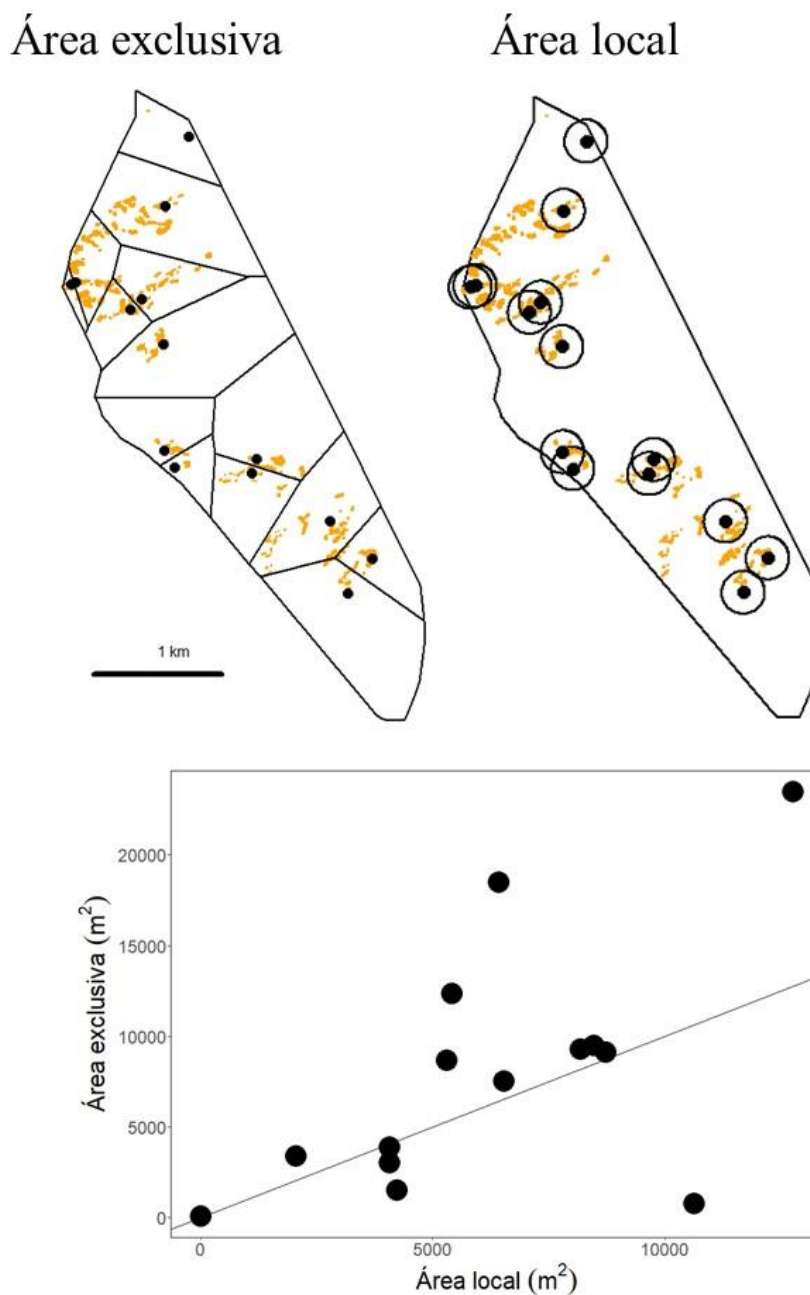


Figura 4.1. Ejemplo para el año 2017 de los dos métodos de estimación de disponibilidad de pingüino penacho amarillo (parches amarillos) por parte de los nidos de carancho austral (puntos negros). Arriba a la izquierda, los polígonos de Voronoi determinan un área de uso exclusivo para cada nido, mientras que, a la derecha, las colonias cercanas son computadas sin importar la ubicación de otros nidos. Abajo se observa la correlación entre las dos métricas, en donde es evidente que el área exclusiva generalmente es mayor al área local (línea negra: área local=área exclusiva).

Se modeló la reocupación, el éxito reproductivo y la productividad en función de la disponibilidad de colonias de pingüino y variables topográficas (pendiente y elevación) con modelos lineales generalizados mixtos con distribución binomial (reocupación, éxito reproductivo) o Poisson (productividad). La reocupación fue modelada con la distancia a la colonia y el área local y no con el área exclusiva, ya que los caranchos australes ocupan los sitios de nidificación entre julio y septiembre, antes de que los pingüinos ocupen las colonias (Balza, datos no publicados), y el área exclusiva es una métrica que depende de la ubicación relativa de los conoespecíficos una vez establecidas todas las parejas. Al poner a prueba la colinealidad entre variables predictoras candidatas, correlación significativa (IC 0.95% del coeficiente de correlación de Pearson) fue encontrada para los siguientes pares de variables: 1) distancia a la colonia más cercana con área local (-0.79, -0.59) y elevación (-0.55, - 0.20); y 2) el área exclusiva con distancia al vecino más cercano (0.27-0.67), elevación (0.15-0.58) y pendiente (-0.52, -0.07). En este último caso, de todas estas variables elegimos utilizar el área exclusiva porque podría describir correctamente el proceso de disponibilidad en función del arreglo espacial de los otros nidos. Por lo tanto, se pusieron a prueba modelos candidatos distintos para cada variable respuesta de manera que variables correlacionadas no formen parte de un mismo modelo (Burnham & Anderson 2002). En todos los casos, la identidad de cada sitio se utilizó como variable aleatoria. Se evaluó el correcto ajuste de los modelos con los parámetros de diagnóstico del paquete DHARMA, y cuando éstos sugirieron que el ajuste no cumplía con los supuestos y sugería ajustes con otra relación (por ejemplo, cuadrática o logarítmica), el modelo original fue reemplazado por el modelo con la variable que cumplía con los supuestos (Hartig 2020). Los modelos fueron separados en dos tipos: aquellos que incluyeron alguna variable asociada a la disponibilidad de pingüinos, por un lado, y un modelo topográfico aditivo con las variables no correlacionadas en otro. La proporción de pichones macho fue modelada en función del tamaño de nidada utilizando un modelo lineales generalizados mixtos con distribución binomial. En todos los casos se utilizó el criterio de información de Akaike corregido por muestras pequeñas (AICc) para clasificar los modelos, y se consideraron modelos que explicaron válidamente las variables respuesta a aquellos con una diferencia menor a 2 en el AICc respecto del mejor modelo (Burnham & Anderson 2002).

Resultados

El modelado contó con datos de 22 sitios de nidificación, 69 casos de reocupación, 51 casos para éxito y productividad y el sexo de 53 pichones. El éxito reproductivo varió entre 0.67 (2018) y 0.84 (2017), la productividad anual varió entre 0.92 pichones/nido (2018) y 1.54 pichones/nido (2017). La tasa de reocupación de los sitios (excluyendo los años con información parcial, 2015 y 2020) fue de entre 0.67 (2017) y 0.92 (2016).

Modelado del desempeño reproductivo

Las tres variables respuesta (reocupación, éxito y productividad) mostraron un único modelo con una diferencia mayor a 2 en el AICc respecto del siguiente, sugiriendo en todos los casos un único mejor modelo para explicar la variación de los datos (Burnham & Anderson 2002).

Para el modelo de reocupación el mejor modelo incluyó únicamente al área local como variable explicatoria. Esta variable explicó el 21% de la variación en reocupación y la identidad de los sitios explicó el 7 % de la variabilidad (Tabla 4.1, Figura 4.2). El mejor modelo de éxito reproductivo también estuvo asociado con el área local, que explicó el 38% de la variación en el éxito reproductivo, mientras que la identidad de sitios explicó el 2 % (Tabla 4.1, Figura 4.2). El modelo nulo fue el que mejor explicó la variación en productividad, y la identidad de sitios explicó el 40% de la variabilidad. El segundo mejor modelo incluyó al área local de colonia y esta variable explicó el 8% de la variabilidad productividad (Tabla 4.1).

Modelo	gl	Log Lik	β_1	β_2	AICc	Delta AICc
Reocupación de sitios						
área local de colonia x β_1	66	-33.0	0.396 ± 0.148*		72.28	0.00
distancia a la colonia x β_1	66	-34.2	-0.016 ± 0.007*		74.77	2.49
Nulo	67	-38.0			80.27	7.99
elevación x β_1 + pendiente x β_2	65	-37.0	0.021 ± 0.018	0.000 ± 0.068	82.65	10.37
Éxito reproductivo						
Área local de colonia ² x β_1	48	-23.0	0.053 ± 0.022*		52.43	0.00
elevación x β_1 + pendiente x β_2	47	-23.6	0.025 ± 0.019	-0.112 ± 0.069	56.14	3.71
Log (área exclusiva de colonia) x β_1	48	-26.4	0.422 ± 0.284		59.32	6.89
Nulo	49	-27.8			59.81	7.37
Productividad						
Nulo	48	-65.2			136.96	0.00
área local de colonia x β_1	47	-65.7	0.096 ± 0.055		140.29	3.33
área exclusiva de colonia x β_1	47	-68.3	0.007 ± 0.018		145.38	8.41
elevación x β_1 + pendiente x β_2	46	-70.3	0.008 ± 0.004	-0.271 ± 0.021	152.03	15.07

Tabla 4.1. Modelos puestos a prueba para reocupación de sitios, éxito reproductivo y productividad, ordenados por AICc decreciente. Se reportan los grados de libertad (gl), el logaritmo de la probabilidad del modelo (LogLik), los valores estimados de los parámetros (β , * $p < 0.05$) y los valores del criterio de Akaike corregido por muestras pequeñas (AICc) y la diferencia con el mejor modelo (Delta AICc).

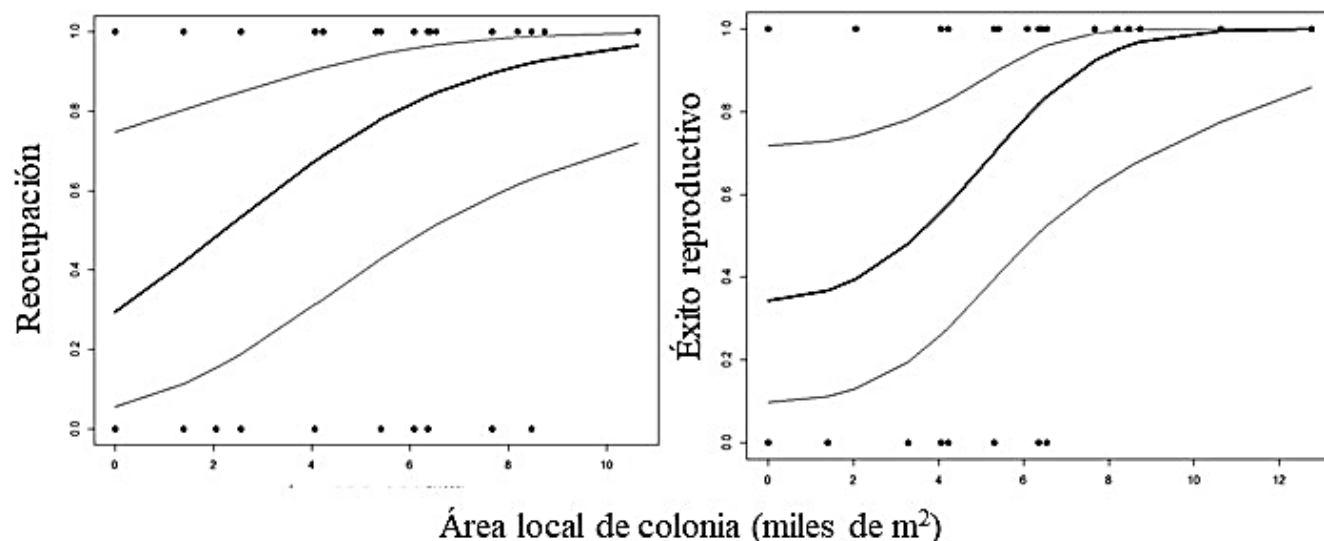


Figura 4.2. Probabilidad de recolonización (izquierda) y de éxito reproductivo (derecha) en función del área local de colonia. En ambos casos se muestran los datos (puntos negros) y la media e intervalo de confianza del 95% para la predicción del mejor modelo.

Sexo de los pichones

La razón de sexos de los pichones en las muestras estuvo sesgada hacia hembras (1.3 hembras/macho). El mejor modelo ajustado indica que la proporción de machos al momento de la emancipación difiere en función del tamaño de la nidada. El mejor modelo predice el 17% de machos en nidadas de un pichón y el 73% de machos en nidadas de tres pichones (Tabla 4.2, Figura 4.3). El modelo explicó el 15% de la variación en la razón de sexos y la identidad del nido no tuvo un grado discernible de explicación en el modelo.

Proporción de machos	df	Log Lik	β_1	β_2	AICc	Delta AICc
Tamaño de nidada x β_1	47	-30.6	$1.14 \pm 0.52^*$		65.4	0.00
Nulo	48	-33.5			69.0	3.57

Tabla 4.2 Modelos puestos a prueba para la proporción de machos en la nidada, ordenados por AICc decreciente. Se reportan los grados de libertad (gl), el logaritmo de la probabilidad del modelo (LogLik), los valores estimados de los parámetros (β , * $p < 0.05$) y los valores del criterio de Akaike corregido por muestras pequeñas (AICc) y la diferencia con el mejor modelo (Delta AICc).

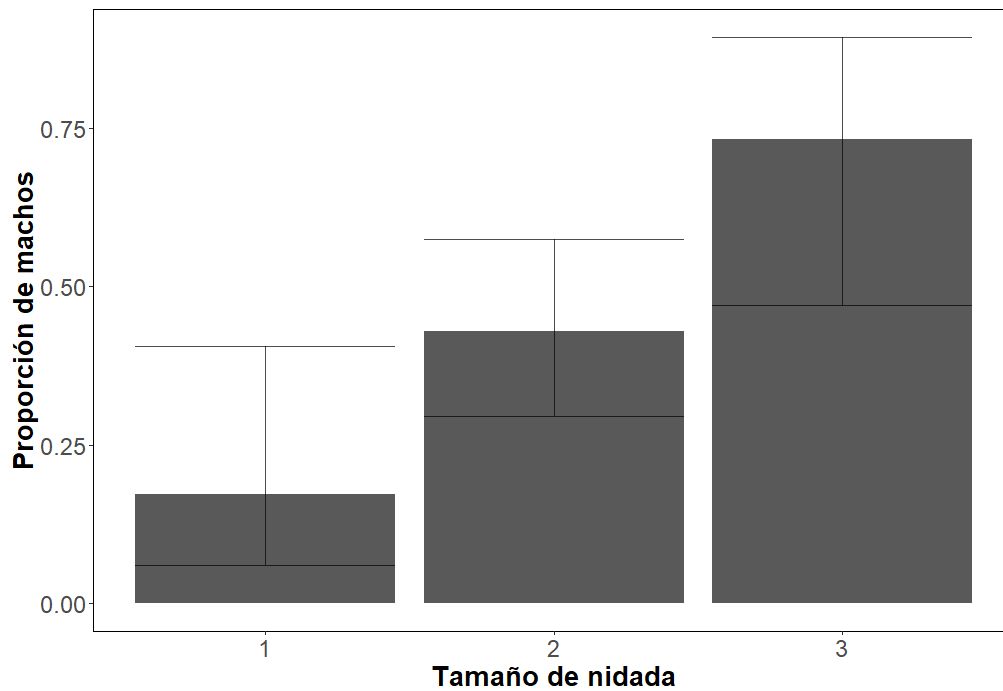


Figura 4.3. Media e intervalo de confianza del 95% predichos del mejor modelo para la proporción de machos en función del tamaño de nidada.

Discusión

En general, los resultados de este capítulo sugieren que la calidad de los sitios podría estar asociada con la disponibilidad de colonias de pingüino penacho amarillo y que eso podría tener una influencia sobre la razón de sexos de los pichones, aunque el efecto relativo de la disponibilidad de alimento no explica una parte relevante de la variación en los parámetros estimados.

La productividad de los sitios de nidificación ha sido asociada con la disponibilidad de alimento en varias rapaces (Margalida *et al.* 2007, Amar *et al.* 2008, Beardsell *et al.* 2016). Más aún, la frecuencia de ocupación de sitios correlaciona con la disponibilidad de alimento y con el éxito reproductivo (Sergio & Newton 2003). Que el área local haya sido mejor para explicar la variación en algunos parámetros reproductivos respecto al área exclusiva podría ser consistente con lo observado previamente (Capítulo 3) de que la territorialidad no es relevante a estas densidades.

La variabilidad no explicada por los modelos indica que hay otros factores no establecidos que pueden ser de gran relevancia para determinar los parámetros reproductivos de esta población. En otras especies se ha identificado que el éxito o fracaso de una temporada está relacionado con la ocupación del sitio en la temporada siguiente (Jiménez-Franco *et al.* 2013, León-Ortega *et al.* 2017, Wilson *et al.* 2018). En este caso, si bien solo tenemos datos de 4 adultos reproductivos marcados, los resultados podrían ser consistentes con esa hipótesis, ya que el éxito reproductivo y la reocupación del sitio estuvieron asociados a la misma variable predictora, y la identidad de los adultos puede verse enmascarada por la identidad del sitio (Zabala & Zuberogitia 2014). Otro factor importante en este proceso podría ser la edad, que es indistinguible en los individuos adultos no marcados; si existe una tendencia de individuos más experimentados a elegir los sitios de mejor calidad, entonces los sitios que se ocupan con menor frecuencia podrían fallar con más frecuencia porque son ocupados por individuos menos experimentados. Esto daría lugar no solo a una menor tasa de ocupación sino también a una mayor variabilidad en el éxito y la productividad de esos sitios.

Mientras que para los sitios no asociados a la colonia (i.e., área local de colonia = 0) se predice un promedio de 29% de probabilidad de ocupación y 34% de éxito reproductivo, en aquellos con más de 0.7 ha de colonia asociada se predice una tasa de ocupación y un éxito reproductivo mayores al 90%. Solo el 27% (i.e., 6 sitios) cumplieron con esta última categoría de éxito, lo que sugiere que los sitios de mejor calidad podrían ser una parte relativamente pequeña de los disponibles. Todos estos sitios fueron registrados como exitosos a lo largo de la serie temporal, y dos de ellos mostraron una ocupación ininterrumpida desde 2014 hasta 2020. Por otro lado, que la ocupación y el éxito reproductivo predichos para nidos alejados de las colonias no sea nulo podría ser consecuente con la abundancia de juveniles (Capítulo 3) en sugerir que existen sitios de nidificación alejados de la colonia que podrían ser relevantes para la dinámica poblacional de Bahía Franklin. Aunque en el capítulo anterior se sugirió que la topografía del área podría explicar la reproducción en zonas alejadas a la colonia, aquí no se encontraron evidencias que apoyen que esa disposición sea ventajosa en términos de éxito reproductivo.

La proporción de machos en una nidada fue predicha por la cantidad de hermanos y hermanas con las que los machos tienen que competir. En particular, solo se observaron nidadas de tres machos y nunca de tres hembras, mientras que, en las nidadas de un solo pichón, las hembras fueron dos veces más frecuentes que los machos.

Sin contar los eventos en los que las nidadas se perdieron por completo o se redujeron por pérdida de huevos, la reducción de nidadas por mortalidad de pichones se encontró en tres casos. En la nidada en la que se redujo de 3 a 2 pichones, hubo finalmente un macho y una hembra. En las dos en las que se redujo de 2 a 1, el pichón sobreviviente fue hembra. Las observaciones de estos casos van en la misma dirección que lo que propone el modelo, es decir, las hembras tienden a dominar en nidadas con reducción, y esto podría estar asociado con una supervivencia diferencial en el período de demanda de alimento. Esta tendencia también se observa a nivel poblacional, en donde la frecuencia de hembras correlaciona negativamente con la productividad anual (-0.38 , $R^2 = 0.71$). Sin embargo, conocer la proporción de sexos al comienzo del evento reproductivo (o, alternativamente, el sexo de los pichones que mueren) sería importante en futuros estudios para entender mejor cómo se da el proceso de reducción de nidada. El mecanismo particular por el cual se podría producir una reducción de nidada que favorezca a las hembras es desconocido para esta especie. Sin embargo, algunos mecanismos registrados en otras especies pueden descartarse. Por ejemplo, en falcónidos (y, al menos en los eventos reproductivos registrados con cámaras trampa en este caso) no se ha observado agresión entre pichones, que es una causa común de reducción de nidada en muchas otras rapaces (Margalida *et al.* 2007). No ha sido estudiada en esta especie la tasa de provisión de alimento, pero es una posibilidad que con la menor asociación a la colonia, la tasa de provisión disminuya a valores que un pichón más pequeño no pueda soportar, y esto ha sido observado al menos en otras aves (e.g., Vedder *et al.* 2016).

La posibilidad de producir tres pichones, aun cuando esos eventos estuvieron asociados a grandes concentraciones de alimento, fue mucho más factible cuando dos o tres de los pichones fueron machos. Podría haber un beneficio en términos de valor reproductivo de producir nidadas sesgadas a hembras cuando las condiciones son desfavorables si fuera cierto que se produce un exceso de machos en los sitios de mejor calidad, pero en este caso los datos no apoyan esa hipótesis. En otras poblaciones de rapaces el 50% de los nidos más exitosos produce el 81-83% de los pichones (Sergio & Newton 2003). En nuestro caso, el 50% de los nidos más exitosos produjo el 70% de los pichones y el 63% de las hembras. A nivel poblacional, el hecho de que los sitios de menor calidad produzcan más hembras que machos no pareciera compensar que producen menos pichones. Sin embargo, en principio una mayor productividad del sitio no necesariamente correlaciona con un mayor valor reproductivo a largo plazo.

Una consecuencia práctica de este estudio es que, al igual que en al menos otros 23 trabajos publicados, la frecuencia de ocupación de los sitios estuvo asociada con la disponibilidad de recurso y con el éxito reproductivo (Sergio & Newton 2003). Realizar monitoreos durante noviembre-diciembre que registren el estado de ocupación de cada uno de los sitios podría utilizarse para estudiar el patrón de ocupación a largo plazo de manera relativamente costo-efectiva y sería representativo del desempeño reproductivo poblacional.

Referencias

- Adams, E.S. 2001. Approaches to the study of the territory size and shape. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 85: 1–35.
- Amar, A., B. Arroyo, E. Meek, S. Redpath & H. Riley. 2008. Influence of habitat on breeding performance of Hen Harriers *Circus cyaneus* in Orkney. *Ibis*. 150: 400–404.
- Balza, U. 2016. Estado de la población reproductora del carancho austral (*Phalacrocorax australis*) en Bahía Franklin, Isla de los Estados: uso de los recursos en un escenario alterado por especies invasoras. Tesis de licenciatura. Universidad de Buenos Aires.
- Balza, U., N.A. Lois & A. Raya-Rey. 2017. Status and Reproductive Outcome of the Breeding Population of Striated Caracaras (*Phalacrocorax australis*) at Franklin Bay, Staten Island, Argentina. *Wilson J. Ornithol.* 129: 890–898.
- Beardsell, A., G. Gauthier, J.F. Therrien & J. Bety. 2016. Nest site characteristics, patterns of nest reuse, and reproductive output in an Arctic-nesting raptor, the Rough-legged Hawk. *Auk* 718–732.
- Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, *Ecological Modelling*. Springer-Verlag New York.
- Clark, R. 1984. Notas sobre aves de Península Mitre, Isla Grande de Tierra del Fuego, Argentina. *Hornero* 12: 212–218.
- Ferrer, M., V. Morandini & I. Newton. 2015. Floater interference reflects territory quality in the Spanish Imperial Eagle *Aquila adalberti*: A test of a density-dependent mechanism. *Ibis*. 157: 849–859.
- Fortin, M.-J. & M.R.T. Dale. 2005. *Spatial analysis: a guide for ecologists*. Cambridge University Press.
- García-Borboroglu, P. & P.D. Boersma. 2013. *Penguins: natural history and conservation*. University of Washington Press.
- Gießelmann, U.C., T. Wiegand, J. Meyer, M. Vogel & R. Brandl. 2008. Spatial distribution of communal nests in a colonial breeding bird: Benefits without costs? *Austral Ecol.* 33: 607–613.
- Greenwood, B.Y.P.J. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Animal Behav.* 28(4): 1140–1162.
- Hartig, F. 2020. DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models. R package version 0.3.3.0.
- Hedlin, E. & A. Franke. 2017. Accounting for imperfect detection in estimates of yearly site occupancy. *Appl. Raptor Ecol. Essentials from Gyrfalcon Res.* 183–206.
- Hinde, A. 1956. The Biological Significance of the Territories of Birds. *Ibis*. 98: 340–369.
- Jiménez-Franco, M. V., J.E. Martínez, I. Pagán & J.F. Calvo. 2013. Factors determining territory fidelity in a migratory forest raptor, the Booted Eagle *Hieraaetus pennatus*. *J. Ornithol.* 154: 311–318.
- León-Ortega, M., M. V. Jiménez-Franco, J.E. Martínez & J.F. Calvo. 2017. Factors influencing territorial occupancy and reproductive success in a Eurasian Eagle-owl (*Bubo bubo*) population. *PLoS One* 12(4): e0175597.

- Lois-Milevicich, J., R.O. Gómez, C.A. Ursino, N.A. Lois & A. de la Colina. 2021. Rapid and Low-Cost Molecular Sexing of a Corvid Songbird Using a Single Protocol with Two Universal Primer Sets. *Ardeola* 68.
- López-Sepulcre, A. & H. Kokko. 2005. Territorial defense, territory size, and population regulation. *Am. Nat.* 166: 317–329.
- Mackenzie, R., O. Vidal, S. Rosenfeld, T. Contador, O. Barroso, B. Goffinet, F. Massardo, P. Arce-johnson, R. Rozzi & R.D. El. 2020. Flora vascular y formaciones vegetacionales en el sitio de estudios socio-ecológicos a largo plazo, isla Gonzalo, archipiélago Diego Ramírez (56° 31' S). Chile. *An. Inst. Pat.* 48: 139–148.
- Margalida, A., L.M. González, R. Sánchez, J. Oria, L. Prada, J. Caldera, A. Aranda & J.I. Molina. 2007. A long-term large-scale study of the breeding biology of the Spanish imperial eagle (*Aquila adalberti*). *J. Ornithol.* 148: 309–322.
- Meiburg, J.A. 2006. The Biogeography of Striated Caracaras *Phalacrocorax australis*. Master of Arts Thesis. The University of Texas at Austin.
- Schlicht, L., M. Valcu & B. Kempenaers. 2014. Thiessen polygons as a model for animal territory estimation. *Ibis*. 156: 215–219.
- Sergio, F. & I.A.N. Newton. 2003. Occupancy as a measure of territory quality. *J. Anim. Ecol.* 72(5): 857-865.
- Steenhof, K. & I. Newton. 2007. Assessing nesting success and productivity, p. 181–193. In *Raptor Research and Management Techniques*. Hancock House Publishers.
- Svagej, W.S. 2019. Brood Reduction in Neotropical Birds: Mechanisms, Patterns, and Insights from Studies in the Imperial Shag (*Phalacrocorax atriceps*). *Behav. Ecol. Neotrop. Birds* 87–102.
- Vedder, O., S. Bouwhuis, P.H. Becker, M. Benito & P.H. Becker. 2016. Male-biased sex allocation in ageing parents; a longitudinal study in a long-lived seabird. *Biol. Lett.* 12: 20160260.
- Wilson, T.L., J.H. Schmidt, B.A. Mangipane, R. Kolstrom & K.K. Bartz. 2018. Nest use dynamics of an undisturbed population of bald eagles. *Ecol. Evol.* 8(15): 7346-7354.
- Zabala, J. & I. Zuberogoitia. 2014. Individual Quality Explains Variation in Reproductive Success Better than Territory Quality in a Long-Lived Territorial Raptor. *PLoS One*, 9(3): e90254.

CAPÍTULO 5

PATRONES DE MOVIMIENTOS A TRAVÉS DEL ANÁLISIS DE REDES

“The central tenet of network ecology is that this level of observation – although less familiar than standard approaches (...) – is ultimately a more accurate reflection of the natural world.

[This approach] is far from entirely robust because a lot of ecological network remains untested... [However], it will (...) keep the amount of hand-waving about ‘complexity’ to a much lower level than at the moment.”

Poisot *et al.* (2016)

Introducción

Los movimientos que realizan los individuos a lo largo de su vida son relevantes para diversos procesos demográficos (Lima & Zollner 1996). Desde el punto de vista del manejo y la conservación, es importante estudiar los movimientos dado que los individuos pueden depender de distintos recursos y áreas en distintas etapas del año o ciclo de vida, con grados de protección y amenazas sitio-específicas (Welbergen *et al.* 2020). A pesar de que la mortalidad suele ser mayor en individuos jóvenes, su mayor movilidad puede ser relevante para la conectividad entre poblaciones, y estudiarlos resulta fundamental para entender las dinámicas poblacionales a largo plazo (Martens *et al.* 2018, Sergio *et al.* 2020).

Entre las causas más invocadas para generar los movimientos individuales está la disponibilidad de alimento, su abundancia, disposición espacio-temporal y predictibilidad (Hilden 1965). Las combinaciones de estos factores para los diferentes recursos pueden definir grados de eficacia en su explotación por parte de los consumidores (Mueller & Fagan 2008). Por ejemplo, cuando los recursos son impredecibles, los movimientos generalmente son de mayor magnitud y menos consistentes entre individuos (Nandintsetseg *et al.* 2016). En cambio, si los recursos son predecibles y están puntualmente distribuidos, los recursos tienden a ser explotados sistemáticamente, y la conectividad de las poblaciones se puede ver limitada (Teitelbaum *et al.* 2020). Sin embargo, la sola disposición espacial de los recursos no explica completamente el movimiento. La variación individual en el uso de los recursos (i.e., diferente respuesta a los mismos recursos) ha sido observada frecuentemente y se puede relacionar con la historia natural de cada especie (Roshier *et al.* 2008). Variaciones en el comportamiento social pueden modificar los movimientos individuales (Reed & Dobson 1993, Dwyer *et al.* 2018) y más aún, la historia individual determina el espacio utilizado por un individuo durante su vida: generalmente los organismos no se mueven al azar por cualquier parte del espacio sino que sus movimientos están sesgados a los alrededores de su área natal (Wynne-Edwards 1962, Davis & Stamps 2004).

En rapaces, si bien la mayor parte de los trabajos se refieren a la población reproductora, las zonas donde se mueven y asientan los juveniles e inmaduros son relevantes para la dinámica de sus poblaciones, e identificarlas puede resultar tan prioritario como la identificación de áreas reproductivas (Morrison & Wood 2009, Sergio *et al.* 2020). En especies no migratorias, los movimientos durante la época no

reproductiva suelen ser de mayor extensión y eso contribuye a aumentar la vulnerabilidad de los individuos (Dwyer *et al.* 2013).

El carancho austral es una especie no migratoria (Bildstein 2004), pero movimientos de menor escala han sido detectados en las poblaciones de Islas Malvinas. En particular, los individuos se mueven desde las zonas donde se concentran las aves marinas a áreas rurales en la temporada no reproductiva, en donde se alimentan de carroña de ganado y aves nativas (Rexer-Huber & Bildstein 2013, Harrington *et al.* 2018). No existe información sobre los movimientos de caranchos australes fuera del archipiélago de las Islas Malvinas. Basados en observaciones anecdóticas, Chebez & Bertonatti (1994) sugirieron que los movimientos estacionales en Isla de los Estados podrían estar asociados a la protección de las inclemencias del tiempo, y que en invierno los individuos se refugiarían en fiordos y costas protegidas. A mediados de marzo los pingüinos penacho amarillo abandonan sus colonias reproductivas y permanecen hasta la siguiente primavera en alta mar (Raya-Rey *et al.* 2007). Por lo tanto, podríamos suponer que la época de presencia de pingüinos y aves marinas representa un pulso de alimento abundante y predecible, propenso de ser explotado y registrado a través de los movimientos individuales (Yang *et al.* 2008). Los patrones de movimiento podrían diferir entonces con respecto a una época sin aves marinas, en donde los recursos se encuentran más dispersos y de forma impredecible. Los ciervos y cabras están aparentemente asociados al sector occidental de la isla (Massoia & Chebez 1993, Borghi *et al.* 2019, Relva *et al.* 2019), pero no existe información actualizada sobre su distribución. En cambio, los lobos marinos, un recurso explotado por los caranchos durante el otoño en Isla Observatorio (Balza *et al.*, en revisión), están aumentando sus poblaciones en la isla luego de la explotación que sufrieron en los últimos tres siglos y las ubicaciones de sus apostaderos se conocen con más precisión (Milano *et al.* 2020a, Milano *et al.* 2020b). El objetivo principal de este capítulo es estudiar los patrones de movimiento del carancho austral en Isla de los Estados, y en esta primera aproximación se describirán los movimientos de una cohorte de pichones recién emancipados desde el punto de vista del análisis de redes complejas.

Hipótesis

Los movimientos que describe la cohorte de pichones 2019/20 se pueden interpretar en forma de una red de sitios interconectados. No todos los sitios son utilizados con la misma frecuencia. En particular, el lugar de partida (i.e., la colonia de pingüinos) es utilizado con mayor frecuencia al principio de la serie temporal, perdiendo importancia a medida que los individuos dejan de depender de sus padres para la obtención de alimento. Luego de la partida de los pingüinos penacho amarillo, los movimientos de los individuos de carancho austral aumentan en magnitud, y en particular podrían asociarse a los apostaderos de lobos marinos, un recurso no disponible en los alrededores del sitio natal pero relativamente predecible y presente durante todo el año en Isla de los Estados. El comportamiento social puede ser relevante y determinar en parte los patrones de movimiento. Los caranchos australes utilizan dormideros comunales nocturnos y sus movimientos están asociados a la asociación con conoespecíficos.

Predicciones

- i. La frecuencia de utilización del sitio natal será menor luego de la partida de los pingüinos penacho amarillo (10 de marzo de 2020) y a partir de entonces se observará una mayor frecuencia de uso de sitios con presencia de lobos marinos.
- ii. La red de sitios exclusivamente nocturnos será de menor extensión que la red de sitios exclusivamente diurnos. Existirá evidencia de dormideros comunales: sitios utilizados por más de un individuo al mismo tiempo durante la noche.

Materiales y métodos

Diez individuos de carancho austral fueron equipados con emisores GPS-satelitales (Alteos 26 g, Xerius Tracking, Francia). Un individuo inmaduro y cuatro adultos fueron capturados en noviembre-diciembre 2017, y cinco pichones de cinco nidos diferentes cerca de emanciparse fueron capturados de sus nidos en enero 2020 (Tabla 5.1, Figura 5.1). El peso de los individuos marcados varió entre 1250 y 1530 g, por lo que el emisor representó entre el 1.7 y el 2.0% del peso de las aves. Debido a la falla en la emisión de datos de los primeros cinco transmisores, solo se obtuvieron datos significativos del segundo grupo, por lo que los resultados presentados se refieren solo a la cohorte de pichones 2019/2020. Teniendo en cuenta los pichones producidos en esa temporada y la proporción de nidos accesibles, la muestra representó alrededor del 24% de los pichones de esa temporada. Los equipos generaron un dato georreferenciado cada 12 horas (a la 01:00 y a las 13:00 hora local), fueron enviados vía satélite cada 28 días y descargados desde la plataforma ARGOS-CLS.

Para estimar el error de los datos obtenidos, se instalaron 5 de ellos a distancias entre sí menores a las del error de fábrica (i.e., 20 m, Xerius Tracking) en la ciudad de Ushuaia (a 200 km del área de estudio), y utilizando un equipo VHF se produjeron 204 datos GPS. El cuartil 95 de la distancia entre pares de puntos fue 205 m, es decir un orden de magnitud mayor al de las especificaciones de fábrica. Este dato será interpretado a partir de ahora como la resolución real de los datos obtenidos. Como covariables, los datos más actualizados de la posición y abundancia de las dos especies de lobos marinos estuvieron disponibles hasta 2012 (Milano *et al.* 2020a, Milano *et al.* 2020b).

Edad	Fecha de inicio	Fecha de fin	Días de transmisión	Datos GPS	Datos nocturnos (%) *
Adulto	27-11-17	-	0	0	-
Adulto	29-11-17	-	0	0	-
Inmaduro	29-11-17	-	0	0	-
Adulto	02-12-17	21-02-18	81	8	38
Adulto	03-12-17	-	0	0	-
Pichón	16-01-20	11-05-20	116	171	37
Pichón	14-01-20	24-05-20	131	220	45
Pichón	14-01-20	15-04-20	92	131	35
Pichón	14-01-20	13-04-20	90	156	44
Pichón	11-01-20	25-11-20	316	242	40
Total	14-01-20	25-11-20		920	

Tabla 5.1. Individuos equipados con transmisores GPS-satelitales y los datos obtenidos para este capítulo. Solo se utilizaron los datos del segundo grupo. *Porcentaje de datos enviados a la 01:00; el valor esperado bajo condiciones ideales es 50%.



Figura 5.1. Instalación de emisores GPS-Satelitales en caracchos australes en Isla de los Estados. a) Emisores previos a la instalación; b) captura de un individuo adulto; c) y d) adulto y pichón respectivamente con equipos instalados.

Análisis de redes

Los movimientos de los individuos están autocorrelacionados espacial y temporalmente, y dependen de complejos comportamientos de los individuos en busca de recursos, del ambiente y son especie-específicos (Hooten *et al.* 2017). Una de las formas de estudiar explícitamente patrones que no son al azar es a través del análisis de redes (Jiang *et al.* 2013). La ecología de redes estudia la estructura y funcionamiento de sistemas ecológicos a distintas escalas desde una perspectiva relacional (Bascompte 2009, Lau *et al.* 2017), interpretando los sistemas como elementos (nodos) que interactúan entre sí a través de conexiones. Los nodos interconectados pueden ser especies que interactúan tróficamente, poblaciones que intercambian propágulos entre sí o, como en el caso del análisis del movimiento, zonas del espacio que están conectadas a otras por movimientos de los individuos. Las características y estructura de la red intentan describir procesos ecológicos. Por ejemplo, la cantidad de conexiones observadas hacia un determinado nodo podría referirse a la fidelidad al sitio o el uso del mismo como centro de información (Jacoby *et al.* 2012). Este enfoque ha sido utilizado en ecología desde hace varias décadas, principalmente para estudios de redes tróficas, conectividad del paisaje y metapoblaciones (Proulx *et al.* 2005). Su aplicación al estudio de movimientos individuales es más reciente (Jacoby *et al.* 2012, Lau *et al.* 2017, Bastille-Rousseau *et al.* 2018). Entre las aplicaciones más interesantes se hallan la

posibilidad de deconstruir el patrón de movimientos en procesos de comportamiento individuales, que es la escala a la que se supone que ocurren las tomas de decisión (Mueller & Fagan 2008, Jacoby & Freeman 2016). Otras aplicaciones incluyen la comparación de redes bajo distintas condiciones o especies, y la identificación de nodos relevantes para la conexión de la red en términos de movimiento de los individuos (de Lima *et al.* 2015, Lédée *et al.* 2016).

En el caso del carancho austral, este enfoque podría ser útil y representativo por dos motivos. En primer lugar, las áreas de ocupación de sitios propuestos (colonias de aves marinas y apostaderos de lobos marinos) tienen una disposición puntual a escala del área de estudio, con grandes concentraciones de alimento en áreas del orden de las decenas de hectáreas. La colonia de pingüino penacho amarillo concentra unas 127.000 parejas reproductores en solo 4 km de costa, y los apostaderos de lobos marinos pueden ser refugio en unos pocos cientos de metros de cientos a miles de individuos (Schiavini *et al.* 2004, Raya Rey *et al.* 2014). En segundo lugar, en los caracaras y otras aves, ciertas zonas pueden funcionar como centros de información o dormitorios comunales, con varias hipótesis asociadas sobre cuáles podrían ser las ventajas, pero en muchos casos no asociadas a alimento de forma directa (Dwyer *et al.* 2018). Para esta especie, se sospecha que existen dormitorios comunales que no se asocian a las colonias, y podría ser relevante generar datos espaciales que permitan conocer las zonas relevantes para los primeros meses de vida. Las redes analizadas fueron construidas para describir el movimiento de los individuos basado en la idea de que el recurso trófico más relevante durante el verano son las colonias de pingüino penacho amarillo, y que, durante la época no reproductiva, cuando éstas son abandonadas por los pingüinos, un recurso alternativo relevante, disponible y para el cual existe información espacialmente explícita son los apostaderos de lobos marinos.

Definición de nodos, conexiones y redes

Los análisis de este capítulo fueron realizados en colaboración con el Dr. Tomás I. Marina (CADIC-CONICET). En primer lugar, se colapsaron los datos a una distancia menor a 205 m (i.e., la resolución de los datos). Luego se definió el nodo ‘colonia de pingüinos’, con todos los datos que estuvieron a menos de 370 m de la colonia (i.e., la distancia máxima de un nido a la colonia, ver Capítulos 3 y 4). Todos los puntos de partida (i.e., nidos de los pichones) formaron parte de este nodo. Finalmente, definimos nodos asociados a colonias de lobos marinos como aquellos a una distancia menor a 1800 m del punto publicado para 2012, de manera de considerar los sitios a escala de las bahías. Las conexiones fueron definidas como la unión entre nodos consecutivos en el tiempo.

Se definieron en total diez redes: la red global (todos los datos), red diurna (solo datos de las 13:00), red nocturna (solo datos de la 01:00), redes antes y después de la partida de los pingüinos penacho amarillo (10-03-2020) y redes para cada individuo. La partida de los pingüinos al mar para su dispersión invernada es un fenómeno extremadamente sincrónico (García-Borboroglu & Boersma 2013). En este caso, se comprobó la fecha de partida a través de 7 cámaras trampa instaladas en el área de estudio (Raya-Rey, datos no publicados). Se utilizaron datos hasta noviembre para tener una mejor descripción de la red, pero solo se analizan las métricas hasta mayo, dado que solo un individuo envió datos entre mayo y noviembre. Todos los análisis fueron realizados en R con el paquete *igraph* (Gábor *et al.* 2016).

Métricas utilizadas

Pueden generarse series muy grande de métricas derivadas de las propiedades emergentes de las redes, pero no todas son biológicamente significativas (Moilanen 2011, Lau *et al.* 2017). Las métricas pueden considerar en su análisis toda la red (métricas globales), subgrupos de nodos, o nodos y/o conexiones individuales (métricas individuales). En nuestro caso, utilizamos una combinación de distintas métricas para interpretar los patrones de movimiento. Las métricas globales utilizadas fueron el número total de nodos, de conexiones y densidad de conexiones. Las métricas individuales fueron el grado de conectividad y la intermediación de cada nodo, haciendo énfasis en el nodo colonia (Tabla 5.2).

Para analizar una posible asociación con lobos marinos, se analizó en primer lugar la cantidad de nodos asociados a lobos utilizados antes y después de la partida de los pingüinos. Luego se computaron la cantidad de pasos mínimos necesarios (i.e., conexiones consecutivas) necesarias para alcanzar cualquier sitio asociado a lobos marinos desde el nodo colonia y se analizó la frecuencia de ocurrencia de esos sitios en función de la cantidad de pasos como una forma de analizar cuáles colonias fueron incorporadas a la red de movimientos.

Métricas	Definición según teoría de redes	Interpretación en redes de movimiento
<i>Globales</i>		
Número de nodos	Número total de nodos de la red.	Sitios utilizados por los individuos en la serie temporal.
Número de conexiones	Número total de conexiones de la red.	Cantidad de movimientos observados entre sitios.
Densidad	Proporción de posibles conexiones efectivamente observadas en la red.	Grado de conectividad de la red.
<i>Individuales</i>		
Grado	Número total de conexiones de cada nodo.	Movimientos observados desde y hacia un nodo particular.
Intermediación	Cantidad de caminos más cortos entre dos nodos cualesquiera de la red que incluyen al nodo en cuestión.	Grado de relevancia de un nodo para la conectividad de toda el área.

Tabla 5.2. Métricas utilizadas para describir las redes de movimientos de los caranchos australes en Isla de los Estados durante 2020.

Resultados

Los datos estuvieron sesgados hacia datos diurnos (i.e., hubo mayor pérdida de información en datos nocturnos, Tabla 5.1). Los movimientos estuvieron restringidos a las áreas costeras de Isla de los Estados e Islas de Año Nuevo (Figura 5.2).

La cantidad de datos para construir la red antes y después de la partida de los pingüinos fue similar (Tabla 5.3). La red post-partida de pingüinos, sin embargo, tuvo cuatro veces más nodos y 3.5 veces más conexiones que la red pre-partida de pingüinos. El nodo colonia disminuyó en importancia relativa luego de la partida de los pingüinos, pero fue en ambos períodos el nodo más relevante, teniendo siempre unas 30 veces más conexiones que la mediana de los nodos y siendo el más relevante en términos de conectividad de toda la red (intermediación, Tabla 5.3, Figura 5.3). Las variaciones individuales fueron relevantes, al punto que el nodo colonia no fue el nodo más relevante para todos los individuos (Figura 5.4, Tabla 5.3).

La red diurna se construyó con un 46% más de datos, pero tuvo 2.5 veces más nodos y conexiones que la nocturna (Tabla 5.3). Fuera del nodo colonia, el nodo #153 fue utilizado por los individuos A y B al mismo tiempo tres noches distintas. Además, otros cuatro nodos nocturnos fueron utilizados por más de un individuo en algún momento, y solo uno de estos cinco estuvo asociado a lobos marinos. Hubo otros 13 nodos nocturnos (el 32% de los disponibles) utilizados por algún individuo más de una vez, en contraste con solo 10 nodos diurnos (el 10% de los nodos disponibles).

Los nodos con presencia de lobos marinos fueron utilizados casi exclusivamente luego de la partida de los pingüinos (un nodo visitado en la red pre-pingüinos vs 32 nodos visitados en la red post-pingüinos). Estos nodos fueron incorporados a la red con mayor frecuencia en relación con la cantidad de pasos mínimos para alcanzarlos desde el nodo colonia (Figuras 5.5 y 5.6).

Red	N (datos GPS)	Nodos	Conexiones	Densidad	Intermediación (mediana) ¹	Intermediación (nodo colonia) ¹	Grado, mediana (% del total) ²	Grado, nodo colonia (% del total) ²
Global	920	123	285	0.02	57	5829	1 (0.4)	60 (21)
Ind A	171	19	46	0.13	3	42*	1 (2)	4 (9) *
Ind B	220	34	67	0.06	32	182*	1 (1)	6 (9) *
Ind C	131	25	40	0.06	8	193	1 (3)	13 (33)
Ind D	156	21	34	0.08	0	132	1 (3)	12 (35)
Ind E	242	56	98	0.003	0	1378	0 (0)	25 (26)
Pre- pingüinos	441	26	64	0.10	57	5829	1 (2)	29 (45)
Post- pingüinos	479	102	221	0.02	85	3271	1 (0.5)	31 (14)
Diurna	547	103	206	0.02	79	4163	1 (0.5)	49 (24)
Nocturna	373	41	93	0.06	47	504	1 (1.1)	10 (11)

Tabla 5.3. Métricas de las redes construidas con datos GPS-satelitales de caranchos australes en Isla de los Estados entre enero y mayo de 2020. Las redes corresponden a todos los datos disponibles (global), las redes globales para cada individuo (Ind A – Ind E), la red previa a la partida de pingüinos (10-03-2020, Pre-pingüinos), la red posterior a la partida de pingüinos (Post-pngüinos), y las redes con datos diurnos (13:00 hs) y nocturnos (01:00 hs). *El nodo colonia fue el segundo y tercero en importancia en medidas de centralidad respectivamente (aunque fue siempre primero en frecuencia de uso).¹ Unidades: número de caminos más cortos entre dos nodos i y j que incluyen al nodo en cuestión. ² Unidades: cantidad de conexiones total que pasan por el nodo en cuestión

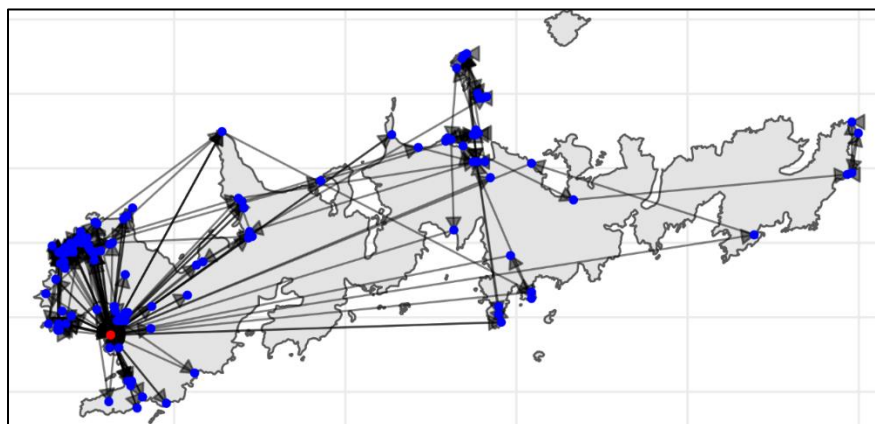


Figura 5.2. Red global para cinco pichones de carancho austral entre enero y noviembre de 2020. En rojo se destaca el nodo colonia.

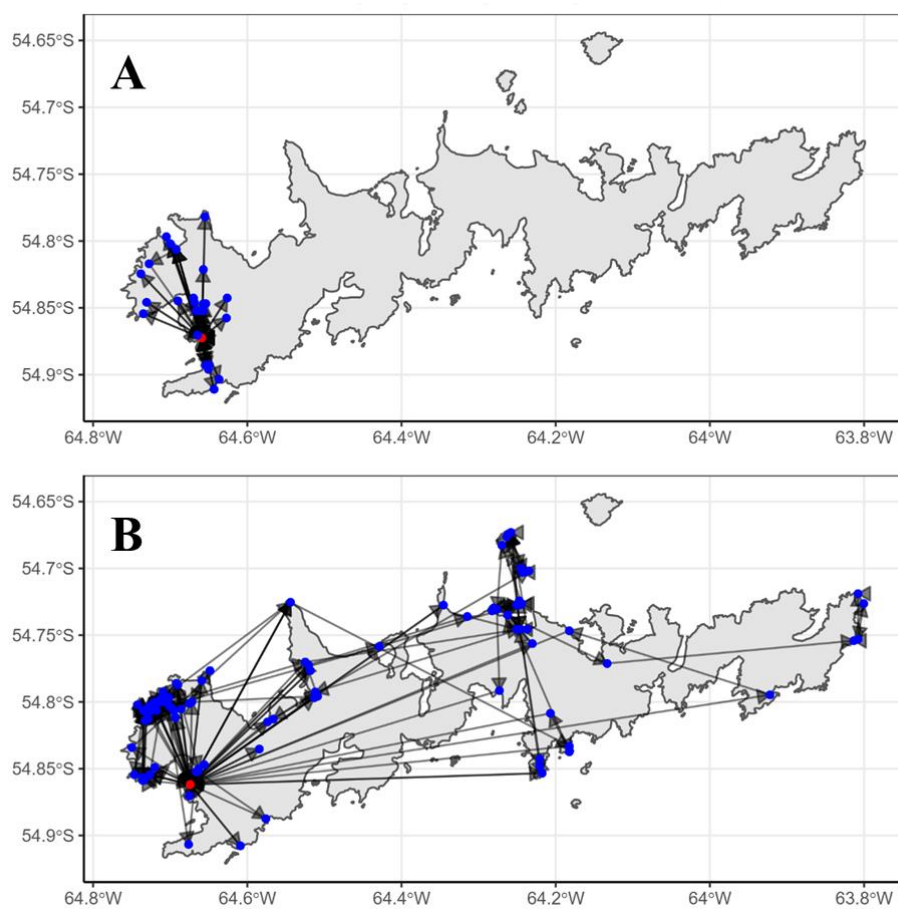


Figura 5.3. Redes antes (A) y después (B) de la partida de los pingüinos penacho amarillo, el 20 de marzo de 2020. En rojo se destaca el nodo colonia.

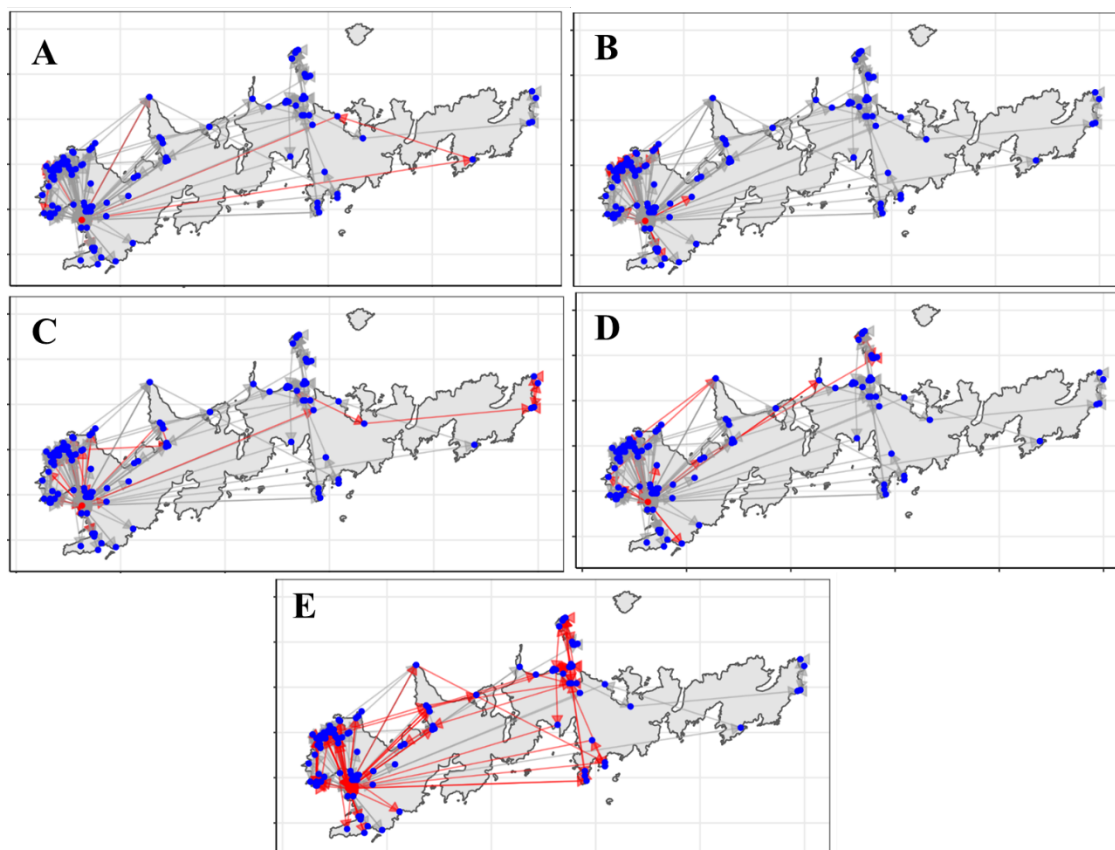


Figura 5.4. Redes globales para cada individuo (A-E, corresponden a los códigos de la Tabla 5.3). En gris se observan las conexiones posibles, generadas a partir de la red global. En rojo, las conexiones efectivamente utilizadas por cada individuo.

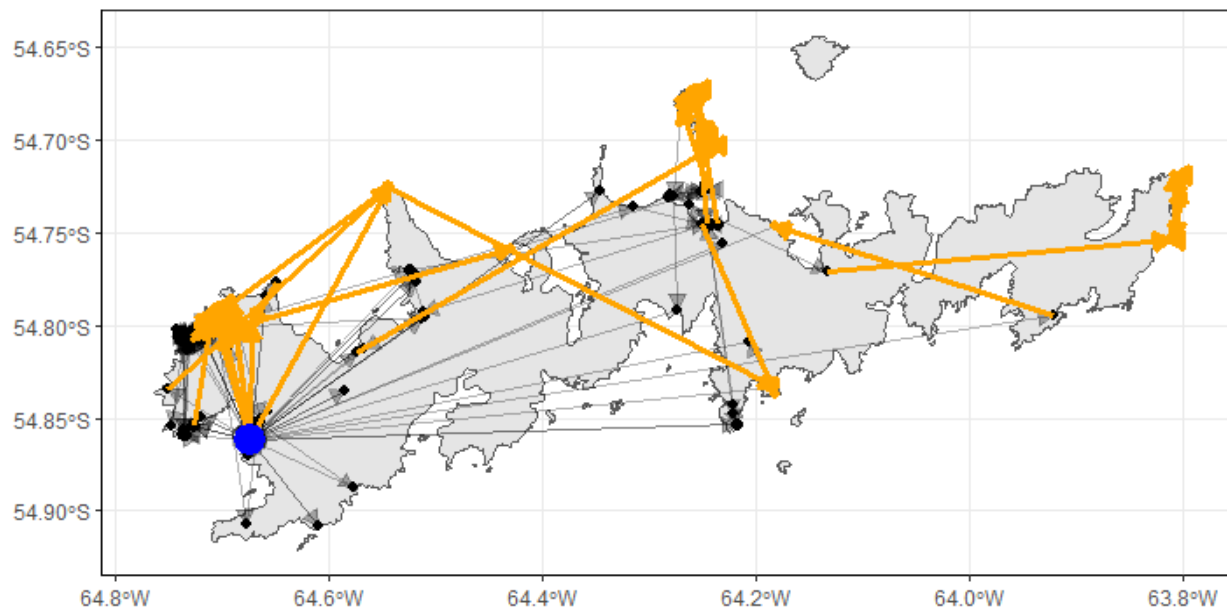


Figura. 5.5 Utilización de sitios con presencia de lobos marinos luego de la partida de los pingüinos penacho amarillo. En gris se observan las conexiones posibles, generadas a partir de la red global. En anaranjado se observan las conexiones que llevan a un sitio con lobos marinos. En azul se destaca el nodo colonia.

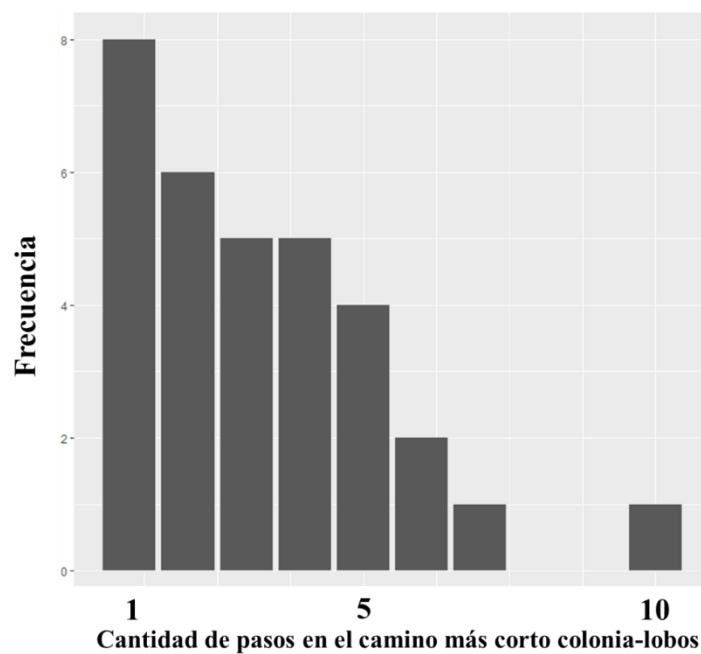


Figura 5.6. Frecuencia observada de los sitios con presencia de lobos marinos en función de la cantidad de pasos necesarios para realizar el camino más corto hacia ellos desde el nodo colonia. Los sitios que están a pocos pasos fueron más comúnmente incorporados a la red.

Discusión

En este primer estudio sobre los movimientos de esta especie fuera de Malvinas, encontramos que el rango de movimientos de una cohorte de pichones estuvo circunscripto a las costas de Islas de los Estados e Islas de Año Nuevo, con un aumento importante en la movilidad luego de la partida de los pingüinos penacho amarillo. Por tratarse de individuos en etapa de independencia de sus padres, sin embargo, el aumento de movilidad producto de los comportamientos de prospección propios de individuos jóvenes y la propuesta inducción de una mayor movilidad debido al pulso de la presencia/ausencia de la colonia de pingüino penacho amarillo están correlacionados. Luego de la independencia de los individuos, la distancia al sitio natal usualmente se incrementa con el tiempo en rapaces (Soutullo *et al.* 2006, Bragin *et al.* 2018, Martens *et al.* 2018), pero la dependencia del área natal puede extenderse durante varios meses (Balotari-Chiebao *et al.* 2016).

La asociación con recursos costeros ha sido descripta para poblaciones de Islas Malvinas de forma anecdótica (Strange 1996, Harrington & Bildstein 2019). En nuestro caso, los ambientes costeros de Isla de los Estados e Islas de Año Nuevo parecen representar las áreas más importantes durante los movimientos de estos individuos al menos durante los primeros meses de vida. Si bien la extensión de la red de movimientos incluye toda el área de la isla, la cohesión de toda esa red depende de Bahía Franklin y la intensidad de uso estuvo desproporcionadamente concentrada en esa zona, posiblemente debido a la influencia del sitio de partida. El nodo colonia controla la información de la red de forma sostenida incluso luego de la partida de los pingüinos al recibir movimientos y funcionar como intermediario entre pasos a las distintas costas. Eso es interesante además porque Bahía Franklin no es un nodo central en términos geográficos. Esta 'inercia' hacia el sitio natal podría tener consecuencias en términos de conectividad poblacional y podría contribuir al proceso por el cual la estructura poblacional en la especie se puede identificar entre islas cercanas entre sí (Capítulo 2). Una posible ventaja adaptativa de volver al sitio natal con frecuencia podría ser disminuir el tiempo de latencia entre el regreso de los pingüinos y el aprovechamiento de los recursos asociados a ellos, lo cual podría ser particularmente importante en individuos *naive* como los estudiados.

Durante el período de ausencia de colonia de pingüinos, se observó que los nodos asociados a colonias de lobos marinos fueron incorporados a la red en función de la cantidad necesaria de pasos para encontrarlos. Esto podría ser un indicador de detectabilidad de las colonias de lobos, que se encuentran principalmente en la zona oriental de la isla (Figura 1.2). Más aún, la cantidad de pasos y no necesariamente la distancia podría ser un buen indicador de la factibilidad de los movimientos de estos individuos, ya que incluye condiciones climáticas, topográficas y experiencia previa (e.g., Santos *et al.* 2020). Los caranchos australes se asocian a los lobos marinos alimentándose de excrementos y carroña (Figura 5.7) y en este caso podría ser que no todos los apostaderos de lobos sean igualmente detectables y propensos de ser explotados por individuos nacidos en Bahía Franklin.



Figura 5.7. Asociación entre caranchos australes y lobos marinos en Bahía Crossley (Isla de los Estados) (a, foto: Amira Salom), e Isla Observatorio (b), ambos en temporada no reproductiva.

En muchas especies animales en general, y en caracaras en particular, la transmisión de información permite encontrar recursos de forma más efectiva (Couzin & Krause 2003, Dwyer *et al.* 2012, 2018). En este caso, encontramos evidencia de potenciales comportamientos sociales en el uso simultáneo de nodos nocturnos, el uso sistemático de otros nodos nocturnos por algunos individuos y, en general, la menor extensión de la red de datos nocturnos. En especies que usan dormitorios comunales (Tabla 5.4), es frecuente observar que hay uno o unos pocos nodos que son desproporcionadamente importantes para la conectividad de la red (Rhodes *et al.* 2006, Fortuna *et al.* 2009). Aunque la colonia siguió siendo el nodo más importante, en el 44% de los demás nodos nocturnos existió evidencia que sugiere el uso de esos sitios de forma sistemática.

Especie	Tamaño del dormitorio (individuos)	Resultados destacados	Fuente
<i>Milvus migrans</i>	Hasta 500	Asociados a grandes concentraciones de alimento y no necesariamente a áreas reproductivas	Forero <i>et al.</i> (2002)
<i>Circus aeruginosus</i>	30	Juveniles tienen mayor éxito de caza en presencia de adultos	Kitowski (2009)
<i>Nyctalus lasiopterus</i>	10-60	Transmisión de enfermedades en nodos con alto grado de centralidad	Fortuna <i>et al.</i> (2009)

Tabla 5.4. Ejemplos de especies que utilizan dormitorios comunales y su importancia en la dinámica ecológica de los sistemas de estudio.

Los datos de potenciales comportamientos sociales podrían ser una subestimación de su ocurrencia por varios motivos. En primer lugar, puede haber individuos inmaduros y/o adultos que formen parte de los dormitorios comunales, como ocurre en otras especies de caracaras (Dwyer *et al.* 2013); en segundo lugar, obtuvimos una menor cantidad de datos nocturnos, el momento en que con mayor probabilidad se pueden detectar estos comportamientos con estos análisis; finalmente, si existen dormitorios en zonas con mucha

cobertura, como en el bosque, esto puede redundar en un sesgo hacia obtener menos información de esos eventos.

Una limitación metodológica de este trabajo es que la resolución temporal y espacial de los datos afecta a la topología de las redes (Bastille-Rousseau *et al.* 2018, Pasquaretta *et al.* 2021). En nuestro caso, la conectividad entre nodos cada 12 horas (y a veces más, pérdida de datos mediante) permite establecer un patrón general de movimiento que puede ser una sobresimplificación del proceso real. La resolución trabajada indica que hay conexiones a escala del paisaje que son más probables que otras, pero la resolución óptima para describir el proceso deseado depende de cada caso particular y no fue evaluada en nuestro estudio (Figura 5.8, Pasquaretta *et al.* 2021).

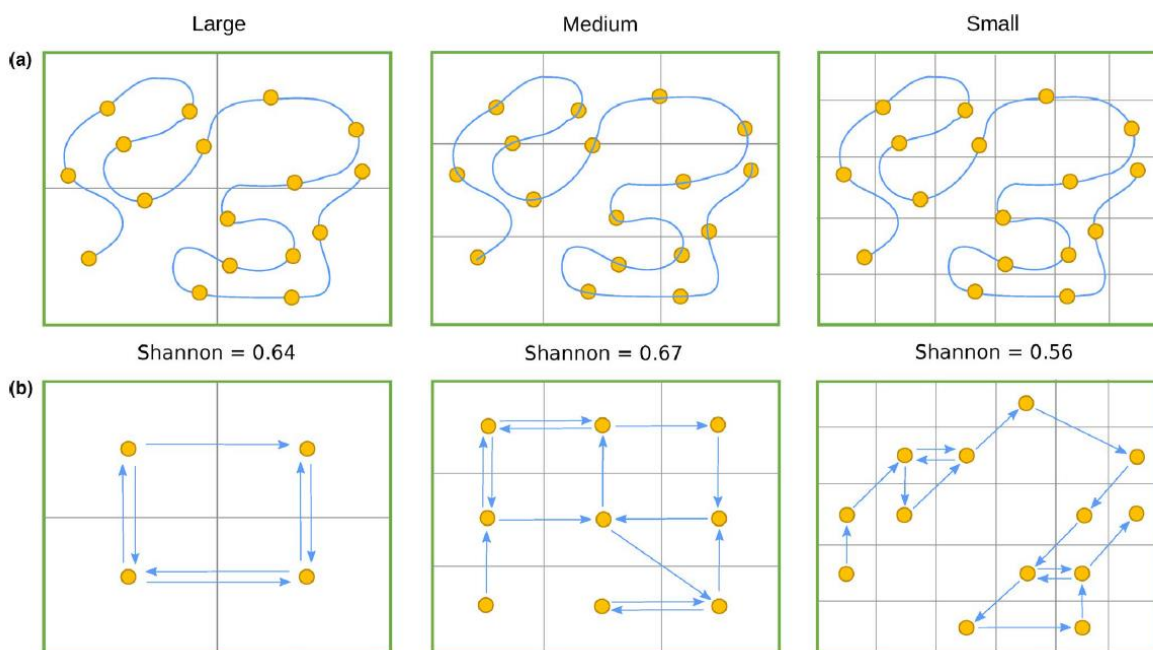


Figura 5.8. El problema de la resolución de la grilla a la hora de transformar datos de posiciones en nodos y conexiones. Algunos puntos son registrados en los caminos recorridos por el individuo (arriba), y dependiendo de la resolución de la grilla elegida (columnas), las redes que se obtienen tienen estructura diferente. Tomado de Pasquaretta *et al.* (2021).

Otra limitación importante de este trabajo es que refiere a una única cohorte, y los movimientos de los individuos pueden variar entre cohortes (Valle *et al.* 2017). Además, recursos fortuitos podrían explicar otra parte de los patrones de movimiento. Por ejemplo, eventos de mortalidad masiva de aves marinas son frecuentes en la costa patagónica pero no han sido estudiados en Isla de los Estados (Morgenthaler *et al.* 2018), muchos mamíferos marinos varan en costas de las islas australes (Alvarado-Rybak *et al.* 2020) y los recursos asociados a la marea pueden presentarse esporádicamente en islas (Stapp & Polis 2003, Yang *et al.* 2008). Cualquiera de estas contingencias podría haber afectado el movimiento de los individuos de esta cohorte de forma indetectable para nuestro análisis.

Los datos obtenidos sobre la variación individual justifican un análisis a esa escala para entender las relaciones tróficas (Capítulo 6), y en el futuro será relevante tener más información sobre los

movimientos de los individuos de esta población, en especial los individuos que se reproducen en Bahía Franklin y que no son observados durante la época no reproductiva en sus territorios (Balza, datos no publicados).

Referencias

- Alvarado-Rybak, M., F. Toro, J. Escobar-Dodero, A.C. Kinsley, M.A. Sepúlveda, J. Capella, C. Azat, G. Cortés-Hinojosa, N. Zimin-Veselkoff & F.O. Mardones. 2020. 50 Years of Cetacean Strandings Reveal a Concerning Rise in Chilean Patagonia. *Sci. Rep.* 10: 1–10.
- Balotari-Chiebao, F., A. Villers, A. Ijäs, O. Ovaskainen, S. Repka & T. Laaksonen. 2016. Post-fledging movements of white-tailed eagles: Conservation implications for wind-energy development. *Ambio* 45: 831–840.
- Bascompte, J. 2009. Disentangling the web of life. *Science*. 325: 416–419.
- Bastille-Rousseau, G., I. Douglas-Hamilton, S. Blake, J.M. Northrup & G. Wittemyer. 2018. Applying network theory to animal movements to identify properties of landscape space use. *Ecol. Appl.* 28: 854–864.
- Bildstein, K.L. 2004. Raptor migration in the Neotropics: patterns, processes and consequences. *Ornitol. Neotrop.* 15: 83–99.
- Borghi, C.E., A.E.J. Valenzuela & M. Kin. 2019. *Capra aegagrus hircus*. In SAyDS–SAREM (Eds.) Categorización 2019 de Los Mamíferos de Argentina Según Su Riesgo de Extinción. Lista Roja de Los Mamíferos de Argentina. Versión Digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Bragin, E.A., S.A. Poessel, M.J. Lanzone & T.E. Katzner. 2018. Post-fledging movements and habitat associations of White-tailed Sea Eagles (*Haliaeetus albicilla*) in Central Asia. *Wilson J. Ornithol.* 130: 784–788.
- Chebez, J.C. & C. Bertonatti. 1994. La avifauna de la Isla de los Estados, Islas de Año Nuevo y Mar circundante. L.O.L.A.
- Couzin, I.D. & J. Krause. 2003. Self-Organization and Collective Behavior in Vertebrates. *Adv. Study Behav.* 32: 1–75.
- Davis, J.M. & J.A. Stamps. 2004. The effect of natal experience on habitat preferences. *Trends Ecol. Evol.* 19: 411–416.
- Dwyer, J.F., J.D. Fraser & J.L. Morrison. 2012. Within-Year Survival of Nonbreeding Crested Caracaras. *Condor* 114: 295–301.
- Dwyer, J.F., J.D. Fraser & J.L. Morrison. 2013. Range sizes and habitat use of non-breeding Crested Caracaras in Florida. *J. F. Ornithol.* 84: 223–233.
- Dwyer, J.F., J.D. Fraser & J.L. Morrison. 2018. Evolution of Communal Roosting: A Social Refuge-Territory Prospecting Hypothesis. *J. Raptor Res.* 52: 407–419.
- Forero, M.G., J.A. Donazar & F. Hiraldo. 2002. Causes and Fitness Consequences of Natal Dispersal in a Population of Black Kites. *Ecology* 83: 858.

- Fortuna, M.A., A.G. Popa-Lisseanu, C. Ibáñez & J. Bascompte. 2009. The roosting spatial network of a bird-predator bat. *Ecology* 90: 934–944.
- Gábor, C., N. Tamás & A. Edoardo M. 2016. *Statistical Network Analysis with igraph*.
- García-Borboroglu, P. & P.D. Boersma. 2013. *Penguins: natural history and conservation*. University of Washington Press.
- Harrington, K.J. & K.L. Bildstein. 2019. Predation of Southern Red Octopus (*Enteroctopus megalocyathus*) by Striated Caracaras (*Phalacrocorax australis*) in the Falkland Islands. *J. Raptor Res.* 53: 220–222.
- Harrington, K.J., S. Pole-Evans, M. Reeves, M. Bechard, M. Bobowski, D.R. Barber, K. Rexer-huber, N. Lecomte & K.L. Bildstein. 2018. Seasonal micro-migration in a farm-island population of striated caracaras (*Phalacrocorax australis*) in the Falkland Islands. *Mov. Ecol.* 6: 1–9.
- Hilden, O. 1965. Habitat selection in birds: A review Olavi Hildén. *Finnish Zool. Bot. Publ. Board* 2: 53–75.
- Hooten, M.B., D.S. Johnson, B.T. McClintock & J.M. Morales. 2017. *Animal movement: Statistical models for telemetry data*. CRC press.
- Jacoby, D.M.P., E.J. Brooks, D.P. Croft & D.W. Sims. 2012. Developing a deeper understanding of animal movements and spatial dynamics through novel application of network analyses. *Methods Ecol. Evol.* 3: 574–583.
- Jacoby, D.M.P. & R. Freeman. 2016. Emerging Network-Based Tools in Movement Ecology. *Trends Ecol. Evol.* 31: 301–314.
- Jiang, R., X. Zhang & M.Q. Zhang. 2013. *A User's Guide to Network Analysis in R*.
- Kitowski, I. 2009. Social learning of hunting skills in juvenile marsh harriers *Circus aeruginosus*. *J. Ethol.* 27: 327–332.
- Lau, M.K., S.R. Borrett, B. Baiser, N.J. Gotelli & A.M. Ellison. 2017. Ecological network metrics: Opportunities for synthesis. *Ecosphere* 8(8): e01900.
- Lédée, E.J.I., M.R. Heupel, A.J. Tobin, A. Mapleston & C.A. Simpfendorfer. 2016. Movement patterns of two carangid species in inshore habitats characterised using network analysis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 553: 219–232.
- de Lima, L.L.F., G. Corso & M.Z. Cardoso. 2015. Application of network theory to mark recapture data allows insights into population structure of two *Heliconius* species. *Netw. Biol.* 5: 43–54.
- Lima, S.L. & P.A. Zollner. 1996. Towards a behavioral ecology of ecological landscapes. *Trends Ecol. Evol.* 11: 131–135.
- Martens, F.R., M.B. Pfeiffer, C.T. Downs & J.A. Venter. 2018. Post-fledging movement and spatial ecology of the endangered Cape Vulture (*Gyps coprotheres*). *J. Ornithol.* 159: 913–922.
- Massoia, E. & J.C. Chebez. 1993. *Mamíferos silvestres del archipiélago fueguino*. L.O.L.A.
- Milano, V.N., M.F. Grandi, A. Carlos, M. Schiavini & E.A. Crespo. 2020. Recovery of South American fur seals from Fuegian Archipelago (Argentina) *Mar. Mam. Sci.* 2020: 1–11.

- Milano, V.N., M.F. Grandi, A.C.M. Schiavini & E.A. Crespo. 2020. Sea lions (*Otaria flavescens*) from the end of the world: insights of a recovery. *Polar Biol.* 43: 695–706.
- Moilanen, A. 2011. On the limitations of graph-theoretic connectivity in spatial ecology and conservation. *J. Appl. Ecol.* 48: 1543–1547.
- Morgenthaler, A., E. Frere, A.R. Rey, C. Torlaschi, P. Cedrola, E. Tiberi, R. Lopez, E. Mendieta, M.L. Carranza, S. Acardi, N. Collm, P. Gandini & A. Millones. 2018. Unusual number of Southern Rockhopper Penguins, *Eudyptes chrysocome*, molting and dying along the Southern Patagonian coast of Argentina: pre-molting dispersion event related to adverse oceanographic conditions? *Polar Biol.* 41: 1041–1047.
- Morrison, J.L. & P.B. Wood. 2009. Broadening our approaches to studying dispersal in raptors. *J. Raptor Res.* 43: 81–89.
- Mueller, T. & W.F. Fagan. 2008. Search and navigation in dynamic environments - From individual behaviors to population distributions. *Oikos* 117: 654–664.
- Nandintsetseg, D., P. Kaczensky, O. Ganbaatar, P. Leimgruber & T. Mueller. 2016. Spatiotemporal habitat dynamics of ungulates in unpredictable environments: The khulan (*Equus hemionus*) in the Mongolian Gobi desert as a case study. *Biol. Conserv.* 204: 313–321.
- Pasquaretta, C., T. Dubois, T. Gomez-Moracho, V.P. Delepouille, G. Le Loc'h, P. Heeb & M. Lihoreau. 2021. Analysis of temporal patterns in animal movement networks. *Methods Ecol. Evol.* 12: 101–113.
- Poisot, T., D.B. Stouffer & S. Kéfi. 2016. Describe, understand and predict: why do we need networks in ecology? *Funct. Ecol.* 30: 1878–1882.
- Proulx, S.R., D.E.L. Promislow & P.C. Phillips. 2005. Network thinking in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 20: 345–353.
- Raya-Rey, A., P. Trathan, K. Pütz & A. Schiavini. 2007. Effect of oceanographic conditions on the winter movements of rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* from Staten Island, Argentina. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 330: 285–295.
- Raya Rey, A., N. Rosciano, M. Liljeström, R. Sáenz Samaniego & A. Schiavini. 2014. Species-specific population trends detected for penguins, gulls and cormorants over 20 years in sub-Antarctic Fuegian Archipelago. *Polar Biol.* 37: 1343–1360.
- Reed, J.M. & A.P. Dobson. 1993. Behavioural constraints and conservation biology: Conspecific attraction and recruitment. *Trends Ecol. Evol.* 8: 253–256.
- Relva, M.A., S. Cirignoli, M. Monteverde, A.E.J. Valenzuela & H. Pastore. 2019. *Cervus elaphus*. In SAyDS–SAREM (Eds.) Categorización 2019 de Los Mamíferos de Argentina Según Su Riesgo de Extinción. Lista Roja de Los Mamíferos de Argentina. Versión Digital: <http://cma.sarem.org.ar>.
- Rexer-Huber, K. & K.L. Bildstein. 2013. Winter diet of striated caracara *Phalacrocorax australis* (Aves, Polyborinae) at a farm settlement on the Falkland Islands. *Polar Biol.* 36: 437–443.
- Rhodes, M., G.W. Wardell-Johnson, M.P. Rhodes & B. Raymond. 2006. Applying network analysis to the conservation of habitat trees in urban environments: A case study from Brisbane, Australia. *Conserv. Biol.* 20: 861–870.

- Roshier, D.A., V.A.J. Doerr & E.D. Doerr. 2008. Animal movement in dynamic landscapes: Interaction between behavioural strategies and resource distributions. *Oecologia* 156: 465–477.
- Santos, C.D., J.P. Silva, A.R. Muñoz, A. Onrubia & M. Wikelski. 2020. The gateway to Africa: What determines sea crossing performance of a migratory soaring bird at the Strait of Gibraltar? *J. Anim. Ecol.* 89: 1317–1328.
- Schiavini, A.C.M., E. a. Crespo & V. Szapkievich. 2004. Status of the population of South American sea lion (*Otaria flavescens* Shaw, 1800) in southern Argentina. *Mamm. Biol. - Zeitschrift für Säugetierkd.* 69: 108–118.
- Sergio, F., G. Tavecchia, J. Blas, A. Tanferna & F. Hiraldo. 2020. Demographic modeling to fine-tune conservation targets: importance of pre-adults for the decline of an endangered raptor. *Ecol. Appl.* 31.
- Soutullo, A., V. Urios, M. Ferrer & S.G. Peñarrubia. 2006. Post-fledging behaviour in Golden Eagles *Aquila chrysaetos*: Onset of juvenile dispersal and progressive distancing from the nest. *Ibis (Lond. 1859)*. 148: 307–312.
- Stapp, P. & G.A. Polis. 2003. Influence of pulsed resources and marine subsidies on insular rodent populations. *Oikos*. 102(1): 111-123.
- Strange, I.J. 1996. The striated caracara *Phalacrocorax australis* in the Falkland Islands. Self Published.
- Teitelbaum, C.S., J. Hepinstall-Cymerman, A. Kidd-Weaver, S.M. Hernandez, S. Altizer & R.J. Hall. 2020. Urban specialization reduces habitat connectivity by a highly mobile wading bird. *Mov. Ecol.* 8: 1–14.
- Valle, D., S. Cvetojevic, E.P. Robertson, B.E. Reichert, H.H. Hochmair & R.J. Fletcher. 2017. Individual Movement Strategies Revealed through Novel Clustering of Emergent Movement Patterns. *Sci. Rep.* 7: 1–12.
- Welbergen, J.A., J. Meade, H.E. Field, D. Edson, L. McMichael, L.P. Shoo, J. Praszczalek, C. Smith & J.M. Martin. 2020. Extreme mobility of the world's largest flying mammals creates key challenges for management and conservation. *BMC Biol.* 18(1): 1-13.
- Wynne-Edwards, V.C. 1962. Animal dispersion in relation to social behaviour. Edinburgh.
- Yang, L.H., J.L. Bastow, K.O. Spence & A.N. Wright. 2008. What can we learn from resource pulses? *Ecology* 89: 621–634.

CAPÍTULO 6

ECOLOGÍA TRÓFICA Y EXPOSICIÓN A MERCURIO

They live on the flesh of dead animals and on marine productions; (...) their whole sustenance must depend on the sea

Charles Darwin, sobre los caranchos australes de Diego Ramírez, 1834

Introducción

La variación individual en los hábitos tróficos puede tener efectos relevantes en la estructura de las comunidades (Des Roches *et al.* 2018) y generar persistencia en las poblaciones (Ducatez *et al.* 2020). Puede estar relacionada con muchos factores, entre ellos dimorfismo sexual, morfología, estadios, fuente de alimento, densidad poblacional, preferencias de hábitat, asociación con subsidios humanos y heterogeneidad espacial (Ebenman & Nilsson 1982, Svanbäck & Persson 2004, Darimont *et al.* 2009, Quevedo *et al.* 2009, Tarroux *et al.* 2012, Newsome *et al.* 2015, Snowberg *et al.* 2015, Pratte *et al.* 2018).

La teoría de forrajeo óptimo ha generado muchas predicciones generales sobre cómo se comportarían individuos moldeados por selección natural (MacArthur & Pianka 1966). Una de las predicciones generales de esa teoría es que los comportamientos de alimentación están influenciados por la competencia intraespecífica. A mayor competencia, ya sea por la densidad de individuos, por la baja disponibilidad de alimento, o ambas, el nicho trófico de la población debe ampliarse (Pyke 1984, Araújo *et al.* 2008). Las predicciones en general son aceptadas como un punto de partida conceptual, y muchas han sido observadas en sistemas relativamente simples, como especies que se alimentan restringidas espacialmente (*central place foraging*) y en sistemas insulares (Perry & Pianka 1997).

Una expansión de la teoría de forrajeo óptimo sostiene que los individuos deben comportarse de acuerdo a sus preferencias intrínsecas, y por lo tanto la competencia intraespecífica tendrá efectos diferentes en función de esas preferencias. En los modelos de *preferencias compartidas* y de *refugio competitivo*, todos los individuos comparten la presa preferida. En el modelo de preferencias compartidas, los individuos de una población comparten además toda la jerarquía de preferencias de presas posibles, mientras que en el de refugio competitivo, los individuos difieren en la preferencia de sus presas alternativas (Svanbäck & Bolnick 2005).

En nuestro caso de estudio, dado que ninguna presa es tan abundante ni predecible como el pingüino penacho amarillo, consideramos que no debería observarse selectividad por otras presas. Por lo tanto, los individuos podrían clasificarse en función de cuán asociados logran estar a los recursos que provee la colonia. Bajo el modelo de preferencias compartidas, un patrón anidado es esperado, con los individuos ‘selectivos’ (i.e., aquellos que logran tener éxito en el consumo de la presa preferida) siendo un

subconjunto del nicho trófico de la población, cuyos límites están definidos por los individuos ‘oportunistas’ (Pires *et al.* 2011).

Las rapaces son un caso interesante para estudiar variaciones individuales en las preferencias tróficas. Tanto el forrajeo como el comportamiento reproductivo están asociados con interacciones antagónicas y jerárquicas entre individuos, que permite clasificar *a priori* individuos oportunistas y selectivos (Newton 1979). Por ejemplo, en la especie de estudio, interacciones de este tipo están descritas tanto intra como interespecíficamente (Dwyer & Cockwell 2011, Autilio *et al.* 2019). En general, durante la temporada reproductiva, los individuos territoriales defienden una zona acotada del espacio y son altamente selectivos en sus preferencias alimenticias (Newton 1979). En contraste, los flotantes tienen rangos de acción mucho menos definidos, menos acceso a los recursos preferidos y menos selectividad en la captura de presas. Esto sería el resultado del comportamiento territorial de los individuos reproductivos, ya que los flotantes se ven atraídos e intentan explotar las áreas de buena calidad, tanto por el alimento como por la posibilidad de la adquisición de un territorio (Newton 1991, Ferrer *et al.* 2015). La mayoría de las rapaces estudiadas son muy flexibles en sus hábitos alimenticios, y explotan desde pulsos temporalmente impredecibles (Therrien *et al.* 2014) hasta presas totalmente novedosas (por ejemplo, mamíferos invasores (Pavez *et al.* 1992, Speziale & Lambertucci 2013, Barbar *et al.* 2016).

En el caso del carancho austral, es esperable que los eventos reproductivos estén asociados a hábitats que incluyan a las colonias de aves marinas (Strange 1996, Catry *et al.* 2008, Balza *et al.* 2017). Los flotantes, aunque podrían verse atraídos a los recursos de las colonias, deberían ser excluidos de aquellas zonas defendidas por parejas territoriales. Sin embargo, dado que se postuló que existen zonas del espacio donde no hay sitios de nidificación disponibles (Capítulo 3), los flotantes podrían tener cierto acceso a los recursos de la colonia. Durante la época no reproductiva y con la ausencia de las colonias de aves marinas, los caranchos australes deben modificar sus comportamientos tróficos (Figura 6.1). Si bien hay indicios de que se alimentan de otras fuentes marinas, como por ejemplo restos traídos por la marea y excrementos de lobos marinos (Strange 1996, Harrington & Bildstein 2019), también hay evidencia en las poblaciones de Islas Malvinas de incorporación de presas terrestres como ganado, aves terrestres e invertebrados (Rexer-Huber & Bildstein 2013, Harrington *et al.* 2021). Por lo tanto, podría ser que en nuestra área de estudio tanto ciervos como cabras se conviertan en esa época en un subsidio relevante, lo que sería importante considerar en el manejo de estas especies exóticas (Balza 2016).

Existe además un riesgo potencial asociado a la incorporación de presas marinas en el área de estudio: las altas concentraciones de mercurio (Hg) observadas en los pingüinos de Isla de los Estados. En un estudio realizado en 26 poblaciones de 10 especies de pingüinos, tanto el pingüino penacho amarillo como el pingüino de Magallanes mostraron valores relativamente altos de mercurio en Isla de los Estados, y en particular el pingüino penacho amarillo mostró valores más altos que los documentados para efectos adversos en pingüinos (5-40 mg/kg, Brasso *et al.* 2015, Ropert-Coudert *et al.* 2019). Los elevados valores de Hg encontrados en este estudio no estuvieron asociados a un mayor nivel trófico de las poblaciones, y los autores propusieron que estos pingüinos se estarían alimentando en una zona de alta disponibilidad natural de Hg en el océano (Brasso *et al.* 2015).

El Hg es un metal pesado ampliamente distribuido en muchos ecosistemas del mundo, y conocido por sus efectos adversos en organismos a nivel individual. Los efectos directos y agudos varían ampliamente entre especies e incluyen mortalidad, comportamientos aberrantes, disminución en respuesta inmune y problemas reproductivos (Scheuhammer 1987, Scheuhammer *et al.* 2007, Seewagen 2010). Las rapaces

pueden mostrar valores relativamente altos de Hg debido a su alimentación en niveles tróficos altos y longevidad, que permiten acumulación crónica de Hg en tejidos durante largos períodos de tiempo (Berg *et al.* 1966, Becker 2003, Lourenço *et al.* 2011, Cristol *et al.* 2012). En particular, rapaces que se alimentan en redes tróficas marinas muestran valores particularmente altos (Driscoll *et al.* 2007). Sin embargo, aún existen áreas del globo para las que no se cuenta con ningún estudio al respecto, como el del sur de Patagonia y el archipiélago fueguino (Seewagen 2010). Tampoco existen muchos trabajos sobre mercurio en otras especies de caranchos; en los únicos dos trabajos publicados se documentaron valores relativamente bajos de Hg en plumas de carancho común (*Caracara plancus*) en Patagonia norte y Brasil respectivamente (Tabla 6.1).

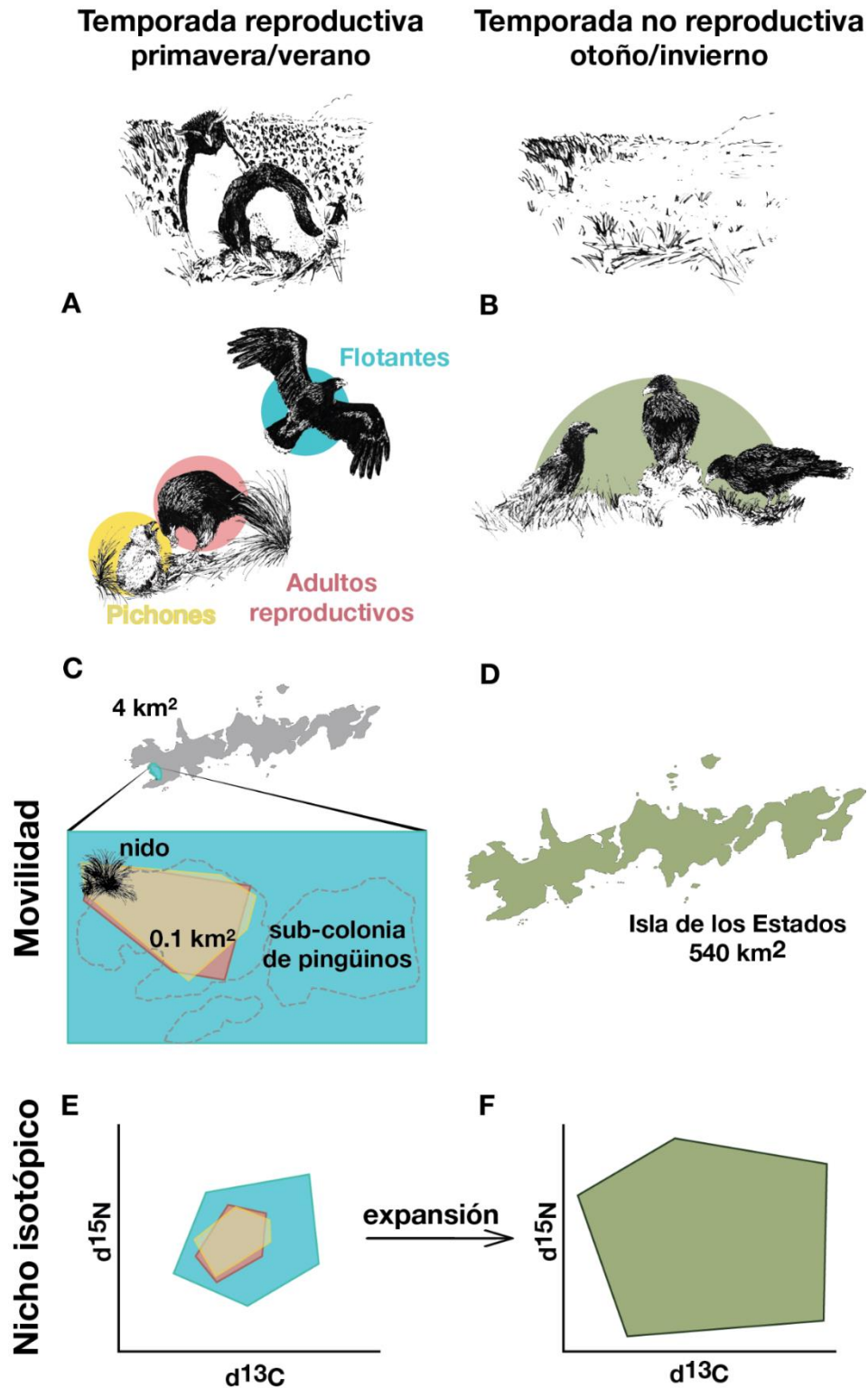


Figura 6.1. Esquema conceptual de este capítulo. Durante la temporada reproductiva existe disponibilidad de productos de las colonias de aves marinas, y los movimientos de los caranchos australes están restringidos principalmente a los límites de la colonia (A, C). Los flotantes, sin embargo, tienen más movilidad que adultos reproductivos y sus pichones, y esto se ve reflejado en el espacio isotópico (trófico) que ocupan (E). Durante la

época no reproductiva, la movilidad los individuos no está restringida (B-D, Capítulo 5), y eso se reflejaría en una expansión del nicho isotópico (F).

Especie	Área de estudio	[Hg]	Fuente
<i>Caracara plancus</i>	Patagonia norte	0.35	Di Marzio <i>et al.</i> (2018)
	Brasil	1.00	Rapôso da Silva <i>et al.</i> (2017)
<i>Eudyptes chrysocome</i>	Islas Malvinas (n= 3 islas)	1.47- 1.57	Lois <i>et al.</i> , datos no publicados
	Isla de los Estados (n= 2 colonias)	5.10- 5.79	Brasso <i>et al.</i> (2015), Lois <i>et al.</i> , datos no publicados
<i>Phalacrocorax australis</i>	Bahía Franklin, Isla de los Estados	26.34	Este estudio

Tabla 6.1. Concentraciones medias de mercurio [Hg] en plumas de aves seleccionadas. En los primeros dos estudios, una especie cercanamente emparentada con la del presente estudio (*C. plancus*) en dos ambientes distintos muestra valores relativamente bajos de [Hg]. En la tercera y cuarta fila, valores de referencia para el pingüino penacho amarillo en dos archipiélagos cercanos en donde se destaca que Isla de los Estados es un lugar de alta disponibilidad de [Hg] desde el punto de vista de un depredador de pingüinos. En la última fila, el valor medio encontrado en este estudio para el carancho austral.

El objetivo de este capítulo es estudiar la ecología trófica de la población de *P. australis* en Bahía Franklin en función de la temporada, el año, la edad y el estado reproductivo de los individuos y determinar el grado de contaminación por mercurio en la población para discutir posibles riesgos asociados.

Hipótesis

La dependencia de los individuos de *P. australis* sobre las colonias de pingüino penacho amarillo es estacional y varía individualmente. Durante la época reproductiva, los individuos se alimentan principalmente de productos de la colonia de pingüinos, pero los adultos reproductivos (y sus pichones) se asocian con mayor intensidad a éstos, mientras que los flotantes, inmaduros y juveniles no tienen un acceso tan importante a las colonias y tienen comportamientos tróficos más variables. En la época no reproductiva los pingüinos no están disponibles y la población como un todo se comporta más variablemente. En ambos casos, la mayor diversidad de comportamientos tróficos se debe a la incorporación de presas menos preferidas, principalmente de origen terrestre y posiblemente con un subsidio importante de carroña de mamíferos invasores. La alta concentración de mercurio (Hg) registrada en los pingüinos de Bahía Franklin, hace que los caranchos australes estén expuestos potencialmente a riesgos asociados a este metal pesado, especialmente durante el pulso estacional de disponibilidad de pingüinos mediante un proceso de bioacumulación.

Predicciones

- i. El nicho isotópico de la población en la época reproductiva será menor y estará contenido dentro del nicho isotópico de la época no reproductiva.
- ii. Durante la época reproductiva, el nicho isotópico de adultos reproductivos y pichones será menor y estará contenido dentro del nicho isotópico de los flotantes.
- iii. La expansión del nicho isotópico estará asociada a la incorporación de presas terrestres. Tanto la población como un todo durante la época no reproductiva, como en los individuos no reproductivos durante la época reproductiva incorporarán en su dieta una mayor proporción de ciervos y cabras en forma de carroña.
- iv. Para la población como un todo, se observarán altos niveles de contaminación por mercurio. Los pichones estarán menos contaminados por alimentarse de presas que no tuvieron tiempo de estar expuestos crónicamente al mercurio.

Materiales y métodos

Recolección y análisis de egagrópilas

El carancho austral es el principal depredador de pichones de los pingüinos penacho amarillo en el área de estudio, pero ningún otro trabajo existe sobre su dieta en Isla de los Estados (Liljeström *et al.* 2008). Para poder realizar una primera caracterización de la dieta de la especie en el área de estudio, y para establecer que ítems presa serían incorporados en modelos de mezcla de isótopos estables (ver abajo), analizamos egagrópilas provenientes de nidos e identificamos los ítems presa. Esta técnica está sesgada a presas que presentan estructuras duras que se conservan a través del tracto digestivo como pelos, plumas y exoesqueletos, y suele estar asociada (como en nuestro caso) a la población reproductora (Redpath *et al.* 2001, Marti *et al.* 2007). Analizamos las egagrópilas recolectadas durante tres años (2014, 2016 y 2017) de acuerdo con referencias estándar para rapaces y para la especie de estudio (Marti *et al.* 2007, Rexer-Huber & Bildstein 2013). Los pelos fueron identificados siguiendo a (Chehébar & Martín 1989), complementado con una colección de referencia propia de muestras de ciervos y cabras del área de estudio. Las plumas, huevos y huesos fueron identificados con una colección de referencia de adultos, pichones y huevos de aves que nidifican en el área de estudio, incluyendo cauquenes y gaviotas.

Muestras de sangre y plumas

Entre 2014 y 2017, se obtuvieron muestras de sangre de la vena braquial o tarsal (~1 ml) de pichones de ~20 días (43 individuos de 17 nidos, 8-10 nidos por año) y de juveniles, inmaduros y adultos durante la época reproductiva y no reproductiva (n= 8 para cada período). Las muestras fueron almacenadas en etanol al 70 %. Debido al bajo éxito y a los sesgos inherentes a las técnicas de captura, también colectamos plumas mudadas en el área de estudio. Las muestras fueron clasificadas según su edad (juveniles y adultos, debido a que obtuvimos pocas muestras de inmaduros), y según su estado reproductivo de acuerdo al lugar en que fueron encontradas. Cuando fueron colectadas de nidos, fueron clasificadas como *adultos reproductivos* (n= 13, una pluma por nido, todos los años agrupados), mientras que cuando fueron colectadas a > 300 m de cualquier nido, como *flotantes* (n= 11-29/año). El valor de 300 m supone que no representa individuos reproductivos a esas distancias por dos razones: primero, el forrajeo de los adultos reproductivos ocurre principalmente en los 200 m alrededor del nido (Balza, datos no publicados); segundo, los flotantes serían mucho más abundantes en el área de estudio (Capítulo 3). Más allá del supuesto de distancia, este tipo de asignación tiene un supuesto crítico que es que los individuos mantuvieron su estatus entre años, ya que en el año x se colectaron las plumas sintetizadas en el año x-1. La muda en el área de estudio fue observada solo en época reproductiva, por lo que suponemos que fueron sintetizadas durante el período del pulso de presencia de aves marinas en la isla. Las muestras utilizadas se resumen en la Tabla 6.2.

Categoría trófica	Tejido	Grupo	n
Selectivo	Sangre	Juveniles, inmaduros y adultos en temporada reproductiva	8
Oportunista		Juveniles, inmaduros y adultos en temporada no reproductiva	8
Selectivo	Plumas del ala	Pichones (nidos)	8-10/año
Selectivo		Adultos reproductivos	13
Oportunista		Flotantes	11-29/año

Tabla 6.2. Muestras utilizadas para realizar análisis de isótopos estables en este capítulo.

Muestras de presas representativas

Para describir la dieta de *P. australis* se realizaron modelos de mezcla de isótopos estables utilizando presas potenciales. Para esto se colectaron muestras de tejido de presas basadas en las registradas en egagrópilas, los restos de presas encontrados en los nidos, trabajos publicados y observaciones de campo (Catry *et al.* 2008, Rexer-Huber & Bildstein 2013). Entre 2017 y 2018, se colectaron muestras de músculo de las distintas presas de redes tróficas marinas y terrestres identificadas (Tabla 6.3). Los mejillones fueron colectados en el intermareal durante la marea baja. Las muestras de aves, ciervos y cabras fueron colectadas de animales muertos recientemente encontradas en las recorridas sistemáticas del área de estudio asociadas a distintos proyectos. Los roedores fueron capturados con trampas Sherman y los insectos con trampas de caída. Las fecas de lobos marinos fueron colectadas mientras eran consumidas por los caranchos australes en la época no reproductiva en Isla Observatorio. Todas las demás muestras fueron colectadas en época reproductiva en Bahía Franklin.

Red trófica	Especie	Tejido	n	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$
Marina	Mejillón (<i>Mytilus edulis</i>)	Músculo	5	10.8 ± 0.6	-14.7 ± 0.3
	Pingiino penacho amarillo (huevo)	Membrana	3	9.6 ± 0.4	-21.4 ± 0.5
	Pingiino penacho amarillo (pichón)	Músculo	11	9.7 ± 2.5	-21.8 ± 1.7
	Pingiino penacho amarillo (adulto)	Músculo	2	8.0	-22.9
	Cormorán imperial (huevo)	Membrana	3	15.7 ± 0.7	-15.1 ± 0.4
	Cormorán imperial (pichón)	Músculo	6	14.8 ± 1.0	-16.8 ± 0.4
	Lobo marino de un pelo	Excrementos	3	15.4 ± 0.8	-18.8 ± 0.8
Terrestre	Ciervo colorado *	Músculo	3	4.6 ± 4.4	-24.9 ± 0.1
	Cabra *	Músculo	1	3.3	-24.7
	Cauquén común (<i>Chloephaga picta</i>)	Músculo	2	12.2	-30.4
	Rata (<i>Rattus rattus</i>) *	Músculo	3	9.5 ± 4.7	-19.8 ± 4.2
	Ratón de Chuanisín	Músculo	3	4.7 ± 2.3	-23.9 ± 2.2
	Coleóptero (<i>Ceroglossus suturalis</i>)	Músculo	6	5.7 ± 5.2	-27.9 ± 0.8

Tabla 6.3. Valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ (‰, media ± DE) en muestras de presas potenciales del carancho austral en Isla de los Estados utilizadas para construir modelos de mezcla de isótopos estables. Con el asterisco se destacan especies exóticas.

Análisis de isótopos estables

La frecuencia relativa de isótopos estables de elementos que solo se pueden incorporar a través de la dieta pueden proveer información sobre la ecología trófica de los organismos, en particular sobre el nivel trófico (Minagawa & Wada 1984) y los tipos de redes tróficas incorporadas (Chisholm & Nelson 1982, Hobson & Clark 1992a). En sentido amplio, el análisis de isótopos estables (AIE) permite estudiar la ecología trófica evitando algunos de los sesgos de los métodos de estudio de dieta tradicionales (Bearhop *et al.* 2004). Por ejemplo, los análisis de modelos de mezcla pueden ser útiles para detectar presas cuya importancia normalmente se subestima, como la carroña. Los valores de isótopos estables en el sistema, sin embargo, no poseen un valor intrínseco sino que dependen enteramente del contexto (Matthews & Mazumder 2004, Phillips *et al.* 2014).

El AIE permite poner a prueba hipótesis de la teoría de forrajeo óptimo por dos razones. En primer lugar, genera información cuantitativa a nivel individual y temporalmente integrada. Por lo tanto, la variación estudiada considera la consistencia temporal a través del tiempo de integración del tejido analizado, y no es meramente una instantánea de la dieta del individuo (Novak & Tinker 2015). En segundo lugar, existen predicciones sobre cómo la variación intraespecífica en el uso de los recursos se debe ver reflejada en cambios en los valores isotópicos de los consumidores (Hammerschlag-Peyer *et al.* 2011).

Las plumas fueron lavadas con una solución 2:1 de cloroformo: metanol para eliminar los lípidos de la superficie y secadas a temperatura ambiente. Las muestras de sangre fueron secadas primero a 60 °C durante 24 horas y luego liofilizadas durante 24 horas más. Unos 0,6 mg de cada muestra fueron colocados en cápsulas de estaño y sometidas a combustión en un analizador Costech ECS4010 acoplado a un espectrómetro de masa de relación de isótopos estables de flujo continuo Thermo - Fisher Delta Plus XP en la Universidad Estatal de Louisiana (LSU, EEUU), en colaboración con el Dr. Michael J. Polito.

Los valores de isótopos estables se normalizaron mediante un sistema de dos puntos con material de referencia de ácido glutámico (USGS - 40 y USGS - 41). La precisión de la medición basada en el material de referencia fue 0.1 ‰ tanto para $\delta^{13}\text{C}$ como para $\delta^{15}\text{N}$. Los valores de isótopos estables se calcularon con la siguiente ecuación y se expresan en notación delta estándar (δ) en unidades por mil (‰):

$$\delta X = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1] \times 1,000$$

Donde δX es $\delta^{13}\text{C}$ o $\delta^{15}\text{N}$ dependiendo del elemento analizado y R corresponde a la razón $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ o $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. Los valores se expresan en relación con un estándar ($R_{\text{estándar}}$), en este caso Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) para $\delta^{13}\text{C}$ y N^2 atmosférico (AIR) para $\delta^{15}\text{N}$.

Dado que algunos procesos fisiológicos tejido-dependientes pueden ser importantes para determinar los valores isotópicos (Hobson & Clark 1992b), los valores obtenidos para los distintos tejidos fueron normalizados para poder realizar comparaciones. En pichones de aves con dietas marinas se ha sido descrito una relación lineal y consistente entre sangre y plumas creciendo al mismo tiempo (Cherel *et al.* 2014), así que utilizamos esa relación para convertir los valores de sangre en valores equivalentes de plumas.

Análisis estadísticos

Analizamos diferencias en la amplitud de nicho isotópico (i.e., el espacio bidimensional ocupado por un grupo) y el grado de solapamiento entre grupos en relación con la edad, el estado reproductivo y los cambios estacionales en la disponibilidad de alimento (Bearhop *et al.* 2004, Newsome *et al.* 2007).

La amplitud de nicho trófico fue cuantificada mediante el tamaño de las elipses calculadas de forma bayesiana usando el paquete SIBER del programa R (Jackson *et al.* 2011, R Core Team 2018). Estas elipses son generadas por iteración y expresan la probabilidad posterior de observar el espacio isotópico bidimensional ocupado por un determinado grupo. Permiten la comparación entre muestras desbalanceadas porque estiman una mayor incerteza cuanto menor es el tamaño muestral (Jackson *et al.* 2011). En cada modelo se utilizaron 10.000 iteraciones de cadenas de Monte Carlo descartándose las primeras 1.000 con valores iniciales. Para comparaciones posteriores, analizamos la probabilidad de que el área ocupada por un grupo sea mayor que la de otro comparando la proporción de elipses posteriores que difirieron entre grupos. Consideramos una proporción ≥ 0.95 una diferencia relevante en la amplitud del nicho trófico. Las variaciones interanuales fueron estudiadas solo para pichones y flotantes, ya que el tamaño de muestra de los adultos reproductivos no fue considerado suficiente.

Para comparar el grado de superposición entre grupos y entre temporadas, estimamos la probabilidad de que un individuo de un grupo esté contenido en la elipse de otro utilizando el paquete nicheROVER (Swanson *et al.* 2015). Los valores de superposición varían de 0 (i.e., no superposición) a 1 (i.e., superposición total). Para poner a prueba la ocurrencia de patrones anidados, buscamos diferencias en los intervalos de credibilidad del 95 % entre grupos recíprocamente. Por ejemplo, apoyar la hipótesis de que el grupo A es un subgrupo del grupo B implicaría asimetría en las estimaciones de superposiciones; es

decir, los individuos del grupo A son más probablemente encontrados dentro de las elipses del grupo B que viceversa.

Modelos de mezcla

Para analizar si alguna parte de la población, especialmente los individuos oportunistas y espacialmente flexibles (i.e., flotantes durante la época reproductiva y toda la población durante la época no reproductiva) pueden estar sustituyendo la falta de acceso a los recursos de la colonia con ítems presa de la red trófica terrestre, construimos modelos bayesianos de mezcla con isótopos estables utilizando el paquete MixSIAR (Stock *et al.* 2018). Los modelos de mezcla pueden ser sensibles al factor de discriminación de cada tejido (i.e., la diferencia tejido-específica entre los valores isotópicos de un depredador respecto del de su presa), y los valores de los consumidores deben estar contenidos en polígonos construidos con las potenciales presas para que los modelos de mezcla funcionen apropiadamente (Bond & Diamond 2011, Phillips *et al.* 2014). Dado que no existen valores de referencia para la especie, utilizamos el método descrito en Smith *et al.* (2013) para simular polígonos construidos con las presas potenciales propuestas utilizando distintos factores de discriminación y evaluar cuál o cuáles serían los más adecuados para describir el sistema. Dependiendo del tipo de tejido y clase de edad, utilizamos hasta cuatro factores de discriminación: de una especie de la misma familia (*Falco peregrinus*, Hobson & Clark 1992b), de una rapaz carroñera (*Gymnogyps californianus*, Kurle *et al.* 2013), de una rapaz subpolar (*Bubo scandiacus*, Therrien *et al.* 2011) y un valor derivado de un meta-análisis utilizando el paquete SIDER (Healy *et al.* 2017) (Tabla 6.4).

Factor de discriminación	Tejido	ΔN (‰ \pm SD)	ΔC (‰ \pm SD)	Fuente
<i>Falco peregrinus</i>	Sangre	3.3 ± 0.4	0.2 ± 0.01	Hobson & Clark (1992b)
	Plumas	2.7 ± 0.5	2.1 ± 0.08	
<i>Bubo scandiacus</i>	Sangre	1.9 ± 0.2	0.3 ± 0.1	Therrien <i>et al.</i> (2011)
<i>Gymnogyps californianus</i>	Sangre (pichones)	1.7 ± 0.1	-0.7 ± 0.1	Kurle <i>et al.</i> (2013)
Metaanálisis	Plumas	3.2 ± 1.3	1.3 ± 1.4	Healy <i>et al.</i> (2017)
	Sangre	1.8 ± 1.3	0.3 ± 1.3	

Tabla 6.4. Factores de discriminación para $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ puestos a prueba para los modelos de mezcla de isótopos estables. ΔN y ΔC representan la diferencia observada en $\delta^{15}N$ y $\delta^{13}C$ respectivamente para el tejido de un consumidor respecto del valor de base de un único tipo de presa.

También es crítico para los modelos de mezcla la elección del punto de partida de los modelos (i.e., las proporciones iniciales de cada tipo de presa a partir de la cual comienzan las iteraciones). Siempre que haya información suficiente, es recomendable utilizar valores iniciales informativos (Phillips *et al.* 2014). Por ejemplo, se puede utilizar una medida independiente de disponibilidad de cada tipo de alimento y eso ha mostrado describir correctamente la dieta en algunos casos (Chiaradia *et al.* 2014). Sin embargo, si los valores iniciales no están basados en un dato independiente (por ejemplo, si están basados en otra técnica de estudio de dieta con sus propios sesgos), los modelos pueden generar resultados no realistas y en ese

caso es preferible utilizar valores iniciales “no informativos” (i.e., igual peso relativo para cada tipo de presa al inicio, Swan *et al.* 2020).

En este caso, utilizamos los resultados de los análisis de egagrópilas para restringir la selección de potenciales presas para adultos reproductivos y pichones, suponiendo que cualquier presa potencialmente importante, incluso siendo subrepresentada por esta técnica, debería aparecer al menos una vez. Luego utilizamos valores iniciales basados en estimaciones de abundancias disponibles para aves marinas (Raya Rey *et al.* 2014) y cauquenes (Raya-Rey, datos no publicados). Los pingüinos penacho amarillo fueron 27 y 85 veces más abundantes que cormoranes y cauquenes en nuestra área de estudio respectivamente, y los valores iniciales fueron del 5 % para cada tipo de presa que tuvo un valor menor, de forma de precautoriamente sub-representar a los pingüinos. Para el modelo de flotantes, al no tener información previa para restringir las potenciales presas, todas las presas que consideramos potencialmente importantes fueron incluidas. Para el modelo de etapa no reproductiva utilizamos valores iniciales “no informativos”. Los valores de ciervos y cabras fueron colapsados en uno (i.e., ungulados introducidos), debido a que solo una muestra fue obtenida de cabras (Tabla 6.5).

Categoría trófica	Modelo (grupo, tejido)	Componente marino	Componente terrestre	Justificación
Selectivo	Pichones, sangre; Adultos reproductivos, plumas del ala	Pingüino penacho amarillo y cormorán imperial	Insectos y cauquén	Solo se incluyeron presas encontradas en egagrópilas (ver Tabla 6.7).
Oportunista	Flotantes, plumas del ala		Insectos, cauquén, ciervo, cabra y roedores	Todas las presas observadas y posiblemente importantes incluidas en los ítems terrestres.
Selectivo	Temporada reproductiva, sangre			

Oportunista	Temporada no reproductiva, sangre	Lobos marinos y mejillones	Ciervo, cabra, insectos y roedores	No hay aves marinas ni cauquenes disponibles durante la época no reproductiva. La asociación con los apostaderos de pinnípedos ha sido citada como una fuente relevante durante el invierno en Islas Malvinas (Strange 1996), y grupos de caranchos australes fueron observados alimentándose de los excrementos de lobos marinos de un pelo en Isla Observatorio, donde las muestras de lobos marinos fueron colectadas. Los bivalvos han sido reportados como presas en otros estudios de la especie (Catry <i>et al.</i> 2008, Rexer-Huber & Bildstein 2013) y, en este caso, aunque disponibles durante todo el año, solo son considerados relevantes en ausencia de las colonias de aves marinas.
--------------------	-----------------------------------	----------------------------	------------------------------------	--

Tabla 6.5. Presas marinas y terrestres incorporadas en los modelos de mezcla de isótopos estables.

Siguiendo a Phillips *et al.* (2014), combinamos *a posteriori* los valores finales en dos tipos distintos de patrones tróficos (marino y terrestre), para distinguir entre las fuentes de las dos redes tróficas. Dado que las firmas marinas y terrestres de cada modelo no fueron necesariamente generadas a partir de igual cantidad de presas, incluso los valores iniciales de los modelos “no informativos” fueron informativos en los modelos de estimación de la importancia de redes tróficas marino-terrestres (Phillips *et al.* 2014). Dependiendo del modelo, el valor inicial de importancia de redes tróficas terrestres varió entre el 9 % y el 67 % (Tabla 6.6). Para el modelo de pichones se utilizó la identidad del nido como factor aleatorio. Cada modelo fue generado a partir de 300.000 iteraciones de Monte Carlo, y se validó su convergencia utilizando dos estadísticos de diagnóstico (Stock *et al.* 2018).

Modelo	Factor de discriminación	Tejido	Valores iniciales	Año	Aporte terrestre inicial (%)	Aporte terrestre final (%, mediana, IC 95%)	DIC	ΔDIC
Temporada reproductiva	SIDER	Sangre	Informativo		21	21 (15-27)	147.95	0.12
	Búho					20 (15-27)	148.07	
Temporada no reproductiva	Búho		No informativo		67	38 (14-84)	100.43	
	SIDER					No convergido		
Adultos reproductivos	Halcón	Plumas	Informativo		9	8 (5-14)	86.62	4.43
	SIDER					8 (5-13)	91.05	
Pichones	Búho	Sangre		2014		10 (6-16)	107.22	
				2016		20 (3-51)		
				2017		13 (4-39)		
	SIDER	2014	No convergido					
		2016						
		2017						
Flotantes	SIDER	Plumas		2014	21	20 (14-26)	220.13	
				2016		23 (8-62)		
				2017		27 (9-63)		
	Halcón	2014	No convergido					
		2016						
		2017						

Tabla 6.6. Resultado de los modelos de mezcla de isótopos estables. Se reportan los modelos utilizados con los factores de discriminación más adecuados en cada caso. Se observan los modelos ordenados según el criterio de información de devianza (DIC, Ando 2010). Los modelos que no mostraron convergencia no fueron tenidos en cuenta. Se reportan los porcentajes de aporte terrestre y el intervalo de credibilidad del 95% para cada caso.

Análisis de mercurio

Las plumas son el principal mecanismo a través del cual las aves excretan mercurio (Renedo *et al.* 2021). Los valores de mercurio de las plumas reflejan la acumulación desde la última muda con importante influencia de exposición reciente, que en nuestro caso correspondería al período de presencia de las colonias de aves marinas (Bearhop *et al.* 2000). Para este análisis se utilizaron muestras colectadas durante diciembre 2016 y mayo 2017. Se incluyen muestras de plumas de ala (n= 26) y rectrices (n= 10). Cuando las muestras fueron obtenidas de territorios activos, solo se utilizó una pluma por cada uno. En este análisis también se incluyen plumas cobertoras de aves capturadas (n= 10) y plumas de ala de tres aves colectadas muertas. Las plumas fueron clasificadas de acuerdo a su edad (adultos y juveniles) y estado reproductivo (adultos reproductivos cuando fueron colectadas en un territorio). En este caso los ‘adultos’ que no fueron clasificados como reproductivos fueron clasificados solamente como ‘adultos’ pero no como flotantes, debido a que algunas muestras fueron colectadas en época no reproductiva.

Las plumas fueron limpiadas con agua deionizada y acetona para remover cualquier depósito exógeno de contaminantes, y secadas a temperatura ambiente por 48 hs. Utilicé para el análisis unos 10 g de las barbas centrales de cada muestra de plumas de ala y cola, y plumas completas en el caso de cobertoras. El análisis de mercurio total se realizó en un detector Nippon MA-3000 en Weber State University (Estados Unidos) en colaboración con la Dra. Rebecka Brasso. Cada corrida estuvo compuesta de 20 muestras y dos muestras de referencia (TORT-3, National Resource Council Canada). El valor medio de recuperación de las

muestras de referencia fue 98.5 % (n= 8), y diferencias significativas en mercurio total de 2.6 %. Las concentraciones de mercurio están expresadas en mg/kg (ppm) de peso fresco.

El tipo de pluma puede ser relevante en la variación intraindividual de algunas especies asociadas al patrón de muda (Dauwe *et al.* 2003, Cristol *et al.* 2012). Estas variables no pudieron ser controladas por el muestreo no invasivo (i.e., una sola muestra por individuo). Por eso, y aunque no era un objetivo, analizamos la variación en mercurio en plumas como una función aditiva de grupos (juveniles, adultos y adultos reproductivos) y el tipo de pluma (ala, rectriz, cobertora). Se utilizaron modelos lineales generalizados con estructura de error gamma y estimando el ajuste de los modelos con el criterio de Akaike corregido por muestras pequeñas (AICc) (Barton 2015, R Core Team 2018). Dado que solo uno de los posibles modelos fue retenido como el que mejor explicaba la variación en los datos (ver *Resultados*), utilicé el coeficiente de ese modelo para estimar los IC de 95 % para el valor medio de mercurio de cada grupo. También utilicé el IC 95 % del modelo nulo para estimar el valor medio de la población.

Resultados

Egagrópilas

Se analizaron 138 egagrópilas provenientes de 19 nidos diferentes (media 4.6 egagrópilas/nido-año, rango: 1-15). Los pingüinos, insectos y huevos fueron los ítems encontrados con mayor frecuencia, y no se registraron restos de mamíferos (Tabla 6.7). Las diez plumas de pingüino que pudieron ser identificadas a nivel específico correspondían a *Eudyptes chrysocome*. El 97 % de los huevos fueron de aves marinas, y el 3% restante de cauquén común.

	Nombre común	Nombre científico	Frecuencia de ocurrencia (%)			
			2014 (8)	2016 (9)	2017 (13)	Total (19)
Aves	Pingüino (adulto)	Spheniscidae	60.4	84.8	76.9	73.2
	Pingüino (pichón)		37.7	8.7	28.2	25.4
	Cauquén (adulto)	<i>Chloephaga picta</i>	1.9	0	5.1	2.2
	Cormorán imperial (adulto)	<i>Leucocarbo atriceps</i>	0	0	2.6	0.7
	Huevo	Aves	22.6	21.7	38.5	26.8
Mamíferos	Cabra	<i>Capra hircus</i>	0	0	0	0
	Ciervo colorado	<i>Cervus elaphus</i>	0	0	0	0
	Rata	<i>Rattus sp.</i>	0	0	0	0
	Ratón de Chuanisín	<i>Abrothrix (Angelomys) xanthorhina</i>	0	0	0	0
Insectos	Escarabajos	Coleoptera (principalmente <i>Ceroglossus suturalis</i>)	71.7	41.3	59.0	58.0
Plantas						
	Gramíneas	<i>Poa sp.</i>	81.1	69.6	76.9	76.1
	Junco	Juncaceae	26.4	34.8	38.5	32.6
	Semillas		0	0	5.1	1.4
Esponjas		Porifera	0	2.2	2.6	1.4
Inorgánico	Sedimentos (5-15 mm)		18.9	37.0	41.0	31.2
	Plástico		0	0	2.6	0.7

Tabla 6.7. Frecuencia de ocurrencia de ítems presa en egagrópilas colectadas en 19 nidos (entre paréntesis nidos para cada año) en Bahía Franklin, Isla de los Estados.

Análisis del nicho isotópico

Se encontraron evidencias de patrones anidados en el nicho isotópico de los distintos grupos, tanto entre temporadas como dentro de la temporada reproductiva. Las estimaciones de superposición en el nicho trófico mostraron que el espacio isotópico de las muestras de la temporada reproductiva estuvo contenido dentro del espacio isotópico de las muestras de la temporada no reproductiva (Figura 6.2 A, Tabla 6.8). Dentro de la temporada reproductiva, el espacio isotópico de los adultos reproductivos y los pichones estuvo contenido dentro del de los flotantes, y no presentaron superposición entre sí (Figura 6.2 B, Tabla 6.8).

La amplitud del nicho trófico fue tres veces más grande durante la temporada no reproductiva ($PP= 0.99$, Figura 6.2 C, Tabla 6.9). Durante la temporada reproductiva, la amplitud de nicho trófico de los flotantes fue casi tres veces más grande que la de los pichones ($PP \sim 1$), y hubo una tendencia a ser mayor que la de los adultos reproductivos ($PP = 0.88$). La amplitud de nicho isotópico de los adultos reproductivos fue mayor a la de los pichones ($PP = 0.95$, Figura 6.2 D, Tabla 6.9).

Las comparaciones interanuales (solo posibles para flotantes y pichones durante la época reproductiva) mostraron en general superposición entre los valores de nicho isotópico (Tabla 6.8). La amplitud de nicho isotópico no fue distinta para los pichones entre años, pero para los flotantes, el 2016 tuvo aproximadamente el doble de área estimada que 2014 y 2017 (Tabla 6.9).

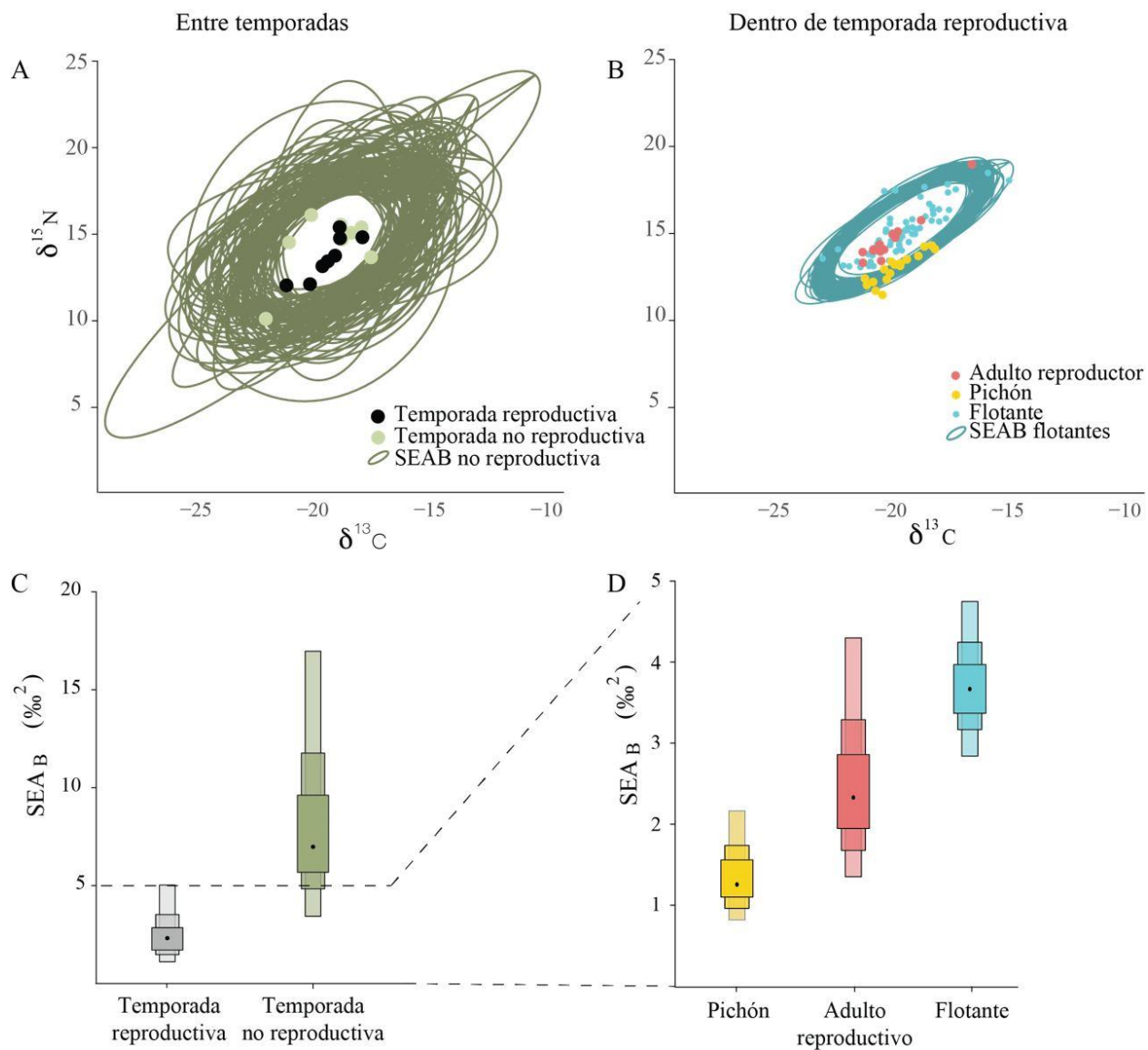


Figura. 6.2. Estimación del nicho isotópico a través de áreas de elipses bayesianas estándar (SEAb, Jackson *et al.* 2011). En A y B, se grafican los datos crudos para todos los grupos y los SEAb para los grupos clasificados *a priori* como oportunistas, de forma de observar el patrón de anidamiento. En C y D, los valores de las áreas (SEAb) estimadas entre temporadas (C) y dentro de la temporada reproductiva (D). Se muestran mediana (puntos negros), rango intercuartílico (cajas de color más fuerte) y 95% del intervalo de credibilidad (cajas de color más débil).

Modelos de mezcla de isótopos estables

Para describir los datos de cada modelo, dos o tres factores de discriminación tróficos resultaron apropiados (Figura 6.3). Sin embargo, a pesar de mostrar diferencias en el ajuste a los datos, el efecto de los diferentes factores de discriminación en las estimaciones de la contribución relativa de cada presa fue casi nulo (Tabla 6.6). Las presas marinas fueron consistentemente las de más importancia en todos los modelos (62-91 % de valor medio estimado). Durante la época no reproductiva, cuando el valor medio

estimado de presas terrestres fue de 38 %, los valores estimados para los ungulados invasores fueron solo el 5 % (IC 95 %: 0-23 %, Figura 6.4).

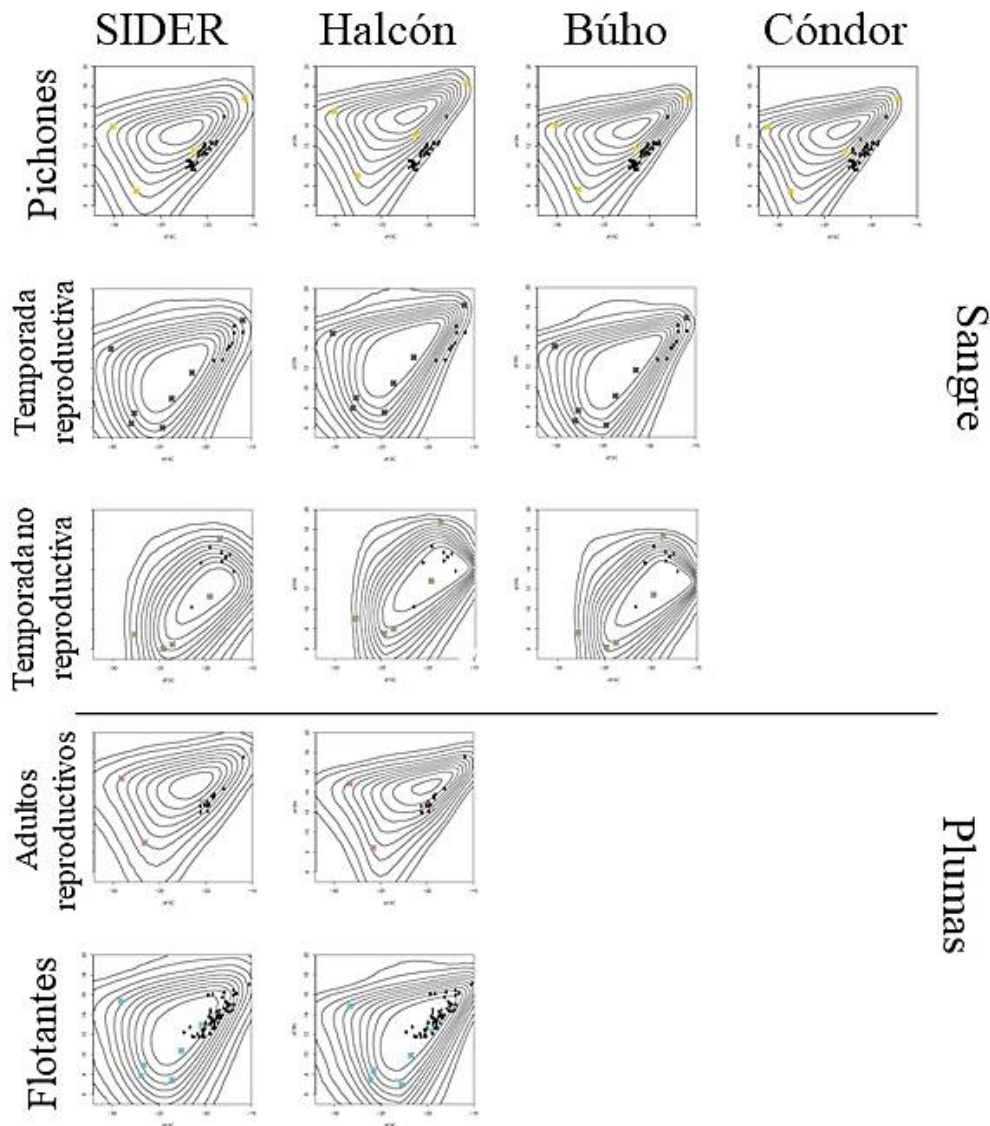


Figura 6.3. Polígonos representando el espacio isotópico generado con las presas y los factores de discriminación (columnas) incluidos en cada modelo (filas). Es necesario que los datos (puntos negros) estén contenidos completamente en los polígonos para que los modelos de mezcla puedan generar predicciones plausibles (Smith *et al.* 2013, Phillips *et al.* 2014). Cada factor de discriminación es tejido-específico (Tabla 6.4) y fue utilizado solamente para las predicciones de esos mismos tejidos de carancho austral. Por ejemplo, los espacios isotópicos generados para el modelo “pichones” con los factores de discriminación “halcón” y “cóndor”, fueron descartados ya que algunos datos no están contenidos en los polígonos.

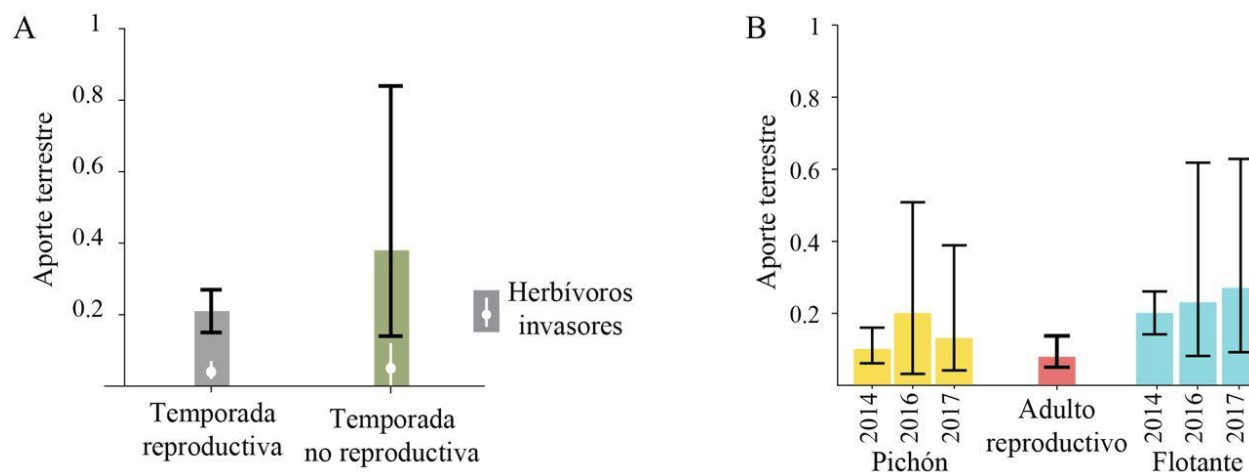


Figura 6.4. Aporte de redes tróficas terrestres a los tejidos de carancho austral estimado para los distintos modelos de mezcla de isótopos estables. En (A) se observa además el aporte de herbívoros invasores (blanco) dentro del aporte terrestre global.

Entre temporadas		A		
B	Reproductiva	No reproductiva		
Reproductiva	-	0.39 (0.19-0.66)		
No reproductiva	0.97 (0.84-1.00)	-		
Temporada reproductiva		A		
B		Pichones	Adulto reproductivo	Flotante
	Pichones	-	0.01 (0.00-0.04)	0.06 (0.02-0.12)
	Adulto reproductivo	0.01 (0.00-0.06)	-	0.50 (0.31-0.72)
	Flotante	0.37 (0.13-0.69)	0.96 (0.79-1.00)	-
Interanual, pichones		A		
B		2014	2016	2017
	2014	-	0.72 (0.31-0.97)	0.37 (0.03-0.87)
	2016	0.71 (0.44-1.00)	-	0.14 (0.00-0.84)
	2017	0.29 (0.02-0.71)	0.09 (0.00-0.35)	-
Interanual, flotantes		A		
B		2014	2016	2017
	2014	-	0.53 (0.22-0.88)	0.73 (0.42-0.96)
	2016	0.88 (0.65-0.99)	-	0.93 (0.81-0.99)
	2017	0.80 (0.48-0.97)	0.72 (0.49-0.86)	-

Tabla 6.8. Media y IC 95% de superposición entre grupos estimada como la probabilidad de que un individuo en el grupo A esté contenido en el nicho isotópico del grupo B

Entre temporadas		A			
B		Reproductiva	No reproductiva		
	Reproductiva	-	0.99		
	No reproductiva	-			
Temporada reproductiva		A			
			Pichones	Adulto reproductivo	Flotante
B		Pichones	-	0.95	0.9998
		Adulto reproductivo	-		0.88
		Flotante	-		
Interanual, pichones		A			
		2014	2016	2017	
B	2014	-	0.40	0.78	
	2016	-		0.22	
	2017	-			
Interanual, flotantes		A			
		2014	2016	2017	
B	2014	-	0.97	0.63	
	2016	-		0.02	
	2017	-			

Tabla 6.9. Probabilidad de que el nicho isotópico del grupo A sea mayor a la del grupo B para cada modelo.

Mercurio

Se analizaron plumas de 30 adultos, 9 adultos reproductivos y 7 juveniles. El mercurio fue detectado en cantidades significativas en todas las muestras. El valor medio estimado para la población fue 26.34 mg/kg (95 % CI: 22.11 – 31.72 mg/kg, rango 0.79 - 85.46 mg/kg). La selección de modelos sugirió un solo mejor modelo que incluyó al grupo como única variable explicativa relevante (Burnham & Anderson 2002) (Tabla 6.10). El tipo de pluma fue retenido en el mejor de los casos en un modelo aditivo junto con el grupo. El mejor modelo explicó el 22 % de la variación en mercurio; los juveniles mostraron valores medios 40 % menores que la media poblacional (IC 95 %: 25 – 77 %, Figura 6.5).

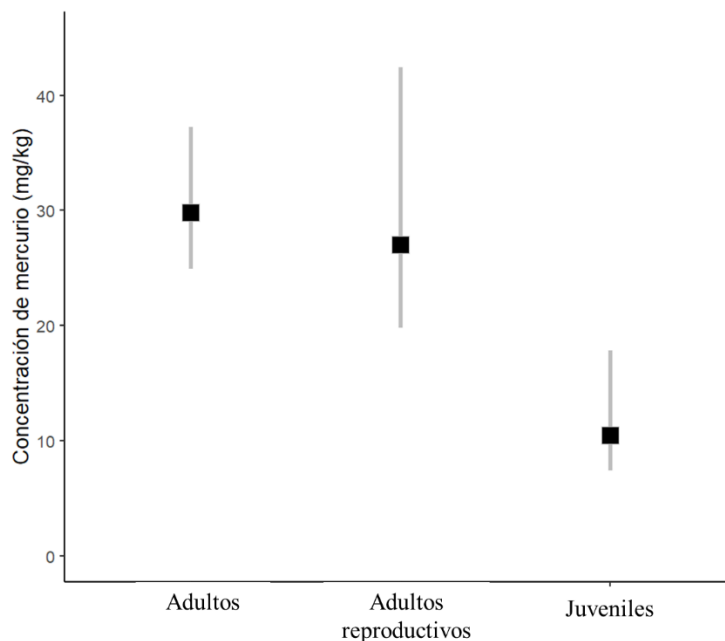


Figura 6.5. Valores predichos de concentración de Hg en plumas de carancho austral en Bahía Franklin en relación con su edad y estado reproductivo. Se informan media e IC 95% del mejor modelo (Tabla 6.10)

Modelo	gl	LogLik	AICc	Delta AICc
Grupo	4	-183.86	376.7	0.00
Grupo + Tipo de pluma	6	-182.68	381.5	4.81
Nulo	2	-189.98	384.2	7.54
Tipo de pluma	4	-188.08	386.7	10.04

Tabla 6.10. Modelos lineales generalizados puestos a prueba para la concentración de Hg en plumas de carancho austral. Se muestran ordenados según el criterio de Akaike corregido por muestras pequeñas (AICc). Las columnas representan los grados de libertad consumidos por el modelo (df), el logaritmo de la probabilidad del modelo (LogLik) y la diferencia en AICc respecto del mejor modelo (Delta AICc).

Discusión

Los resultados obtenidos en este capítulo sugieren por un lado que los caranchos australes presentan un nicho trófico dinámico asociado con restricciones de movilidad y pulsos de abundancia de aves marinas; y por el otro, que la alta dependencia durante todo el año y para todos los individuos de las redes tróficas marinas podría explicar valores relativamente altos de concentraciones de mercurio en plumas.

Ecología trófica del carancho austral

El nicho trófico de *P. australis*, inferido a través del nicho isotópico, es variable a través del tiempo y para los diferentes individuos. En particular, grupos identificados *a priori* como oportunistas (i.e., flotantes durante la temporada reproductiva e individuos en la temporada no reproductiva en general) mostraron mayores diferencias entre individuos. Esto sugiere que esta población estaría compuesta de especialistas facultativos, cuyo nivel de especialización puede variar dependiendo de la disponibilidad de aves marinas y el estado reproductivo. Los modelos de mezcla sugieren que la mayor amplitud de nicho isotópico encontrada para individuos oportunistas no está relacionada necesariamente con una mayor incorporación de presas terrestres. Dado que estas aves no pueden alimentarse directamente en el mar, los recursos alóctonos que llegan al ambiente marino asociados por las mareas y de las especies de aves y mamíferos marinos que permanecen en el área durante todo el año podrían ser un recurso importante para esta población. Los valores estimados de aporte de ciervos y cabras, que nunca excedieron el 5 % de la importancia media, junto con los análisis de egagrópilas y las observaciones de campo no apoyan la idea de que estas especies representen un importante subsidio alimenticio para los caranchos australes en esta población.

La variación en los hábitos tróficos como respuesta a cambios en disponibilidad de presas ha sido documentado en otras rapaces (Moleón *et al.* 2012, Nadjafzadeh *et al.* 2016). En Patagonia continental, existen registros de depredadores incorporando en sus redes tróficas a las especies domésticas y exóticas invasoras, modificando sustancialmente el rol de las presas nativas en el ecosistema (Novaro *et al.* 2000). La carroña de los pinnípedos es un recurso relativamente predecible porque los apostaderos se suelen mantener durante todo el año (Quaggiotto *et al.* 2018), pero sin embargo carroñeros obligados como el cóndor andino (*Vultur gryphus*) también han dejado de interactuar con recursos marinos en la mayor parte de su distribución (Lambertucci *et al.* 2018). En este caso, podría ser que la interacción del carancho austral con el ambiente marino y en particular con los apostaderos de lobos marinos no se haya visto aun alterada por la invasión de especies exóticas invasoras, al menos para la población de Bahía Franklin.

Los resultados son en general consistentes con el modelo de preferencias compartidas, pero al menos se pueden discutir otras dos explicaciones alternativas. En primer lugar, los diferentes individuos podrían tener diferentes dietas óptimas, y podría ser que no todas estén asociadas necesariamente a la colonia de pingüinos. Por ejemplo, los juveniles e inmaduros podrían reducir la competencia con conoespecíficos si la supervivencia no se viera afectada por alimentarse de presas alternativas. En la descripción de los modelos (Svanbäck & Bolnick 2005), las diferentes habilidades para manipular presas es la principal característica asociada a diferentes nichos óptimos, y los caranchos australes jóvenes no son dominantes alrededor de la carroña (Autilio *et al.* 2019). El 89 % de las observaciones anecdóticas de captura de

pichones de pingüino en la colonia ($n=19$) fueron por parte de adultos, y podría ser que las habilidades que les permitan cazar pingüinos se desarrollen con la edad. Si esto ocurriera, dado que juveniles e inmaduros están más representados en las muestras de temporada no reproductiva (cinco de ocho muestras) que en las de temporada reproductiva (tres de ocho), la amplitud de nicho durante la temporada no reproductiva podría estar reflejando ese nivel de inexperiencia (Wunderle 2014). Los resultados también sugieren diferencias en el nicho isotópico entre adultos reproductivos y sus pichones. En otras rapaces, la menor amplitud de nicho de los pichones ha sido observada y está relacionada positivamente con éxito reproductivo (Otterbeck *et al.* 2015, Catry *et al.* 2016). En el caso de estudio, los adultos reproductivos podrían alimentarse oportunamente pero comportarse como especialistas al alimentar a sus pichones. Por ejemplo, podrían elegir alimentarse de ciertas presas que están disponibles incluso en el área acotada alrededor del nido pero que no pueden ser utilizadas para alimentar a los pichones, como huevos o carroña (Newton 1979). Una estrategia así podría evitar la disminución de presas utilizadas para los pichones alrededor del nido y explicaría la segregación del nicho isotópico entre adultos reproductivos y sus pichones, algo que ha sido registrado en otro falcónido (Catry *et al.* 2016). La segunda explicación alternativa es que los individuos no se comporten de forma óptima. Pierce & Ollason (1987) argumentaron, entre otras críticas, que individuos óptimos ocurrirían rara vez en la naturaleza, principalmente por dos razones. Primero, las restricciones genéticas limitan la variación disponible para que la selección natural opere; segundo, los cambios en las condiciones y los recursos ambientales constantemente redefinen lo que un individuo óptimo es (Pierce & Ollason 1987). En el sistema del presente estudio, la competencia intraespecífica podría impedir que algunos individuos alcancen su dieta óptima. El mayor nicho isotópico de los flotantes puede ser atribuido a tres factores que no son mutuamente excluyentes: (a) la inclusión de recursos no asociados a los productos de la colonia de pingüinos; (b) su mayor movilidad y (c) diferentes grados de accesibilidad a la colonia debido a interacciones agonísticas entre individuos. Esto último ha sido descrito para una población en Islas Malvinas (Autilio *et al.* 2019), en donde los adultos son dominantes en su asociación con carroña respecto de juveniles e inmaduros. Otros caracaras son conocidos por sus complejos comportamientos sociales que pueden restringir o aumentar el universo trófico de los individuos (Thiollay 1991, Jones 1999, Biondi *et al.* 2010).

Limitaciones

Los factores de discriminación tróficas son potenciales fuentes de error en los estudios de isótopos estables (Bond & Diamond 2011), y en este caso no contamos con ningún factor de discriminación específico para la especie de estudio, teniendo que utilizar los que con mayor probabilidad se ajustan a este caso. Además, los modelos suponen que no existe variación espacio-temporal en las firmas isotópicas de las potenciales presas y que no hay variaciones tejido-específicas en las tasas de recambio, dado que el muestreo contemporáneo de presas y caranchos no fue posible para toda la serie temporal. La variación espacial en la disponibilidad de isótopos en el ambiente ocurre normalmente a escalas mayores que la de este estudio, pero variaciones temporales en los valores isotópicos son conocidas, al menos para aves marinas en Isla de los Estados (Harris *et al.* 2016, Rosciano *et al.* 2018, 2019). Los valores isotópicos de las muestras de ratas estuvieron dentro del rango de fuentes marinas; el subsidio de nutrientes marinos a redes tróficas terrestres es un fenómeno conocido (Bouchard & Bjorndal 2000, Bastow *et al.* 2002, Catenazzi & A. Donnelly 2007, Bump *et al.* 2009) y puede ser registrado desde el punto de vista isotópico (Bokhorst *et al.* 2019). Las ratas en otros sistemas subantárticos muestran una variación espacio temporal

en su dieta muy grande, y se alimentan regularmente de presas marinas, lo que añade desafíos a la interpretación de los resultados (Quillfeldt *et al.* 2008). Por último, durante la época no reproductiva existe poca información sobre los hábitos de forrajeo de los caranchos australes en Isla de los Estados, de manera que los modelos utilizados para ese período se basaron en una menor cantidad y calidad de información previa.

Exposición a mercurio

Los valores encontrados de mercurio en plumas son, hasta el momento, los valores más altos reportados para un ave en Sudamérica. El 96 % de las muestras excedieron los valores documentados para efectos adversos en aves (Burger & Gochfeld 2000), y el 17 % estuvieron por encima de los 40 mg/kg, valores asociados a efectos adversos en una especie acuática, *Gavia immer* (Evers *et al.* 2008). Valores específicos de efectos adversos para rapaces no son conocidos. De forma similar a otros estudios, los juveniles en la población estudiada presentaron valores menores de mercurio que los adultos (Becker *et al.* 1994, Bowerman *et al.* 1994, Cahill *et al.* 1998, Carravieri *et al.* 2017). El grado de variabilidad interindividual en los valores encontrados sugiere que puede deberse a diferentes estrategias tróficas (i.e., diferente grado de dependencia de la colonia de pingüinos).

Los valores encontrados exceden también los hallados por otros estudios en una especie cercanamente emparentada en Brasil y Patagonia norte (Rapôso da Silva *et al.* 2017, Di Marzio *et al.* 2018). Esto podría atribuirse a la asociación entre los caranchos australes y las redes tróficas marinas, ya que otras rapaces con dieta marina presentan valores altos de mercurio en plumas (e.g., águila calva *Haliaeetus leucocephalus*, Bowerman *et al.* 1994, Bechard *et al.* 2009, y águila pescadora *Pandion haliaetus*, Hughes *et al.* 1997, Cahill *et al.* 1998). Para el hemisferio sur, valores comparables a los de la población de estudio se han encontrado solo en depredadores tope marinos nidificando en islas oceánicas (Carravieri *et al.* 2017, Cherel *et al.* 2018).

Los efectos subletales reportados para aves hasta el momento son muy variables: mientras que concentraciones por encima de los 5 mg/kg han sido asociadas con disminución en la capacidad reproductiva en algunas especies (Eisler 1987), valores tan altos como 275 mg/kg no han estado asociados con disminución en supervivencia o valor reproductivo en otras especies (e.g., halconcito colorado *Falco sparverius*, Bennett *et al.* 2009). Más aun, no hubo asociación entre los valores de mercurio (similares a los reportados en este estudio) y parámetros reproductivos o de mortalidad en poblaciones de águilas calvas citadas previamente (Bowerman *et al.* 1994, Bechard *et al.* 2009).

Los parámetros reproductivos de la población de caranchos australes en Isla de los Estados son relativamente bajos (Balza *et al.* 2017), pero no podemos asociar ese patrón con los valores de mercurio. Las tres muestras de aves muertas presentaron valores similares o menores a la media poblacional (2.9 mg/kg en un juvenil y 12.5 y 24.2 mg/kg en dos adultos), lo que no apoya la idea de que la exposición a Hg correlacione con la mortalidad. La única observación que pudimos realizar que podría sugerir un potencial efecto es que el ave con el mayor valor obtenido (85.5 mg/kg) fue una hembra adulta que presentaba garras sobrecrecidas y falta de movilidad en una de sus patas (Figura 6.6). La excreción de mercurio a través de la producción de queratina (e.g., plumas, garras), es una vía importante para disminuir la carga de mercurio en aves (Furness *et al.* 1986, Honda *et al.* 1986, Bearhop *et al.* 2000). Es posible que el mercurio eliminado a través de las garras en crecimiento haya interrumpido la

disponibilidad de sulfuro y/o cistina necesarias para la producción de queratina y eso haya llevado a la condición observada en ese individuo. Sin embargo, no pudimos encontrar ningún trabajo en la literatura reportando efectos similares.



Figura 6.6. Una hembra adulta, el individuo con la mayor concentración de Hg en plumas en este trabajo, muestra rigidez y sobrecrecimiento de uñas en su pata derecha.

La propuesta es que los pingüinos penacho amarillo servirían como una fuente importante de mercurio importando este metal pesado desde sus áreas de disponibilidad en el océano a las redes tróficas terrestres de Isla de los Estados, un proceso que ha sido descrito para otros compuestos (Choy *et al.* 2010). Si este fuera el caso para este sistema de estudio, no solo los caranchos australes tendrían valores elevados de mercurio en sus tejidos asociado a los valores altos de pingüinos reproduciéndose en simpatria, sino que sus valores serían aún más altos que los de sus presas debido a biomagnificación. Sin embargo, estudios que combinen los valores de mercurio en tejidos junto con otros factores, como la condición corporal y/o éxito reproductivo, son necesarios antes de poder establecer claramente los riesgos de esta exposición. La interpretación de los valores de mercurio, aunque relativamente elevados, está limitada por la conocida variación intraindividual en plumas, un proceso que no fue evaluado en este caso (Peterson *et al.* 2019). Sin embargo, los valores elevados encontrados son, al menos, un llamado de atención para realizar monitoreos a largo plazo en los que los valores de mercurio en diferentes tejidos sean evaluados junto con otras características de los individuos así como de otras especies y ambientes de Isla de los Estado que podrían también estar expuestos a niveles elevados de mercurio.

Referencias

- Ando, T. 2010. Bayesian model selection and statistical modeling, Bayesian Model Selection and Statistical Modeling. CRC Press.
- Araújo, M.S., P.R.J. Guimarães, R. Svanbäck, A. Pinheiro, P. Guimarães, S.F. Dos Reis & D.I. Bolnick. 2008. Network analysis reveals contrasting effects of intraspecific competition on individual vs. population diets. *Ecology* 89: 1981–1993.
- Autilio, A.R., M.J. Bechard & K.L. Bildstein. 2019. Social scavenging by wintering striated caracaras (*Phalacrocorax australis*) in the Falkland Islands. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 73(2): 27.
- Balza, U. 2016. Estado de la población reproductora del carancho austral (*Phalacrocorax australis*) en Bahía Franklin, Isla de los Estados: uso de los recursos en un escenario alterado por especies invasoras. Universidad de Buenos Aires.
- Balza, U., N.A. Lois & A. Raya-Rey. 2017. Status and Reproductive Outcome of the Breeding Population of Striated Caracaras (*Phalacrocorax australis*) at Franklin Bay, Staten Island, Argentina. *Wilson J. Ornithol.* 129: 890–898.
- Barbar, F., F. Hiraldo & S.A. Lambertucci. 2016. Medium-sized exotic prey create novel food webs: the case of predators and scavengers consuming lagomorphs. *PeerJ* 4: e2273.
- Barton, K. 2015. MuMIn: Multi-Model Inference. R package version 1.13.4.
- Bastow, J.L., J.L. Sabo, J.C. Finlay & M.E. Power. 2002. A basal aquatic-terrestrial trophic link in rivers: Algal subsidies via shore-dwelling grasshoppers. *Oecologia* 131: 261–268.
- Bearhop, S., C.E. Adams, S. Waldron, R.A. Fuller & H. Macleod. 2004. Determining trophic niche width: A novel approach using stable isotope analysis. *J. Anim. Ecol.* 73: 1007–1012.
- Bearhop, S., G.D. Ruxton & R.W. Furness. 2000. Dynamics of mercury in blood and feathers of great skuas. *Environ. Toxicol. Chem.* 19: 1638–1643.
- Bechard, M.J., D.N. Perkins, G.S. Kaltenecker & S. Alsup. 2009. Mercury Contamination in Idaho Bald Eagles, *Haliaeetus leucocephalus*. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 83: 698–702.
- Becker, P.H. 2003. Biomonitoring with birds, p. 677–736. In B.A. Markert, A.M. Breure & H.G. Zechmeister (eds.). *Bioindicators and Biomonitoring*. Elsevier Science Ltd.
- Becker, P.H., D. Henning & R.W. Furness. 1994. Differences in Mercury Contamination and Elimination during Feather Development in Gull and Tern Broods. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 167: 162–167.
- Bennett, R.S., J.B. French, R. Rossmann & R. Haebler. 2009. Dietary Toxicity and Tissue Accumulation of Methylmercury in American Kestrels. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 56: 149–156.
- Berg, A.W., A. Johnels, B. Sjöstrand & T. Westermark. 1966. Mercury Content in Feathers of Swedish Birds from the Past 100 Years. *Oikos* 17: 71–83.
- Biondi, L.M., G.O. García, M.S. Bó & A.I. Vassallo. 2010. Social learning in the caracara chimango, *Milvago chimango* (Aves: Falconiformes): An age comparison. *Ethology* 116: 722–735.

- Bokhorst, S., P. Convey & R. Aerts. 2019. Nitrogen Inputs by Marine Vertebrates Drive Abundance and Richness in Antarctic Terrestrial Ecosystems. *Curr. Biol.* 29: 1721-1727.e3.
- Bond, A. & A.W. Diamond. 2011. Recent Bayesian stable-isotope mixing models are highly sensitive to variation in discrimination factors. *Ecol. Appl.* 21: 1017–1023.
- Bouchard, S.S. & K.A. Bjorndal. 2000. Sea Turtles as Biological Transporters of Nutrients and Energy from Marine to Terrestrial Ecosystems. *Ecology* 81: 2305.
- Bowerman, W.W., E.D. Evans, J.P. Giesy & S. Postupalsky. 1994. Using feathers to assess risk of mercury and selenium to bald eagle reproduction in the Great Lakes Region. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 27: 294–298.
- Brasso, R.L., A. Chiaradia, M.J. Polito, A. Raya Rey & S.D. Emslie. 2015. A comprehensive assessment of mercury exposure in penguin populations throughout the Southern Hemisphere: Using trophic calculations to identify sources of population-level variation. *Mar. Pollut. Bull.* 97: 408–418.
- Bump, J.K., K.B. Tischler, A.J. Schrank, R.O. Peterson & J.A. Vucetich. 2009. Large herbivores and aquatic–terrestrial links in southern boreal forests. *J. Anim. Ecol.* 78: 338–345.
- Burger, J. & M. Gochfeld. 2000. Metal levels in feathers of 12 species of seabirds from Midway Atoll in the northern Pacific Ocean. *Sci. Total Environ.* 257: 37–52.
- Burnham, K.P. & D.R. Anderson. 2002. Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach, *Ecological Modelling*. Springer-Verlag New York.
- Cahill, T.M., D.W. Anderson, R.A. Elbert, B.P. Perley & D.R. Johnson. 1998. Elemental Profiles in Feather Samples from a Mercury-Contaminated Lake in Central California. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 81: 75–81.
- Carravieri, A., H. Weimerskirch, P. Bustamante & Y. Cherel. 2017. Progressive ontogenetic niche shift over the prolonged immaturity period of wandering albatrosses. *R. Soc. Open Sci.* 4: 171039.
- Catenazzi, A. & M. A. Donnelly. 2007. The *Ulva* connection: Marine algae subsidize terrestrial predators in coastal Peru. *Oikos* 116: 75–86.
- Catry, I., T. Catry, M. Alho, A.M.A. Franco & F. Moreira. 2016. Sexual and parent – offspring dietary segregation in a colonial raptor as revealed by stable isotopes. *J. Zool.* 299: 58–67.
- Catry, P., M. Lecoq & I.J. Strange. 2008. Population growth and density, diet and breeding success of striated caracaras *Phalacrocorax australis* on New Island, Falkland Islands. *Polar Biol.* 31: 1167–1174.
- Chehébar, C. & S. Martín. 1989. Guía para el reconocimiento microscópico de los pelos de los mamíferos de la Patagonia. *Acta Vertebr.* 16: 247–291.
- Cherel, Y., C. Barbraud, M. Lahournat, A. Jaeger, S. Jaquemet, R.M. Wanless, R.A. Phillips, D.R. Thompson & P. Bustamante. 2018. Accumulate or eliminate? Seasonal mercury dynamics in albatrosses, the most contaminated family of birds. *Environ. Pollut.* 241: 124–135.

- Cherel, Y., S. Jaquemet, A. Maglio & A. Jaeger. 2014. Differences in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values between feathers and blood of seabird chicks: Implications for non-invasive isotopic investigations. *Mar. Biol.* 161: 229–237.
- Chiaradia, A., M.G. Forero, J.C. McInnes & F. Ramírez. 2014. Searching for the True Diet of Marine Predators: Incorporating Bayesian Priors into Stable Isotope Mixing Models. *PLoS One* 9: e92665.
- Chisholm, B.S. & D.E. Nelson. 1982. Stable-Carbon Isotope Ratios as a Measure of Marine Versus Terrestrial Protein in Ancient Diets. *Science*. 216: 1131–1132.
- Choy, E.S., L.E. Kimpe, M.L. Mallory, J.P. Smol & J.M. Blais. 2010. Contamination of an arctic terrestrial food web with marine-derived persistent organic pollutants transported by breeding seabirds. *Environ. Pollut.* 158: 3431–3438.
- Cristol, D.A., E.K. Mojica, C.W. Varian-ramos & B.D. Watts. 2012. Molted feathers indicate low mercury in bald eagles of the Chesapeake Bay, USA. *Ecol. Indic.* 18: 20–24.
- Darimont, C.T., P.C. Paquet & T.E. Reimchen. 2009. Landscape heterogeneity and marine subsidy generate extensive intrapopulation niche diversity in a large terrestrial vertebrate. *J. Anim. Ecol.* 78: 126–133.
- Dauwe, T., L. Bervoets, R. Pinxten, R. Blust & M. Eens. 2003. Variation of heavy metals within and among feathers of birds of prey: Effects of molt and external contamination. *Environ. Pollut.* 124: 429–436.
- Driscoll, C.T., Y.-J. Han, C.Y. Chen, D.C. Evers, K.F. Lambert, T.M. Holsen, N.C. Kamman & R.K. Munson. 2007. Mercury Contamination in Forest and Freshwater Ecosystems in the Northeastern United States. *Bioscience* 57: 17–28.
- Ducatez, S., D. Sol, F. Sayol & L. Lefebvre. 2020. Behavioural plasticity is associated with reduced extinction risk in birds. *Nat. Ecol. Evol.* 4(6): 788-793.
- Dwyer, J.F. & S.G. Cockwell. 2011. Social Hierarchy of Scavenging Raptors on the Falkland Islands , Malvinas. *J. Raptor Res.* 45(3): 229-235.
- Ebenman, B. & S.G. Nilsson. 1982. Components of niche width in a territorial bird species: habitat utilization in males and females of the chaffinch (*Fringilla coelebs*) on islands and mainland. *Am. Nat.* 119: 331–344.
- Eisler, R. 1987. Mercury hazards to fish, wildlife, and invertebrates: a synoptic review. U.S. Fish Wildl. Serv. Biol. Rep. 85: 1–63.
- Evers, D.C., L.J. Savoy, C.R. Desorbo, D.E. Yates, W. Hanson, K.M. Taylor, L.S. Siegel, J.H. Cooley, M.S. Bank, A. Major, K. Munney, B.F. Mower, H.S. Vogel, N. Schoch, M. Pokras, M.W. Goodale & J. Fair. 2008. Adverse effects from environmental mercury loads on breeding common loons. *Ecotoxicology* 17: 69–81.
- Ferrer, M., V. Morandini & I. Newton. 2015. Floater interference reflects territory quality in the Spanish Imperial Eagle *Aquila adalberti*: A test of a density-dependent mechanism. *Ibis*. 157: 849–859.

- Furness, R.W., S.J. Muirhead & M. Woodburn. 1986. Using Bird Feathers to Measure Mercury in the Environment: Relationships between Mercury Content and Moult. *Mar. Pollut. Bull.* 17: 27–30.
- Hammerschlag-Peyer, C.M., L.A. Yeager, M.S. Araújo & C.A. Layman. 2011. A hypothesis-testing framework for studies investigating ontogenetic niche shifts using stable isotope ratios. *PLoS One* 6(11): e27104
- Harrington, K.J. & K.L. Bildstein. 2019. Predation of Southern Red Octopus (*Enteroctopus megalocyathus*) by Striated Caracaras (*Phalacrocorax australis*) in the Falkland Islands. *J. Raptor Res.* 53: 220–222.
- Harrington, K.J., J. Meiburg & J.L. Houtz. 2021. Winter bird gets the worm: consumption of earthworms (Lumbricidae) by striated caracaras (*Phalacrocorax australis*) in invasive Yorkshire fog (*Holcus lanatus*) in the Falkland Islands (Malvinas). *Polar Biol.* 44(5): 1009-1013.
- Harris, S., R. Sáenz Samaniego & A. Raya. 2016. Insights Into Diet and Foraging Behavior of Imperial Shags (*Phalacrocorax atriceps*) Breeding At Staten and Becasses Islands, Tierra del Fuego, Argentina. *Wilson J. Ornithol.* 128: 811–820.
- Healy, K., T. Guillerme, S.B.A. Kelly, R. Inger, S. Bearhop & A.L. Jackson. 2017. SIBER: An R package for predicting trophic discrimination factors of consumers based on their ecology and phylogenetic relatedness. *Ecography.* 41(8): 1393-1400.
- Hobson, K.A. & R. Clark. 1992a. Assessing Avian Diets Using Stable Isotopes I: Turnover of ^{13}C in Tissues. *Condor* 94: 181–188.
- Hobson, K.A. & R.G. Clark. 1992b. Assessing avian diet using stable isotopes II: factors influencing diet-tissue fractionation. *Condor* 94: 189–197.
- Honda, K., T. Nasu & T. R. 1986. Seasonal Changes in Mercury Accumulation in the Black-eared Kite, *Milvus migrans lineatus*. *Environ. Pollut.* 42: 325–334.
- Hughes, K.D., P. Ewins & K.E. Clark. 1997. A Comparison of Mercury Levels in Feathers and Eggs of Osprey (*Pandion haliaetus*) in the North American Great Lakes. *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 33: 441–452.
- Jackson, A.L., R. Inger, A.C. Parnell & S. Bearhop. 2011. Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *J. Anim. Ecol.* 80: 595–602.
- Jones, J. 1999. Cooperative foraging in the mountain caracara in Peru. *Wilson Bull.* 111: 437–439.
- Kurle, C.M., M.E. Finkelstein, K.R. Smith, D. George, D. Ciani, P.L. Koch & D.R. Smith. 2013. Discrimination Factors for Stable Isotopes of Carbon and Nitrogen in Blood and Feathers from Chicks and Juveniles of the California Condor. *Condor* 115: 492–500.
- Lambertucci, S.A., J. Navarro, J.A. Sánchez-Zapata, K.A. Hobson, P.A.E. Alarcón, G. Wiemeyer, G. Blanco, F. Hiraldo & J.A. Donazar. 2018. Tracking data and retrospective analyses of diet reveal the consequences of loss of marine subsidies for an obligate scavenger, the Andean condor. *Proc. R. Soc. B* 285.

- Liljeström, M., S.D. Emslie, D. Frierson & A. Schiavini. 2008. Avian predation at a Southern Rockhopper Penguin colony on Staten Island, Argentina. *Polar Biol.* 31: 465–474.
- Lourenço, R., P.C. Tavares, M.M. Delgado, J. Rabaça & V. Penteriani. 2011. Superpredation increases mercury levels in a generalist top predator, the eagle owl. *Ecotoxicology* 20: 635–642.
- MacArthur, R.H. & E.R. Pianka. 1966. On Optimal Use of a Patchy Environment. *Am. J. Bot.* 100: 603–609.
- Marti, C.D., M. Bechard & F.M. Jaksic. 2007. Food habits, p. 129–152. In *Raptor Research and Management Techniques*.
- Di Marzio, A., P. Gómez-Ramírez, F. Barbar, S.A. Lambertucci, A.J. García-Fernández & E. Martínez-López. 2018. Mercury in the feathers of bird scavengers from two areas of patagonia (Argentina) under the influence of different anthropogenic activities: A preliminary study. *Environ. Sci. Pollut. Res.* 25: 13906–13915.
- Matthews, B. & A. Mazumder. 2004. A critical evaluation of intrapopulation variation of $\delta^{13}\text{C}$ and isotopic evidence of individual specialization. *Oecologia* 140: 361–371.
- Minagawa, M. & E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between d^{15}N and animal age. *Geochim. Cosmochim.* 48: 1135–1140.
- Moleón, M., E. Sebastián-González, J.A. Sánchez-Zapata, J. Real, M.M. Pires, J.M. Gil-Sánchez, J. Bautista, L. Palma, P. Bayle, P.R. Guimarães & P. Beja. 2012. Changes in intrapopulation resource use patterns of an endangered raptor in response to a disease-mediated crash in prey abundance. *J. Anim. Ecol.* 81: 1154–1160.
- Nadjafzadeh, M., C.C. Voigt & O. Krone. 2016. Spatial, seasonal and individual variation in the diet of White-tailed Eagles *Haliaeetus albicilla* assessed using stable isotope ratios. *Ibis.* 158: 1–15.
- Newsome, S.D., C. Martinez del Rio, S. Bearhop & D.L. Phillips. 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.* 5: 429–436.
- Newsome, S.D., M.T. Tinker, V.A. Gill, Z.N. Hoyt, A. Doroff, L. Nichol & J.L. Bodkin. 2015. The interaction of intraspecific competition and habitat on individual diet specialization: a near range-wide examination of sea otters. *Oecologia* 178: 45–59.
- Newton, I. 1979. Population ecology of raptors, Biological Conservation. T & AD Poyser Ltd.
- Newton, I. 1991. Habitat variation and population regulation in Sparrowhawks. *Ibis.* 133: 76–88.
- Novak, M. & M.T. Tinker. 2015. Timescales alter the inferred strength and temporal consistency of intraspecific diet specialization. *Oecologia* 178: 61–74.
- Novaro, A.J., M.C. Funes & R.S. Walker. 2000. Ecological extinction of native prey of a carnivore assemblage in Argentina Patagonia. *Biol. Conserv.* 92: 25–33.
- Otterbeck, A., A. Lindén & É. Roualet. 2015. Advantage of specialism: reproductive output is related to prey choice in a small raptor. *Oecologia* 179: 129–137.

- Pavez, E.F., C.A. Gonzalez & J.E. Jimenez. 1992. Diet shifts of black-chested eagles (*Geranoaetus melanoleucus*) from native prey to European rabbits in Chile. *J. Raptor Res.* 26: 27–32.
- Perry, G. & E.R. Pianka. 1997. Animal foraging: past, present and future. *Trends Ecol. Evol.* 12: 360–384.
- Peterson, S.H., J.T. Ackerman, M. Toney & M.P. Herzog. 2019. Mercury Concentrations Vary Within and Among Individual Bird Feathers: A Critical Evaluation and Guidelines for Feather Use in Mercury Monitoring Programs. *Environ. Toxicol. Chem.* 38: 1164–1187.
- Phillips, D.L., R. Inger, S. Bearhop, A.L. Jackson, J.W. Moore, A.C. Parnell, B.X. Semmens & E.J. Ward. 2014. Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Can. J. Zool.* 92: 823–835.
- Pierce, G.J. & J. Ollason. 1987. Eight reasons why optimal foraging theory is a complete waste of time. *Oikos* 49: 111–118.
- Pires, M.M., P.R. Guimarães, M.S. Araújo, A.A. Giaretta, J.C.L. Costa & S.F. Dos Reis. 2011. The nested assembly of individual-resource networks. *J. Anim. Ecol.* 80: 896–903.
- Pratte, I., K.A. Boadway, A.W. Diamond & M.L. Mallory. 2018. Changes in Isotopic Niches across Stages of the Annual Cycle in the Arctic Tern (*Sterna paradisaea*). *Arctic* 71: 259–268.
- Pyke, G.H. 1984. Optimal Foraging Theory: A Critical Review. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 15: 523–575.
- Quaggiotto, M.M., P.S. Barton, C.D. Morris, S.E.W. Moss, P.P. Pomeroy, D.J. McCafferty & D.M. Bailey. 2018. Seal carrion is a predictable resource for coastal ecosystems. *Acta Oecologica* 88: 41–51.
- Quevedo, M., R. Svanbäck & P. Eklov. 2009. Intrapopulation niche partitioning in a generalist predator limits food web connectivity. *Ecology* 90: 2263–2274.
- Quillfeldt, P., I. Schenk, R.A.R. McGill, I.J. Strange, J.F. Masello, A. Gladbach, V. Roesch & R.W. Furness. 2008. Introduced mammals coexist with seabirds at New Island, Falkland Islands: Abundance, habitat preferences, and stable isotope analysis of diet. *Polar Biol.* 31: 333–349.
- R Core Team. 2018. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rapôso da Silva, L.T., E.F. de Oliveira Filho, T.D.H. Kunst, V.P.M. Rolim, J.S. de A. e Silva, R.F.S. Regueira, A.P.S. Paim, P.C. Soares & A.A. da F. Oliveira. 2017. Heavy Metal Concentrations in Free-Living Southern Caracaras (*Caracara plancus*) in the Northeast Region of Brazil. *Acta Sci. Vet.* 45: 8.
- Raya Rey, A., N. Rosciano, M. Liljeström, R. Sáenz Samaniego & A. Schiavini. 2014. Species-specific population trends detected for penguins, gulls and cormorants over 20 years in sub-Antarctic Fuegian Archipelago. *Polar Biol.* 37: 1343–1360.
- Redpath, S., R. Clarke, M. Madders & S.J. Thirgood. 2001. Assessing raptor diet: comparing pellets, prey remains, and observational data at Hen Harrier nests. *Condor* 103: 184–188.
- Renedo, M., Z. Pedrero, D. Amouroux, Y. Cherel & P. Bustamante. 2021. Mercury isotopes of key tissues document mercury metabolic processes in seabirds. *Chemosphere* 263: 127777.

- Rexer-Huber, K. & K.L. Bildstein. 2013. Winter diet of striated caracara *Phalacrocorax australis* (Aves, Polyborinae) at a farm settlement on the Falkland Islands. *Polar Biol.* 36: 437–443.
- Des Roches, S., D.M. Post, N.E. Turley, J.K. Bailey, A.P. Hendry, M.T. Kinnison, J.A. Schweitzer & E.P. Palkovacs. 2018. The ecological importance of intraspecific variation. *Nat. Ecol. Evol.* 2: 57–64.
- Ropert-Coudert, Y., A. Chiaradia, D. Ainley, A. Barbosa, P.D. Boersma, R. Brasso, M. Dewar, U. Ellenberg, P. García-Borboroglu, L. Emmerson, R. Hickcox, S. Jenouvrier, A. Kato, R.R. McIntosh, P. Lewis, F. Ramírez, V. Ruoppolo, P.G. Ryan, P.J. Seddon, R.B. Sherley, R.E.T. Vanstreels, L.J. Waller, E.J. Woehler & P.N. Trathan. 2019. Happy feet in a hostile world? The future of penguins depends on proactive management of current and expected threats. *Front. Mar. Sci.* 6: 248.
- Rosciano, N.G., M.J. Polito & A. Raya. 2019. What's for dinner mom? Selective provisioning in southern rockhopper penguins (*Eudyptes chrysocome*). *Polar Biol.* 42(8): 1529-1535.
- Rosciano, N.G., K. Pütz, M.J. Polito & A. Raya Rey. 2018. Foraging behaviour of Magellanic Penguins during the early chick-rearing period at Isla de los Estados, Argentina. *Ibis.* 160: 327–341.
- Scheuhammer, A.M. 1987. The Chronic Toxicity of Aluminium, Cadmium, Mercury, and Lead in Birds: A Review. *Environ. Pollut.* 46: 263–295.
- Scheuhammer, A.M., M.W. Meyer, M.B. Sandheinrich & M.W. Murray. 2007. Effects of Environmental Methylmercury on the Health of Wild Birds, Mammals, and Fish. *J. Hum. Environ.* 36: 12–19.
- Seewagen, C.L. 2010. Threats of environmental mercury to birds: Knowledge gaps and priorities for future research. *Bird Conserv. Int.* 20: 112–123.
- Smith, J.A., D. Mazumder, I.M. Suthers & M.D. Taylor. 2013. To fit or not to fit: evaluating stable isotope mixing models using simulated mixing polygons. *Methods Ecol. Evol.* 4: 612–618.
- Snowberg, L.K., K.M. Hendrix & D.I. Bolnick. 2015. Covarying variances: more morphologically variable populations also exhibit more diet variation. *Oecologia* 178: 89–101.
- Speziale, K.L. & S.A. Lambertucci. 2013. The Effect of Introduced Species on Raptors. *J. Raptor Res.* 47: 133–144.
- Stock, B.C., A. Jackson, E.J. Ward, A.C. Parnell, D.L. Phillips & B.X. Semmens. 2018. Analyzing mixing systems using a new generation of Bayesian tracer mixing models. *PeerJ* 6. e5096.
- Strange, I.J. 1996. The striated caracara *Phalacrocorax australis* in the Falkland Islands. Self Published.
- Svanbäck, R. & D.I. Bolnick. 2005. Intraspecific competition affects the strength of individual specialization: An optimal diet theory method. *Evol. Ecol. Res.* 7: 993–1012.
- Svanbäck, R. & L. Persson. 2004. Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms 973–982.
- Swan, G.J.F., S. Bearhop, S.M. Redpath, M.J. Silk, C.E.D. Goodwin, R. Inger & R.A. McDonald. 2020. Evaluating Bayesian stable isotope mixing models of wild animal diet and the effects of trophic discrimination factors and informative priors. *Methods Ecol. Evol.* 11: 139–149.

- Swanson, H.K., M. Lysy, M. P. Ower, A.D. Stasko, J.D. Johnson & J.D. Reist. 2015. A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology* 96: 318–324.
- Tarroux, A., J. Bety, G. Gauthier & D. Berteaux. 2012. The Marine Side of a Terrestrial Carnivore: Intra-Population Variation in Use of Allochthonous Resources by Arctic Foxes. *PLoS One* 7: e42427.
- Therrien, J., G. Fitzgerald, G. Gauthier & J. Bêty. 2011. Diet – tissue discrimination factors of carbon and nitrogen stable isotopes in blood of Snowy Owl (*Bubo scandiacus*). *Can. J. Zool.* 89: 343–347.
- Therrien, J.F., G. Gauthier, D. Pinaud & J. Bêty. 2014. Irruptive movements and breeding dispersal of snowy owls: a specialized predator exploiting a pulsed resource. *J. Avian Biol.* 45: 536–544.
- Thiollay, J.-M. 1991. Foraging, home range use and social behaviour of a group-living rainforest raptor, the Red-throated Caracara *Daptrius americanus*. *Ibis*. 133: 382–393.
- Wunderle, J.M. 2014. Age-specific foraging proficiency in birds. *Curr. Ornith.* 8. 273-324.

CAPÍTULO 7

DISCUSIÓN GENERAL

“Conservation practitioners have applied crucial “first aid” saving many threatened species from imminent extinction. It is now time to provide “second aid” to ensure that the small populations continue to thrive”

van Oosterhout (2021)

En esta tesis se abordaron diferentes factores que pueden estar contribuyendo con la vulnerabilidad del carancho austral en Isla de los Estados. Si bien la especie no coexiste con grandes poblaciones humanas, y la mayor parte de sus poblaciones se encuentran en áreas protegidas, esto podría no ser suficiente para asegurar su conservación en el contexto actual de cambio global, disminución en las poblaciones de aves marinas y presencia de especies invasoras, debido a que la mayor parte de los factores de vulnerabilidad estudiados no son factibles de ser manejados.

En primer lugar, esta población, y quizás la de toda el área fueguino-continental, se encontrarían efectivamente aisladas de las poblaciones más abundantes de la especie, en las Islas Malvinas. Además, en Isla de los Estados e Islas de Año Nuevo podrían ocurrir los mayores números tanto de parejas reproductivas como de individuos de todo el linaje fueguino-continental. Es necesario conocer con más detalle los números de parejas reproductivas de otras islas, especialmente en las islas de jurisdicción chilena, para poder entender este problema de aislamiento y abundancia a escala regional. Es posible que en las islas Diego de Almagro, Noir y Diego Ramírez se encuentren poblaciones de tamaño similar a las estudiadas en este trabajo (Marín *et al.* 2006). Sin embargo, incluso si esto fuera así, la población continental podría ser de no más de 200 parejas reproductivas, y según lo observado en la estructura genética dentro de Malvinas, es posible que estas poblaciones no se comporten como una unidad, sino que cada isla tenga su propia dinámica con poco intercambio con otras localidades.

Una explicación posible para la estructura genética a escala de isla podría ser el grado de filopatría de los individuos, que fue descrito para el primer año de vida de una cohorte de pichones y podría estar asociado a las ventajas de permanecer cerca de la zona natal que recibe periódicamente un pulso de recursos alimenticios, en relación con el riesgo de dispersar hacia otras áreas con disponibilidad de alimento mucho más incierta. Aunque para esta población la amplitud de recursos tróficos utilizados puede ser grande, la asociación con la colonia de pingüino penacho amarillo podría ser particularmente relevante para los eventos reproductivos. Esta población de pingüinos, como la mayoría de las poblaciones de aves marinas, se encuentra en disminución por problemas que ocurren en otras áreas geográficas y a otras escalas espaciales no susceptibles de manejo en Isla de los Estados (Croxall *et al.* 2012, Raya Rey *et al.* 2014, Dias *et al.* 2019). El grado de exposición a mercurio de esta población llama la atención sobre posibles efectos en la supervivencia y reproducción de los individuos, pero hasta donde sabemos no es posible realizar un manejo sobre ese factor, dado que sería de origen natural (Brasso *et al.* 2015). Por esta razón es más importante aún contar con información de la mayor cantidad de islas en la

mayor variedad de condiciones posibles, que puedan asegurar a la especie su viabilidad a largo plazo, en particular protegiendo los pocos eventos de dispersión que pudieran eventualmente ocurrir.

Fue notable que en Bahía Franklin solo una parte pequeña de los adultos fueron capaces de reproducirse (Figura 7.1). Además, no se registró ningún evento de reclutamiento a la población reproductiva en los individuos marcados en los 7 años de estudio. El tiempo generacional de la especie está estimado en 12 años (Bird *et al.* 2020); sin embargo, podría ser que en esta población se retrasase mucho más allá de los 5 años la edad de primera reproducción (un parámetro utilizado para estimar el tiempo generacional), y sería interesante estudiar si los niveles relativamente bajos de variabilidad genética encontradas en Isla de los Estados podrían explicarse en parte por este sesgo hacia una parte pequeña de la población reproductora. En otras poblaciones de carancho austral se han detectado sistemas de apareamiento alternativos (Raimilla *et al.* 2014), pero en este caso observamos siempre monogamia social y posiblemente genética, como sugieren análisis de parentesco preliminares (datos no mostrados). Además de la abundancia de flotantes, la densidad, disposición espacial y distancia al vecino más cercano indicarían que hay menos sitios de nidificación que lo esperado, pero las comparaciones con Malvinas tienen que, a partir del resultado de variación genética, tomarse con precaución.



Figura 7.1. El macho adulto del nido más exitoso observado volando entre los pastizales de tussock en Bahía Franklin. Este individuo habría sido el progenitor del 17% de los pichones producidos durante el período de estudio.

No es posible establecer con estos datos hasta qué punto la dinámica descrita se puede haber originado tras la introducción de ciervos y cabras en Isla de los Estados, un proceso que comenzó a mediados del S.XIX (Figura 7.2). Si en el futuro se realiza un manejo para el control o erradicación de estas especies, será importante monitorear la población de carancho austral para establecer las posibles relaciones causales de la dinámica propuesta. De momento, no fue claro que hubiera una restricción de sitios de nidificación a causa de la presencia de estos ungulados, ni tampoco fue evidente que haya áreas inaccesibles para estas especies que sean particularmente seleccionadas por el carancho austral para nidificar.



Figura 7.2. Las cabras coexisten con el carancho austral en Isla de los Estados desde hace unos 165 años.

Los pastizales están entre los ambientes más productivos, diversos y sin embargo más ignorados del planeta (Bond & Parr 2010). El mejor ejemplo de un sistema similar manejado para la restauración es en las islas Georgias, donde los renos (*Rangifer tarandus*) provenientes de poblaciones noruegas fueron introducidos en 1911. En menos de 60 años se evidenciaba un impacto significativo de los pastizales de *Poa flabellata* favoreciendo a la invasora *P. annua*, que es resistente al pisoteo y pastoreo intenso (Leader-Williams *et al.* 1987). *P. flabellata* era consumida intensamente en época invernal pero se recuperaba rápidamente en clausuras instaladas incluso en las zonas más afectadas (Leader-Williams *et al.* 1987). Los renos fueron finalmente erradicados en 2013-2014. Las colonias de aves marinas se mueven regularmente e incluso abandonan zonas utilizadas durante mucho tiempo, contribuyendo al

aporte de nutrientes y remoción de suelo de zonas aptas para la recolonización vegetal (Horwitz & Weissel 2011, Quiroga *et al.* 2020). Debido a las características preferidas por *P. flabellata* (suelos orgánicos con abundantes nutrientes), es esperable una rápida recolonización en las colonias de aves marinas abandonadas (Lewis-Smith 1985). El rol de los ungulados en toda la red trófica, no solo como presas sino como consumidores, así como el rol de las masivas colonias de aves marinas en la modificación del paisaje y la vegetación podrían ser abordados en el futuro para comprender mejor la relevancia de los ungulados exóticos en el sistema.

La movilidad de los individuos parece restringir el universo de recursos alimenticios a los que pueden acceder, y los caranchos australes podrían acoplar sus patrones de movimientos y de alimentación para utilizar los recursos de todo el sistema insular. A escala regional, sin embargo, la asociación reproductiva con las colonias de aves marinas y con el pastizal de tussock podría haber generado niveles de filopatría relativamente altos, que hoy en día redundarían en diferenciaciones de las distintas poblaciones, y quizás en una capacidad limitada para colonizar áreas nuevas. Esto se observó tanto en la red de movimientos, en donde el área natal siguió siendo un nodo utilizado para prospectar otras áreas de la isla a pesar de no tener una ubicación geográfica central, y en los patrones de diferenciación del ADN nuclear a escala regional. Más aún, en un contexto global en el que muchos depredadores nativos (e.g., lobos marinos, algunas rapaces, gaviotas) están aumentando sus poblaciones, podría no verse favorecida la fundación de nuevas colonias de pingüinos, albatros y otras aves marinas (Hipfner *et al.* 2012, Morrison *et al.* 2017). En este sentido parece crucial la importancia de conservar de las colonias grandes que todavía existen, como la de pingüino penacho amarillo de Bahía Franklin y su población asociada de carancho austral.

A pesar de ser los indicadores más comunes para estimar el estado de las poblaciones, en nuestro estudio ni la abundancia ni el éxito reproductivo parecen tener una clara relación con el riesgo de extinción. Más aún, los factores de vulnerabilidad identificados podrían actuar sinérgicamente para generar una situación de amenaza en la especie de estudio. La situación aparenta ser más delicada que cuando comenzamos este trabajo sobre ecología de la especie en un área completamente protegida y prácticamente sin actividad humana. A saber, la población efectivamente conectada es mucho menor a la población total de la especie; los individuos reproductores representarían una parte muy pequeña de la población, y la abundancia local de la especie sería un mal predictor de su estado actual en Isla de los Estados. Por último, los eventos reproductivos, los movimientos estacionales y los hábitos tróficos de la población estudiada sugieren una dependencia ecológica muy grande hacia especies y ambientes cada vez más amenazados por causas externas que no son susceptibles de ser manejadas localmente.

Referencias

- Bird, J.P., R. Martin, H.R. Akçakaya, J. Gilroy, I.J. Burfield, S.T. Garnett, A. Symes, J. Taylor, Ç.H. Şekercioğlu & S.H.M. Butchart. 2020. Generation lengths of the world's birds and their implications for extinction risk. *Conserv. Biol.* 34: 1252–1261.
- Bond, W.J. & C.L. Parr. 2010. Beyond the forest edge: Ecology, diversity and conservation of the grassy biomes. *Biol. Conserv.* 143: 2395–2404.
- Brasso, R.L., A. Chiaradia, M.J. Polito, A. Raya-Rey & S.D. Emslie. 2015. A comprehensive assessment of mercury exposure in penguin populations throughout the Southern Hemisphere: Using trophic calculations to identify sources of population-level variation. *Mar. Pollut. Bull.* 97: 408–418.
- Croxall, J.P., S.H.M. Butchart, B. Lascelles, A.J. Stattersfield, B. Sullivan, A. Symes & P. Taylor. 2012. Seabird conservation status, threats and priority actions: A global assessment. *Bird Conserv. Int.* 22:1–34.
- Dias, M.P., R. Martin, E.J. Pearmain, I.J. Burfield, C. Small, R.A. Phillips, O. Yates, B. Lascelles, P.G. Borboroglu & J.P. Croxall. 2019. Threats to seabirds: A global assessment. *Biol. Conserv.* 237: 525–537.
- Hipfner, J.M., L.K. Blight, R.W. Lowe, S.I. Wilhelm, G.J. Robertson, R.T. Barrett, T. Anker-Nilssen & T.P. Good. 2012. Unintended consequences: How the recovery of sea eagle *Haliaeetus* spp. populations in the northern hemisphere is affecting seabirds. *Mar. Ornithol.* 40: 39–52.
- Horwitz, V.D. & M.N. Weisell. 2011. Arqueología de Isla de los Estados: la frontera de la abundancia, p. 312. In A.F. Zangrando, A. Tessone & M. Vázquez (eds.). *Los Cazadores-Recolectores Del Extremo Oriental Fueguino: Arqueología de Península Mitre e Isla de Los Estados*. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires.
- Leader-Williams, N., R.I.L. Smith & P. Rothery. 1987. Influence of Introduced Reindeer on the Vegetation of South Georgia: Results From a Long-Term Exclusion Experiment. *J. Appl. Ecol.* 24: 801.
- Lewis-Smith, R.I. 1985. Growth and Production of *Poa flabellata* in Relation to Soil Nutrient Status and Exposure at South Georgia, p. 221–228. In *Antarctic Nutrient Cycles and Food Webs*. Springer, Berlin.
- Marín, M., A. Kusch, D. Oehler & S. Drieschman. 2006. Distribution, Breeding and Status of the Striated Caracara *Phalacrocorax australis* (Gmelin, 1788) in Southern Chile. *An. Inst. la Patagon.* 34: 65–74.
- Morrison, K.W., D.P. Armstrong, P.F. Battley, S.E. Jamieson & D.R. Thompson. 2017. Predation by New Zealand sea lions and Brown Skuas is causing the continued decline of an Eastern Rockhopper Penguin colony on Campbell Island. *Polar Biol.* 40: 735–751.
- van Oosterhout, C. 2021. Conservation genetics: 50 Years and counting. *Conserv. Lett.* 2020–2021.
- Quiroga, D.R.A., A. Coronato, G. Scioscia, A. Raya-Rey, A. Schiavini, J. Santos-González, C.R. Lopez & J.M. Redondo-Vega. 2020. Erosive features caused by a Magellanic penguin (*Spheniscus magellanicus*) colony on Martillo Island, Beagle Channel, Argentina. *Cuad. Investig. Geográfica.* 46(2): 477-496.

Raimilla, V., C.G. Suazo, G. Robertson & J. Rau. 2014. Observations suggesting cooperative breeding by striated caracaras (*Phalacrocorax australis*). *J. Raptor Res.* 48: 189–191.

Raya Rey, A., N. Rosciano, M. Liljeström, R. Sáenz Samaniego & A. Schiavini. 2014. Species-specific population trends detected for penguins, gulls and cormorants over 20 years in sub-Antarctic Fuegian Archipelago. *Polar Biol.* 37: 1343–1360.