

**Ecología trófica y tafonomía del Jote de
cabeza negra, *Coragyps atratus* (Cathartidae)
y su comparación con otros
Cathartidae en el noroeste de la Patagonia**



Tesis Doctoral
Presentada por: Fernando Ballejo
Director: Luciano José María De Santis
Facultad de Ciencias Naturales y Museo
(UNLP)
Diciembre 2016

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS	4
RESUMEN	6
ABSTRACT	9
CAPÍTULO I.....	12
INTRODUCCIÓN	12
ANTECEDENTES GENERALES:.....	13
OBJETIVOS.....	15
HIPÓTESIS.....	15
FUNDAMENTOS DE LA ELECCIÓN DEL TEMA	16
DETRITOS Y CARROÑA.....	17
BIOLOGÍA DE LAS AVES CARROÑERAS	21
BIOLOGÍA DE LA FAMILIA CATHARTIDAE	23
<i>Biología del Jote Cabeza Negra</i>	<i>27</i>
<i>Antecedentes en su dieta</i>	<i>28</i>
<i>Problemática de su expansión, aspectos sanitarios.....</i>	<i>29</i>
TAFONOMÍA.....	32
<i>Antecedentes de estudios tafonómicos actualísticos.....</i>	<i>35</i>
CAPITULO II	37
METODOLOGÍA	37
ÁREA DE ESTUDIO	37
GEOMORFOLOGÍA.....	38
CLIMA.....	39
FITOGEOGRAFÍA	40
ZOOGEOGRAFÍA	43
FAUNA INTRODUCIDA.....	45
BÚSQUEDA DE DORMIDEROS Y RECOLECCIÓN DE EGAGRÓPILAS	48
<i>Análisis de egagrópilas.....</i>	<i>51</i>
<i>Métodos para determinar las especies (análisis de pelos).....</i>	<i>54</i>
<i>Caracteres macroscópicos:.....</i>	<i>56</i>
<i>Caracteres microscópicos</i>	<i>57</i>
ANÁLISIS TAFONÓMICO DE LOS RESTOS INGERIDOS	58
<i>Digestión.....</i>	<i>58</i>
<i>Análisis tafonómico de restos no ingeridos.....</i>	<i>65</i>
CUANTIFICACIÓN DE INDIVIDUOS.....	67
CUANTIFICACIÓN DE ELEMENTOS ÓSEOS	67
ÍNDICES ESTADÍSTICOS	69
TEST ESTADÍSTICOS	70
CAPITULO III.....	72
DIETA ESTACIONAL DEL JOTE CABEZA NEGRA (<i>CORAGYPS ATRATUS</i>) EN UN ÁREA RURAL Y URBANA DEL NOROESTE PATAGÓNICO.....	72
RESUMEN.....	73

INTRODUCCIÓN.....	74
MATERIALES Y MÉTODOS.....	75
RESULTADOS.....	78
DISCUSIÓN.....	84
CAPITULO IV	89
SUPERPOSICIÓN DE NICHOS TRÓFICOS ENTRE AVES CARROÑERAS DE LA PATAGONIA	89
RESUMEN.....	90
INTRODUCCIÓN.....	91
MATERIALES Y MÉTODOS.....	92
<i>Área de estudio.....</i>	<i>92</i>
<i>Especies estudiadas.....</i>	<i>93</i>
<i>Análisis de la dieta.....</i>	<i>94</i>
<i>Análisis de los datos</i>	<i>96</i>
RESULTADOS.....	96
DISCUSIÓN.....	100
CAPITULO V.....	104
TAFONOMÍA DE RESTOS ÓSEOS PROVENIENTES DE EGAGRÓPILAS DE <i>CORAGYPS ATRATUS</i> EN EL NOROESTE DE LA PATAGONIA ARGENTINA.....	104
RESUMEN.....	105
INTRODUCCIÓN.....	106
ÁREA DE ESTUDIO	107
MATERIALES Y MÉTODOS.....	108
RESULTADOS.....	109
<i>Caracterización tafonómica de restos óseos recuperados de egagrópilas de <i>Coragyps atratus</i></i>	<i>109</i>
<i>Comparación tafonómica de los restos óseos depositados por los cathartidae del área de estudio... 115</i>	<i>115</i>
<i>Comparación entre elementos cuticulares y óseos</i>	<i>119</i>
DISCUSIÓN.....	122
CAPITULO VI	128
TAFONOMÍA Y DISPERSIÓN DE CADÁVERES CONSUMIDOS POR AVES CARROÑERAS EN EL NOROESTE PATAGÓNICO: IMPLICANCIAS EN LA FORMACIÓN DE SITIOS ARQUEOLÓGICOS.....	128
RESUMEN.....	129
INTRODUCCIÓN.....	130
MATERIALES Y MÉTODOS.....	131
<i>Área de estudio.....</i>	<i>131</i>
<i>Aves carroñeras estudiadas</i>	<i>133</i>
<i>Observación y análisis de los restos óseos carroñados.....</i>	<i>133</i>
<i>Cuantificación y análisis estadístico.....</i>	<i>134</i>
RESULTADOS	135
<i>Tiempos de consumo y patrones de dispersión</i>	<i>135</i>
<i>Fracturas y modificaciones óseas</i>	<i>141</i>
DISCUSIÓN.....	144
<i>Comparación con otras aves carroñeras</i>	<i>145</i>
CAPITULO 7	149
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES	149
BIBLIOGRAFÍA.....	158

AGRADECIMIENTOS

En primera instancia quiero agradecer a mi director de tesis, Luciano J. M. “Pepe” De Santis, no sólo por haber ejercido su papel en la dirección de manera exhaustiva; sino porque me acompañó en uno de los momentos más tristes que me tocó vivir a causa de la muerte de mi padre. En esa instancia, él supo darme el apoyo, el entusiasmo y la fuerza para poder terminar la carrera. Luego, su orientación me llevó al estudio de la biología de animales vertebrados y finalmente al estudio de aves rapaces y sus egagrópilas.

A Sergio Lambertucci, quien me brindó una importante ayuda en la localización de los dormideros, como también participó en numerosas discusiones que sirvieron como orientación en el desarrollo de los capítulos de ecología trófica. También quiero agradecer su invitación a participar en los proyectos que dirige relacionados a la conservación del cóndor, lo que me permitió tener experiencias en el campo que fomentaron mis conocimientos acerca de las especies en estudio.

A mi compañero de laboratorio Fernando J. Fernández, quien estuvo presente codo a codo y vía Skype en el desarrollo de los capítulos de tafonomía. Con una mirada crítica y sin compasión alguna, fue un revisor incansable de mis textos, que sin lugar a duda han mejorado notablemente luego de sus observaciones y sugerencias. Del mismo modo también quiero agradecer a mis otros compañeros de laboratorio Luis del Papa, Fabricio Idoeta, Germán Moreira y Cesar García Esponda, con quienes compartimos numerosas discusiones que aportaron ideas, soluciones y fuentes bibliográficas.

A Claudia Montalvo, quien junto con Fernando Fernández ha colaborado en el desarrollo del capítulo VI de la tesis, parte del cual fue publicado en una revista especializada con ellos como coautores.

A Ana Trejo, quien se sumó como codirectora en la beca tipo II del CONICET, junto con Sergio Lambertucci, ha realizado importantes sugerencias y correcciones en el capítulo IV de la tesis.

A María del Mar Contaldi, Orlando Matrantuoni, Gonzalo Ignazi, Pablo Alarcón, Facundo Barbar, Emily Shepard, quienes colaboraron con las salidas al campo, como también me asistieron en muchas oportunidades con temas vinculados a estudios sobre ecología trófica de aves rapaces y aportaron bibliografía general.

A nivel personal quiero agradecer a mi madre, Elia Parolín, que brindó todos los medios para facilitar mis estudios, como también el apoyo incondicional frente a las dificultades. También quiero agradecer a mis hermanos Paula C. Ballejo y Federico Ballejo, quienes me han acompañado siempre y en toda instancia. A su vez, agradezco a Carolina G. Sena por haber estado conviviendo conmigo durante las últimas etapas de la tesis, por lo que tuvo que soportar mis nerviosismos e inquietudes.

Por último quiero agradecer a la Facultad de Ciencias Naturales y Museo (UNLP) por haber sido la institución que me formó; a la Comisión de Investigaciones Científicas de Buenos

Aires (CIC) y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por haber solventado económicamente la tesis.

RESUMEN

Los estudios de ecología trófica son relevantes porque permiten entender la estructura y estabilidad de las redes tróficas y brindar aportes a la conservación de las especies intervinientes; como también pueden contribuir a los estudios de controles de plaga y sanitarios. Este tipo de estudios en aves carroñeras son escasos en nuestro país. Por otro lado, los estudios tafonómicos actualísticos son importantes porque generan herramientas que permiten a los investigadores hacer reconstrucciones de la historia de los restos óseos analizados, con importantes implicancias en la paleontología, zooarqueología y la medicina forense. Este tipo de estudios con aves carroñeras tampoco están muy desarrollados en nuestro país, a pesar de que *Coragyps atratus* (jote cabeza negra) es un ave afín a las actividades humanas y puede interferir en la formación de sitios arqueológicos. El objetivo de esta tesis es estudiar la dieta de *C. atratus* y su relación con otras aves carroñeras del Noroeste Patagónico, como también analizar tafonómicamente los restos óseos ingeridos y no ingeridos de los animales que esta especie consume.

El Jote Cabeza Negra es una especie muy tolerante a la presencia humana y puede alimentarse de los desperdicios antrópicos, por lo que se realizó un estudio analizando egagrópilas recolectadas durante un año en un dormitorio ubicado en un contexto urbano y se lo comparó con egagrópilas recolectadas en un área rural. Los resultados obtenidos indicaron que los mamíferos exóticos fueron los más consumidos, además se registró un número alto de artrópodos. Se encontró una diferencia en la selección de carroña entre ambos dormitorios, siendo los artrópodos y *Lepus europaeus* los más comunes en Chacabuco; mientras que *Bos Taurus*, las aves y materiales sintéticos fueron los predominantes en Dina Huapi. Los individuos de este último dormitorio presentaron una selección de carroña uniforme a lo largo del año, a diferencia del dormitorio de la estancia Chacabuco que presentó variaciones que respondieron a cambios en el consumo de artrópodos durante el año.

El Cóndor (*Vultur gryphus*) y el jote cabeza colorada (*Cathartes aura*) son especies de aves carroñeras que comparten el área con el jote cabeza negra. Sin embargo, éste último ha ampliado su distribución en la zona producto de las actividades humanas y se ha sugerido que puede competir con el cóndor en el acceso a la carroña. Por lo que se analizó

la diversidad dietaria y la superposición de nicho trófico entre estas especies de aves carroñeras mediante el análisis de sus egagrópilas. Se encontró que *C. aura* tiene una mayor amplitud en la selección de carroña ya que diversifica su dieta basada principalmente en ganado doméstico, consumiendo animales más pequeños como los peces, los reptiles, aves, carnívoros y ratones. El jote cabeza negra se alimenta principalmente de ungulados introducidos y presenta una importante superposición de nicho trófico con el cóndor en áreas ubicadas lejos de los centros urbanos.

Los representantes de la familia Cathartidae que se encuentran en el Noroeste Patagónico pueden formar dormideros comunales en las cercanías de áreas de actividades humanas y de alimentarse de animales de todos los tamaños. Esta particularidad los vuelve interesantes desde un punto de vista tafonómico, ya que el regurgitado de sus egagrópilas pueden generar acumulaciones óseas que interfieren en la formación de sitios arqueológicos. Motivo por el cual se realizó un análisis tafonómico de los restos óseos recuperados de egagrópilas de Jote cabeza negra y se los comparó con aquellos restos recuperados de egagrópilas de Jote cabeza colorada y del Cóndor. Se recolectaron egagrópilas distribuidas en tres posaderos del Noroeste patagónico. Se identificaron los elementos recuperados y se evaluaron los grados de alteraciones por ácidos gástricos. *L. europaeus* y *Ovis aries* dominaron las muestras. Los restos óseos recuperados de las egagrópilas tienen una representatividad taxonómica menor en comparación con los taxones determinados por en análisis de pelos. Los elementos más representativos corresponden al autopodio, principalmente falanges. Todos ellos muestran signos de digestión, que van desde porosidades superficiales, perforaciones y fracturas, con la desaparición de la médula en muchos casos; mostrando diferencias en relación al tamaño de la presa consumida.

Por otro lado se analizaron tafonómicamente los restos no ingeridos de los animales que fueron consumidos por las aves carroñeras del Noroeste Patagónico. Para ello se analizaron una oveja adulta y una liebre que fueron sacrificadas y depositadas intencionalmente en el área; como también nueve ovejas adultas y dos ovejas juveniles que murieron naturalmente en el campo. Estos animales fueron consumidos rápidamente por las especies de la familia Cathartidae como también por chimangos (*Milvago chimango*) y caranchos (*Caracara plancus*); los elementos óseos no ingeridos mostraron un radio de dispersión de 7 m., las

mandíbulas, los miembros y la escápula fueron los elementos con mayor dispersión. A su vez se reconocieron fracturas en el esqueleto axial, como también diversos elementos con surcos superficiales; escápulas con surcos profundos y muescas; cráneos, mandíbulas y escápulas con perforaciones.

Se concluye que *C. atratus* se ve beneficiada por los cambios ambientales generados por las actividades antrópicas, por lo que aprovechan las vacantes dejadas por otras especies nativas que sufren una pérdida o disminución de sus poblaciones a causa de este tipo de actividades, como es el caso del Cóndor. Este factor es importante para tener en cuenta para incorporarlo a las estrategias de conservación de especies más vulnerables y menos flexibles al avance antrópico. Por otro lado, como se ha documentado con aves carroñeras del viejo mundo, las especies de la familia Cathartidae pueden potencialmente contribuir a la formación de sitios arqueológicos. En este caso, el rápido consumo de los cadáveres deja expuesto los restos óseos a los agentes meteorológicos, acelerando los procesos de meteorización; a su vez la dispersión diferencial de sus elementos óseos y su acumulación bajo roquedales o árboles; como también la desarticulación diferencial, siendo las mandíbulas y los miembros anteriores, los que principalmente se desarticulan; junto con los característicos daños sobre los huesos; son atributos que permiten inferir la acción de aves carroñeras sobre el cadáver y ayudan a lograr una acertada reconstrucción de la historia tafonómica de los especímenes estudiados.

ABSTRACT

Trophic ecology studies are important because they allow us to understand the structure and stability of food webs and provide contributions to the conservation of the involved species; also can contribute to studies of pest control, and health. These types of studies on scavenger birds are scarce in our country. On the other hand, actualistic taphonomic studies are important because they generate tools that allow researchers reconstruct the history of bones, with important implications for paleontology, zooarchaeology and forensics. This type of studies on scavengers are also not well developed in our country, although Black vulture (*Coragyps atratus*) is a related bird to human activities and may interfere with the formation of archaeological sites. The aim of this thesis is to study the diet of *C. atratus* and its relationship with other scavenger birds the Northwest Patagonian, as well as analyze taphonomically ingested and not ingested bones of animals that this species consumes.

The Black vulture is a very tolerant species to human presence and can feed on the anthropic waste, for a year a study was conducted by analyzing 488 pellets of two communal roosts located in rural and urban environments. The results indicated that exotic mammals were the most consumed, plus a large number of arthropods. A difference was found in the selection of carrion between roosts: arthropods and *Lepus europaeus* being the most common in Chacabuco; whereas *Bos taurus*, birds and synthetic materials were predominant in Dina Huapi. The Individuals from this latter roost presented a selection of carrion uniform throughout the year, unlike the roost of Chacabuco presented variations responding to changes in consumption of arthropods during the year.

The Andean Condor (*Vultur gryphus*) and Turkey vulture (*Cathartes aura*) are the other species of scavenger birds that share the area with Black vulture. However, this species has expanded its distribution in the area, following human activities and it has been suggested that can compete with the condor in access to carrion. A dietary diversity and trophic niche overlap between these scavengers species were analyzed. For this, pellets of these species were collected and found that *C. aura* has greater amplitude in the selection of carrion since, apart from domestic livestock, consume smaller animals such as fish, reptiles, birds, carnivores and mice. The Black vulture feeds mainly on introduced ungulates and presents

an important trophic niche overlap with the Andean condor in areas located far from urban centers.

The Cathartidae species found in Northwest Patagonian may form communal roosts near areas of human activity and feeding of animals of all sizes. This feature makes them interesting from Taphonomic point of view, because its pellets can generate bone accumulations and interfere with the formation of archaeological sites. This is why a taphonomic analysis of skeletal remains recovered from pellets of Black vulture and compared with those remains recovered from pellets of Turkey vulture and Andean condor was performed. Pellets on three Northwest Patagonian roost were collected. The recovered items were identified and the degrees of modifications by gastric acid were assessed. *Lepus europaeus* and *Ovis aries* dominated the samples. The skeletal remains recovered from the pellets have a lower taxonomic representativeness compared to the taxas determined by analysis of hairs. The most representative elements correspond to autopod, mainly phalanges. They all show signs of digestion, ranging from surface porosities, holes and fractures, with the disappearance of the marrow in many cases; showing differences in relation to the size of prey consumed.

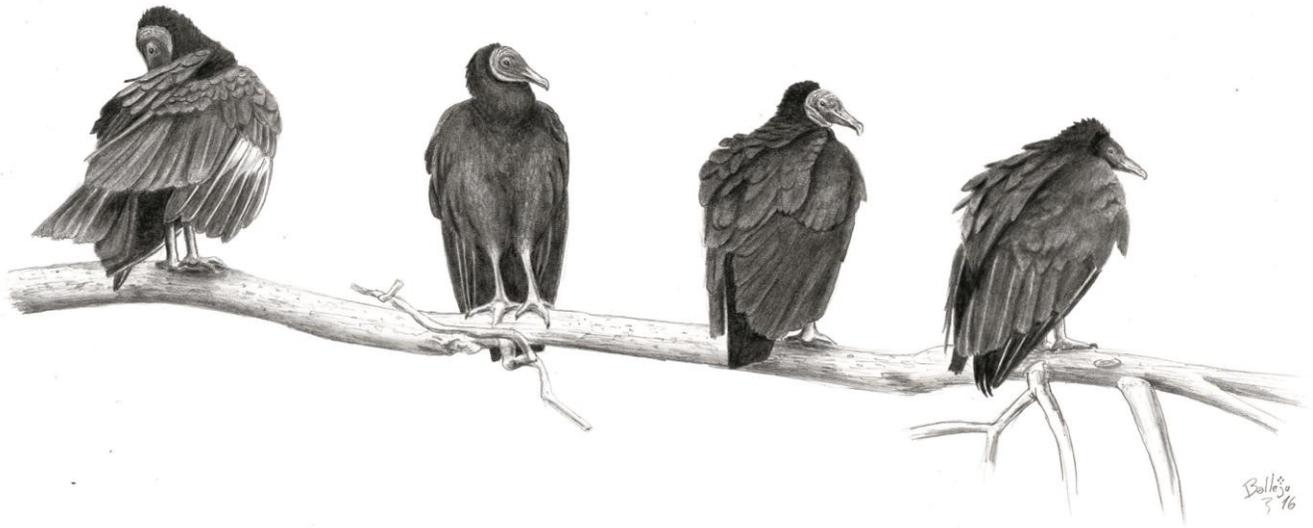
On the other hand, it was analyzed taphonomically the uneaten remains of animals that were consumed by scavenger birds of Northwest Patagonian. For this purpose an adult sheep and a hare that were intentionally killed and deposited in the area were analyzed; as well as nine adult sheep and two young sheep that died naturally in the field. These animals were quickly consumed by the named species of the family Cathartidae as by chimangos (*Milvago chimango*) and Caranchos (*Caracara plancus*); the not ingested bones showed dispersion within 7 m., jaws, limbs and scapula were the elements with greater dispersion. In turn they may be fractures in the axial skeleton, as well as various elements with surface grooves; blades with deep grooves and notches; skulls, jaws and blades with perforations.

It is concluded that *C. atratus* is benefiting from environmental changes caused by human activities, so take advantage of the vacancies left by other native species that suffer a loss or decrease in their populations because of these activities, as is the Condor case. This factor is important to consider to incorporate into conservation strategies to the most vulnerable and less flexible species to the anthropic progress.

On the other hand, as has been documented on Old World scavenger birds, the Cathartidae species can potentially contribute to the formation of archaeological sites. In this case, the rapid consumption of carcass left exposed the bones to weather, accelerating the weathering processes; turn the differential dispersion of bone elements and their accumulation on rock shelter or under trees; as well as the differential disarticulation, with jaws and forelegs mainly disarticulated; along with the characteristic damage of their bones; They are attributes that allow us to infer the action of scavenger birds on the carcass and help to achieve a successful reconstruction of the taphonomic history of the specimens studied.

CAPÍTULO I

INTRODUCCIÓN



Jotes cabeza negra sobre rama. Técnica: Grafito. Fernando Ballejo

ANTECEDENTES GENERALES:

La ecología trófica es una disciplina muy amplia que incluye diversos aspectos tales como: los comportamientos y estrategias para obtener el alimento; las relaciones tróficas intra e interespecíficas, como así también estudios sobre dieta, aspecto que es uno de los más desarrollados (Bó et al., 2007). Los estudios de ecología trófica son relevantes ya que permiten entender la estructura y estabilidad de las redes tróficas (Moore et al., 2004; Rooney et al. 2006; Wilson y Wolkovich, 2011) de modo que se puedan brindar aportes a la conservación de las especies intervinientes (e.g. Kane et al., 2015; Margalida et al., 2009; Lambertucci et al. 2009;); como también pueden contribuir a los estudios de controles de plaga, ya que permiten reconocer los taxones que se alimentan de especies perjudiciales para la agricultura, como también animales portadores de enfermedades (Bó et al., 2007). A su vez, permiten entender y solventar el conflicto humano-depredador, en los casos donde el taxón en estudio se alimentan de fauna con interés económico para el humano (Shelton, 2004).

Los estudios sobre ecología trófica en aves rapaces diurnas han sido de gran interés en la literatura científica mundial (e.g. Errington 1930; Sánchez et al. 2008), incluyendo la Argentina (Bó et al., 2007; Pardiñas y Cirignoli 2002). No obstante, los antecedentes sobre este tema en aves cuyas dietas integran la carroña son escasos en nuestro país, centrándose principalmente en *Caracara plancus* (Travaini et al., 2001; Vargas y Bó, 2007). En lo que concierne al análisis sobre hábitos alimenticios de los jotes, existen algunas contribuciones en otras partes del mundo (Coleman y Fraser, 1987; Hiraldo et al., 1991; Iñigo Elías, 1987; Paterson, 1984; Thomaidis et al., 1989; Yahner et al., 1990), sin embargo en la Argentina, permanecen desconocidos; los escasos estudios se remiten a la observación de jerarquías en el uso del recurso a nivel intra e interespecífico (Travaini et al., 1998) y sobre la influencia de los animales muertos en rutas sobre las comunidades de jotes y otras aves carroñeras (Donazar et al., 1993; Goldstein y Hibbits, 2004; Lambertucci et al., 2011, 2009a; Travaini et al., 1995).

Por otro lado, en cuanto a los estudios tafonómicos actualísticos en aves rapaces, la situación es semejante, de modo que la mayor parte de las investigaciones en la Argentina y en el extranjero se centran en Falconiformes y Strigiformes (Andrews, 1990; Bochensky

et al., 1999, 1997; Duke et al., 1975; Gómez y Kaufmann, 2007; Hoffman, 1988; Montalvo et al., 2011).

En el Noroeste Patagónico existen tres especies de la familia Cathartidae: *Coragyps atratus*, (jote de cabeza negra), *Cathartes aura* (jote de cabeza colorada) y *Vultur gryphus* (cóndor) (Houston, 1994).

Los trabajos sobre su dieta describen a estas aves como carroñeras (Devault et al., 2004; Kelly et al., 2007; Yahner et al., 1990), las cuales se alimentan de animales domésticos o pueden ampliar su espectro incluyendo aves, reptiles, mamíferos, insectos, vegetales y hasta materiales no biológicos (Kelly et al., 2007; Thomaidis et al., 1989). También pueden cumplir el rol de depredadores, capturando pequeños vertebrados silvestres o domésticos (DeVault et al., 2003; Iñigo Elías, 1987).

Los restos óseos y dentarios carroñados o depredados por aves rapaces pueden incorporarse al registro arqueológico y paleontológico formando acumulaciones, muchas veces de difícil interpretación para los investigadores (Andrews, 1990; Hoffman, 1988; Stalh, 1996). En este sentido, los estudios tafonómicos cobran una gran relevancia dado que son una de las vías más importantes para discriminar los diferentes procesos intervinientes en la formación de los conjuntos (Andrews, 1990). Es por este motivo que un abordaje tafonómico actualístico aportará elementos que ayuden a establecer las características diagnósticas que ambas especies de jotes imprimen sobre los huesos de sus presas y de ese modo, esos datos podrán ser extrapolados al registro fósil (Andrews, 1990).

Por otra parte, los jotes pueden dejar marcas identificables sobre los huesos gracias a la acción del pico y las patas, por lo que el conocimiento de los procesos tafonómicos implicados en sus actividades carroñeras sobre la fauna local pueden ser útiles para explicar alteraciones post mortem sufridas por cadáveres humanos localizados en el campo, de modo que, una mayor comprensión de estos procesos pueden proveer a los investigadores forenses la información necesaria tanto para evaluar apropiadamente la escena, como también para hacer estimaciones más certeras de los intervalos post mortem (Reeves, 2009)

OBJETIVOS

Objetivo general:

Estudiar la dieta de *Coragyps atratus* en comparación con *Cathartes aura* y *Vultur gryphus*; a su vez, analizar el estado tafonómico de los restos óseos y dentarios recuperados, tanto de sus egagrópilas como de los restos no ingeridos.

Objetivos específicos

a-Estudiar la dieta de *Coragyps atratus* en el Noroeste Patagónico

b-Determinar el uso de carroña en ambientes urbanos y rurales

c-Analizar el solapamiento del nicho trófico con otros representantes de la familia Cathartidae en el área

d-Efectuar el análisis tafonómico de los restos óseos y dentarios ingeridos y no ingeridos.

HIPÓTESIS

H1- El consumo de carroña difiere en relación a los distintos tipos de ambientes.

Se espera encontrar diferencias en la selección del tipo de alimento en los ambientes rurales y urbanos.

H2- . El solapamiento de nicho trófico es mayor entre *Coragyps atratus* y *V. gryphus* que entre *C. atratus* y *Cathartes aura*.

Se espera encontrar diferencias en la selección de presas con relación al tamaño de las mismas, ya que hay evidencias de que *C. aura* es capaz de localizar ítems presa de menor tamaño, gracias al mejor desarrollo del sentido del olfato.

H3- El grado de pérdida, fragmentación y corrosión gástrica en los elementos óseos y dentarios digeridos, varía de fuerte a extremo y se espera la existencia de marcas identificables sobre los restos no ingeridos.

FUNDAMENTOS DE LA ELECCIÓN DEL TEMA

El proyecto propone realizar el estudio de la dieta de *C. atratus*, debido a los escasos trabajos publicados sobre el tema, por lo que se pretende ampliar los conocimientos sobre algunos aspectos de la ecología trófica de esta especie en el área de estudio. Se considera importante realizar estos registros, ya que pueden reducir o ampliar focos infecciosos en caso de un brote epidemiológico y por otro lado, su creciente número poblacional puede influir negativamente sobre otras especies del mismo gremio.

Por otro lado los estudios tafonómicos son una de las vías más importantes para discriminar los diferentes procesos intervinientes en la formación de los agregados arqueofaunísticos. Es por este motivo que el abordaje tafonómico actualístico propuesto en este proyecto, aportará elementos que ayuden a entender la formación de las asociaciones en cualquier área donde éstas aves se distribuyen.

DETRITOS Y CARROÑA

El detrito puede ser definido como cualquier forma de materia orgánica muerta, incluyendo diferentes tipos de tejidos vegetales como hojarasca, madera y algas; microorganismos muertos; desechos como lo son las egagrópilas, el guano, el estiércol; productos secretados, excretados o exudados por organismos como son los polímeros extracelulares, néctar, matriz extracelular, mucinas; como también tejidos de metazoos de todos los tamaños como lo es la carroña (Moore et al., 2004; Swift et al., 1979).

El detrito es una fuente de energía y nutrientes para los organismos, funciona como un recurso basal junto con los productores primarios en la mayoría de las redes tróficas (Moore y William Hunt, 1988). En este sentido, pueden afectar las estructuras tróficas, estabilizándolas o generando cadenas alimenticias más largas, ya que su aporte energético tiene el potencial de soportar una mayor diversidad de especies, así como las biomasas de los grandes predadores (Hairston y Hairston, 1993; Moore et al., 2004).

La carroña es una pequeña parte del total de detritos, sin embargo su rol en el ciclo de nutrientes y en la dinámica de comunidades es muy importante gracias a su riqueza en macronutrientes claves, como el nitrógeno y fósforo (Moore et al., 2004; Swift et al., 1979). Una de sus peculiaridades es su disponibilidad episódica, como un recurso pulsátil y espaciado en parches, donde cada cadáver funciona como un *hot-spot* de actividad biológica y química que se ve más pronunciada en grandes vertebrados (Barton et al., 2013; Wilson y Wolkovich, 2011). Los procesos que ocurren durante las diferentes fases de descomposición proveen de mecanismos por los que los grandes cadáveres afectan sus alrededores y a los organismos asociados.

El consumo de carroña es un tipo de alimentación detritívora y debe ser tomada en cuenta en la estructura y estabilidad de las redes alimenticias (Barton et al., 2013; Moore et al., 2004; Wilson y Wolkovich, 2011). En dichas redes, los nutrientes de la carroña son canalizados a través de las bacterias y hongos, los cuales secuencialmente degradan y mineralizan las grandes y complejas moléculas orgánicas que componen los tejidos del animal. De esta manera aportan una serie de nutrientes al suelo como son el potasio, sodio, nitrógeno, azufre, fósforo, magnesio y calcio (Parmenter y MacMahon, 2009): elementos claves, que al ser reciclados son incorporados a los tejidos de las plantas y así pueden ser

consumidos por herbívoros y sus predadores (Moore et al., 2004). Todos los animales, independientemente de la posición trófica que tienen, terminan entrando al pool de carroña con su muerte. Por lo que la ecología de la carroña es central para unificar las cadenas de todos los animales con el ciclo de la energía y nutrientes en sus ecosistemas (Barton et al., 2013).

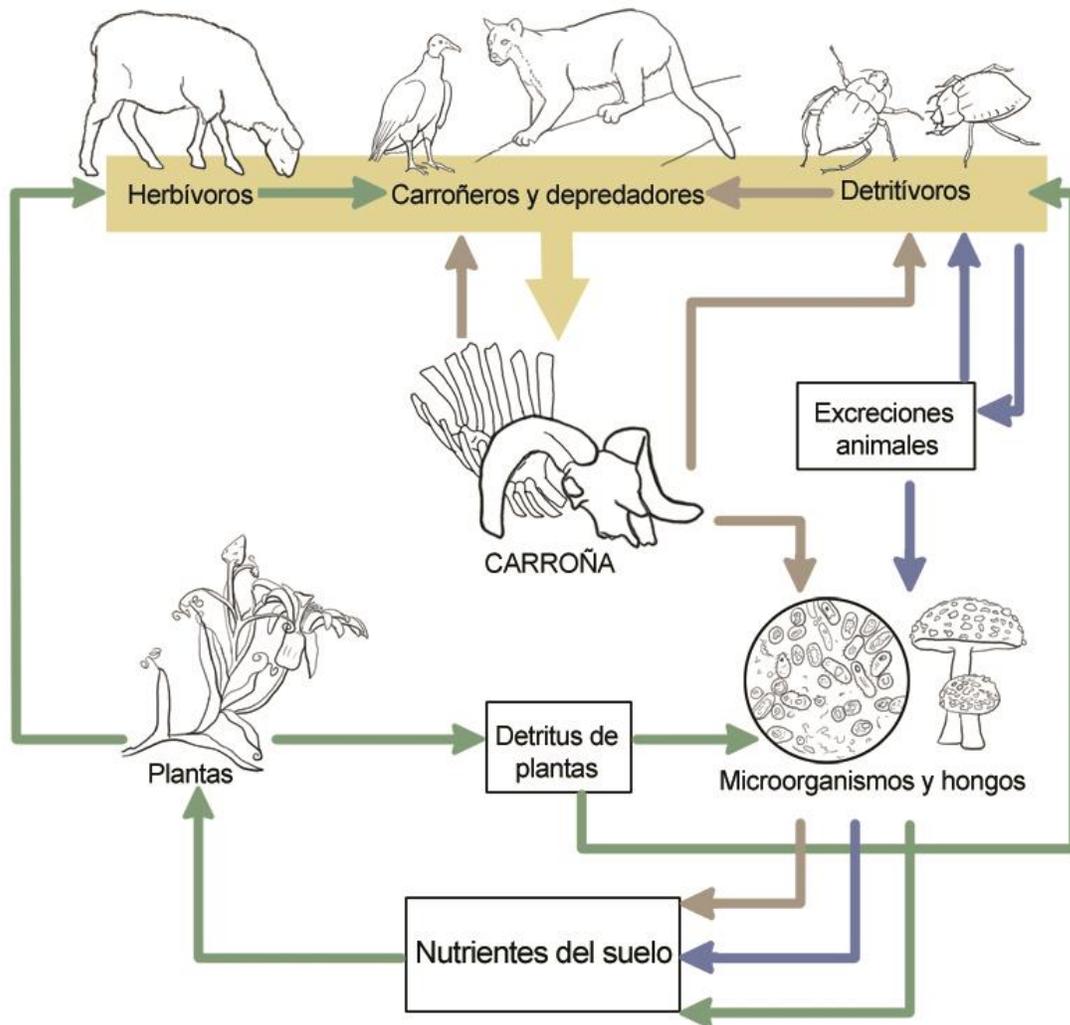


Fig 1.1. La caja amarilla representa todos los animales vivos y su contribución potencial al pool de carroña. Las flechas marrones son el flujo de energía y materia desde la carroña a través de los carroñeros vertebrados e invertebrados detritívoros y la canalización de los nutrientes de la carroña a través de los microbios y hongos al pool de nutrientes del suelo. Las flechas azules muestran la transferencia de energía por excreción de los animales vivos a los detritívoros y microbios. Las flechas verdes, el flujo de nutrientes via las plantas, empezando desde los nutrientes del suelo y su

pasaje por los herbívoros y sus depredadores. La mayoría de la biomasa de las plantas no es consumida por los animales, por lo que forma un importante recurso que es canalizado a través de los detritívoros y microbios (Modificado y redibujado de Barton et al. 2013: pag. 763).

La disponibilidad de carroña se ve influenciada por una gran variabilidad de factores en los distintos ecosistemas. Su ubicación espacial depende del lugar de muerte del animal y las causas que condujeron su deceso influyen en la misma; estas causas son muy diversas, he incluyen factores como la depredación, malnutrición, enfermedades y accidentes, entre otros. Si bien, la depredación es una causa usual de muerte en muchos ecosistemas, no siempre dejan al cadáver a disposición de los carroñeros, ya que usualmente el depredador ingiere toda la presa o la resguarda para alimentarse después (DeVault et al., 2003). El papel de los depredadores no sólo puede aumentar la disponibilidad de carroña al matar y dejar los restos no ingeridos a los carroñeros, sino que su interacción depredador-presa genera una regulación, que si el depredador declina aumenta el número de presas, exponiéndolas al riesgo de enfermedades epidémicas y mortalidades masivas que usualmente están asociadas a este tipo de crecimientos demográficos (Wilson y Wolkovich, 2011).

La disponibilidad de carroña también varía por fenómenos temporales predecibles como son las estaciones. En zonas donde los inviernos son muy fríos, la consecuente acumulación de nieve, puede causar muchas muertes por hambruna. Por otro lado, si los veranos son muy cálidos, las sequías pueden causar la muerte por deshidratación. A su vez, su disponibilidad puede estar causada por fenómenos no predecibles como epidemias, o incendios (DeVault et al., 2003; Wilson y Wolkovich, 2011).

Una vez que el animal ha muerto, el cadáver queda disponible para que sea disputado por los vertebrados carroñeros, de los cuales tendrán mayor éxito aquellos que son capaces de detectar y consumir la carroña rápidamente (DeVault et al., 2003). Sin embargo, no sólo tienen que competir con otros vertebrados para tener acceso a la carroña, sino que lo hacen con organismos descomponedores como bacterias, hongos e insectos. La actividad de los microbios en el cadáver, genera compuestos como el ácido sulfúrico, que son tóxicos para los vertebrados. Sin embargo, en bajas concentraciones, estos compuestos sirven como atrayente, de forma que los productos de la descomposición por microbios pasan de ser

atractivos a repulsivos con el tiempo y concentración; así la carroña llega a un estado óptimo cuando es lo suficiente odorífera como para poder ser detectada a la distancia, pero no lo suficiente como para llegar a ser tóxica (DeVault et al., 2003). De todas formas, para aprovechar la carroña más eficientemente, los vertebrados carroñeros han tenido que desarrollar enzimas detoxificantes y estructuras morfológicas que los protegen de las bacterias y optimizan el costo metabólico de los procesos de detoxificación.

Los cadáveres son un reservorio considerable de microorganismos de carácter patógeno (Ocando et al., 1991), los cuales pueden comprometer tanto la integridad y salud de animales domésticos, como también de los humanos (Houston y Cooper, 1975; Ogada et al., 2012). Las especies carroñeras pueden disminuir el foco de infección de animales que murieron por enfermedad; esto se debe a la rapidez en que consumen la totalidad de los tejidos blandos de un animal de gran tamaño (Schlatter et al., 1978). En este sentido, estudios experimentales sobre consumo de cadáveres por jotes, han demostrado su eficacia y rapidez (Devault et al., 2004; Hernández et al., 1987; Reeves, 2009). Sin embargo, algunos organismos patógenos pueden ser llevados pasivamente en las patas y plumas, e incluso, en algunas especies logran sobrevivir al pasaje por el estómago, por lo que pueden potencialmente generar una transmisión en nuevas áreas (Houston y Cooper, 1975). Si bien este tipo de estudios no se ha realizado con los jotes, existen publicaciones que analizan este problema con gaviotas del género *Larus*, especies que también forrajean en grandes grupos y se alimentan de basura y carroña (Butterfield et al. 1983; La Sala et al. 2013). Por ende, es de gran relevancia el conocimiento de la ecología trófica de los jotes, ya que identificar los ítems alimenticios consumidos en los distintos tipos de ambientes (rurales y urbanos), puede servir para generar predicciones en la transmisión de aquellos patógenos que pueden ser transportados por estas aves. En este sentido, muchos patógenos consumidos en basurales (ejemplo *Salmonella*, *Escherichia coli*) (Butterfield et al. 1983; La Sala et al. 2013) pueden ser transportados a zonas rurales y afectar el ganado y la fauna autóctona del lugar; como así también aquellos patógenos incorporados en zonas rurales (ejemplo *Bacillus anthracis* o Anthrax) (Houston y Cooper, 1975) pueden ser transportados a áreas antrópicas afectando la salud de la población humana.

Las aves carroñeras pueden ser separadas en dos categorías; por un lado están los carroñeros facultativos, que utilizan la carroña como recurso alimenticio, pero también son capaces de cazar presas vivas. Esta categoría incluye a los chimangos y caranchos. Por otro lado, a los carroñeros que sólo se alimentan de animales muertos, ya que no tienen las herramientas anatómicas y comportamentales para cazar, se los llama carroñeros obligados. Las aves carroñeras obligadas son las más especializadas para el consumo de carroña, debido a que han desarrollado estrategias que permiten localizarla con un costo energético muy bajo. Dentro de las adaptaciones desarrolladas para facilitar la localización y aprovechamiento de la carroña, se pueden nombrar la superficie alar y el hábito de planear aprovechando las corrientes térmicas, lo que les permite mantenerse en el aire buscando nuevas fuentes de comida sin gastar mucha energía (Shepard y Lambertucci, 2013; Shepard et al., 2013). Este hecho, acompañado de una aguda vista y/o un sentido del olfato (Houston, 1988), son notables ventajas para este fin. A su vez, el gran tamaño corporal facilita el desarrollo del vuelo planeado y permite almacenar mayor cantidad de reservas alimenticias (Ruxton y Houston, 2004). Por otro lado, la reducción de plumas en la cabeza, evita que se adhiera carne putrefacta, además de funcionar como un sistema termorregulador (Ward et al., 2008). A su vez presentan importantes buches que les permiten reservar hasta dos kilos de carne. Estos buches son tan conspicuos que se ven a simple vista cuando están llenos, presentando vivos colores en algunas especies; lo que serviría como indicador de estatus (Houston, 1994).

Las aves carroñeras obligadas incluyen a los buitres del viejo y nuevo mundo. Los buitres del viejo mundo incluyen una serie de especies de la familia Accipitridae. Ejemplos conocidos son *Gyps fulvus* (Buitre leonado), *Aegypus monachus* (Buitre negro), *Gypaetus barbatus* (Quebrantahuesos) y *Neophron percnopterus* (Alimoche) (Houston, 1994; Houston, 1994). Por otro lado, los buitres del nuevo mundo están dentro de la familia Cathartidae y están representados por dos especies de Cóndores: *Vultur gryphus* (Cóndor andino) y *Gymnogyps californianus* (Cóndor californiano), cinco especies de jotes: *Cathartes aura* (Jote cabeza colorada), *C. burrobianus*, (Jote cabeza amarilla), *C.*

melambrotus (jote gande de cabeza amarilla), *Coragyps atratus* (Jote cabeza negra), *Sarcorramphus papa* (Jote real), todas estas especies están presentes en la Argentina, menos *G. californianus* (Houston, 1994).

Las similitudes anatómicas entre los buitres del viejo y nuevo mundo, son notables: Ambos grupos tienen poderosos picos, cabezas desprovistas de plumas, tienen pocos casos de dimorfismo sexual y poseen grandes superficies alares que les permiten planear. A pesar de estas similitudes, la filogenia de estas aves es controversial. En un principio se consideraba que todos los buitres eran monotípicos, fundamentalmente por las nombradas similitudes morfológicas (Campbell, 2014a). Con la incorporación de estudios moleculares y de ADN, se concluyó que los buitres forman un grupo polifilético. Por lo que las similitudes entre ambos grupos son un caso de convergencia evolutiva, conforme a las adaptaciones a la vida carroñera (Campbell, 2014a). La mayoría de los estudios concuerdan en que los buitres del nuevo mundo son un grupo monofilético, separado de los buitres del viejo mundo y están muy asociados a las cigüeñas (Campbell, 2014a; Houston, 1994; Mahmood et al., 2014; Seibold y Helbig, 1995; Sibley y Ahlquist, 1990; Wink y Sauer-Gürth, 2004; Wink, 1995); motivo por el cual, en los libros se los suele incluir dentro de la familia Cathartidae, orden Ciconiiformes (Houston, 1994; Emslie, 1988; Ferguson-Lee y Christie, 2001; Grzimek's, 2002).

Además de las diferencias moleculares, los catártidos difieren de las aves de presa en aspectos morfológicos y comportamentales; tales como: la presencia de una incipiente membrana palmar entre los dedos; la falta de siringe; la debilidad en sus miembros posteriores; la forma y posición de las fosas nasales; la falta de una ceja ósea sobre las órbitas y el comportamiento de defecar los miembros posteriores para la termorregulación (Campbell, 2014a). Estos atributos, junto con características de la estructura ósea, la formación embrionaria del cráneo y la disposición de ciertos músculos; los asemeja a los Ciconiiformes (Houston, 1994).

La filogenia de estas aves sigue en discusión, ya que existen una serie de estudios recientes de ADN que no encuentran asociaciones entre los buitres del nuevo mundo y las cigüeñas, pero sí encuentran una mayor afinidad con aves raptores de la familia Accipitridae (Ericson et al., 2006; Hackett et al., 2008; Prum et al. 2015).

BIOLOGÍA DE LA FAMILIA CATHARTIDAE

Las especies pertenecientes a la familia Cathartidae se distribuyen desde el centro de Estados Unidos, hasta Tierra del Fuego en la Argentina. La distribución más amplia la presenta *C. aura*, seguida *C. atratus* y la distribución más acotada la presenta *G. californianus*, quién sólo se lo encuentra en California, Estados Unidos (Houston, 1994).

Abarcan desde tamaños medianos, como *C. atratus* (56-68 cm y 1.100-1.900 g) hasta incluir las especies de aves más grandes del mundo, como *V. gryphus* (100-130 cm y 11.000-15.000 g en el macho) (Houston, 1994). Tienen un plumaje oscuro, con algunas regiones blancas como en el caso de *V. gryphus* y *S. papa*. La manifestación de colores es evidente en la cabeza y cuello, que se mantienen desprovistas de plumas. *S. papa* es la especie que presenta un colorido más conspicuo y *C. atratus* está en el otro extremo. Estos colores se desarrollan en el adulto y tiene funciones de reconocimiento y demostración de estatus (Houston, 1994). Durante las interacciones intraespecíficas de *V. gryphus* sobre la carroña, la gama de colores cambia desde el rosa, amarillo, gris, naranja y rojos en pocos segundos, especialmente en los machos, lo que sugiere un rol como indicadores de dominancia y ayuda a establecer las jerarquías en la alimentación. Los colores se manifiestan por la presencia de carotenos en sangre y por la constricción o dilatación de los capilares (Blanco et al., 2013).

El tamaño corporal, junto con una amplia superficie alar son atributos comunes en aves planeadoras (Ruxton y Houston, 2004). La eficiencia en el vuelo planeado está relacionada con una baja carga alar: presentan una importante superficie del ala, en relación al volumen corporal (Houston, 1988; Pennycuick, 1972). Otra de las adaptaciones a la vida carroñera es el desarrollo evolutivo de cuerpos grande, ya que los animales grandes pueden consumir más cantidad de comida en cada encuentro y, por lo tanto, generar mayores reservas que los animales chicos (Ruxton y Houston, 2004). A su vez, esto tiene ventajas en el vuelo planeado, ya que la velocidad de vuelo está determinada por la masa corporal, de modo que las aves más pesadas, pueden buscar comida atravesando áreas más grandes (Ruxton y Houston, 2004). Las especies de mayor tamaño como *V. gryphus* se encuentran en regiones montañosas, donde los vientos proveen de excelentes condiciones de vuelo, mientras que las especies de menor tamaño se suelen encontrar en áreas planas (Ruxton y Houston,

2004). Sumado a esto, el tamaño corporal permite obtener ventajas en las interacciones competitivas interespecíficas frente a la carroña (Houston, 1988).

Las aves planeadoras aprovechan la energía cinética que se encuentra disponible en las corrientes ascendentes. Estas corrientes pueden ser de dos tipos: térmicas, cuando se generan por calentamiento de las capas de aire más próximas a la superficie terrestre, lo que reduce su densidad y se elevan verticalmente; o también pueden ser corrientes ascendentes orográficas, producto del choque del aire con zonas elevadas del terreno que desvía la dirección de la corriente hacia arriba. Cuando aves planeadoras entran en una corriente ascendente, disminuyen la velocidad de vuelo y se desplazan formando grandes círculos para mantener la posición sobre dicha corriente, mientras que los vientos ascendentes hacen que el ave vaya ganando altura. Una vez que se ha alcanzado la altura suficiente, se desplaza planeando y descendiendo levemente hasta que encuentra otra corriente ascendente. Este método reduce la necesidad de aletear, con el gasto energético que esto conlleva (Pennycuick, 1972). De hecho, *V. gryphus* no puede mantenerse en el aire aleteando, sino que está bien adaptado para el vuelo planeado en áreas con grandes elevaciones del terreno, como también donde los vientos son fuertes. Por otro lado, aves de menor porte como *C. atratus*, están mejor adaptadas a terrenos con elevación más bajas y con vientos y corrientes ascendentes más débiles (Shepard y Lambertucci, 2013).

Las distintas especies de Cathartidae difieren en sus técnicas de vuelo, *V. gryphus* y *C. atratus* vuelan a grandes alturas donde aprovechan su excelente sentido de la vista para observar de forma panorámica el área. Por otro lado, las especies del género *Cathartes* vuelan a baja altura ya que utilizan el sentido del olfato para encontrar la comida. A diferencia de las otras especies de la familia, los representantes de este género tienen el sentido del olfato altamente desarrollado. Bang (1964) realizó un estudio comparativo entre *C. atratus* y *C. aura* donde destaca las diferencias anatómicas entre los lóbulos olfatorios y las diferencias craneales ajustadas al desarrollo de este tipo de órgano de los sentidos. Encontró que *C. aura* presenta un desarrollo muy notable de este sentido y señala: “*It is obvious that the chemical sense is too complex to be limited by use of the word “smell,” which is inevitably associated with human experience.*” (Bang, 1964). Esta extraordinaria facultad, le permite a *C. aura* buscar alimento en zonas donde las otras especies no pueden,

por lo que son capaces de localizar cadáveres que están ocultos a la vista, ya sea por su pequeño tamaño; porque están enterrados; o porque están en zonas donde la visión es pobre, como en el caso de los bosques (Houston, 1988).

Algunas especies de la familia tienen la peculiaridad de formar dormideros o posaderos comunales, los cuales consisten en agrupaciones de muchos individuos sobre árboles, roquedales, o también en construcciones antrópicas, como antenas. Estos brindan protección a las condiciones climáticas desfavorables, además de ofrecer la altura necesaria para facilitar el vuelo (Lambertucci y Ruggiero, 2013; Wright et al., 1986). La elección de estos lugares está íntimamente influenciada por la cercanía de fuentes alimenticias, como son los basurales o cascos de estancia en el caso *C. atratus* (Novaes y Cintra, 2013), o la cercanía a zonas de nidificación, ya que los dormideros y los lugares de nidificación no son coincidentes (Lambertucci et al., 2008). Los motivos por que se originó este tipo de agrupamiento no está del todo claro, Beauchamp (1999) realizó una revisión sobre las hipótesis que están en discusión y que giran en torno a tres ejes: a) la termorregulación por amontonamiento y protección de los vientos, b) la reducción de los riesgos de depredación por efecto de dilución y protección y c) acrecentar la eficacia en la búsqueda de comida (Beauchamp, 1999). En este sentido, se discute la posibilidad de que los dormideros funcionen como centros de información, de modo que la información de la ubicación del cadáver, que por su gran tamaño no fue consumidos en su totalidad durante el día, es transmitida a otros individuos del dormidero, desencadenando que en los días continuos haya un número creciente de individuos alimentándose de él (Buckley, 1997; Rabenold, 1987; Ward y Zahavi, 1973). Se han realizado estudios que concluyen que esta estrategia es utilizada por *C. atratus*; a diferencia de *C. aura* (Buckley, 1997; Prior y Weatherhead, 1991). Por otro lado, el regreso diario de los carroñeros al dormidero, induce a una concentración de carroñeros en el espacio, lo que permite que los individuos puedan explotar más eficientemente los cadáveres encontrados por otros individuos por una estrategia denominada “*local enhancement*” (Buckley, 1996). Esta estrategia es un tipo particular de intercambio de información, donde las aves que se están alimentando de un cadáver (o incluso la que están descendiendo al mismo), pueden ser observadas desde considerables distancias indicando la presencia del cadáver a las aves que se encuentran más alejadas (Buckley, 1996).

Todas las especies de la familia Cathartidae son carroñeras obligadas y muchas de ellas tienen distribuciones que se solapan entre sí. Por ejemplo, en el Noreste Argentino, se pueden encontrar *C. aura*, *C. burrobianus*, *C. melambrotus*, *C. atratus* y *S. papa*. A su vez, en el Noroeste patagónico se encuentran *V. gryphus*, *C. aura* y *C. atratus* (Houston, 1994). Esto podría indicar que existe una competencia por el recurso tan efímero y aleatorio como es la carroña. Sin embargo, cada una de estas especies ha evolucionado para aprovechar los recursos de manera diferente mediante singularidades en las estrategias de búsqueda del recurso y utilización del mismo, como también por mantener jerarquías en sus interacciones interespecíficas (Houston, 1988). Este tipo de coevolución entre los miembros de un mismo gremio, fue bien estudiada en las aves carroñeras del viejo mundo (Blázquez et al., 2009; Cortés-Avizanda et al., 2010; Kendall, 2014; Kruuk, 1967). Sin embargo, con respecto a las aves carroñeras del nuevo mundo, sus estudios son menos numerosos, destacándose los aportes de (Buckley, 1996; Hertel, 1994; Hiraldo et al., 1991; Houston, 1988; Wallace y Temple, 1987).

Los primeros estudios de esta temática fueron realizados por Houston (1988) sobre la competición por comida entre catártidos en Venezuela, donde cohabitan *C. aura*, *C. burrobianus*, *C. melambrotus*, *C. atratus*, junto con *S. papa*. Luego de identificar las aves carroñeras participantes y las interacciones sobre cadáveres de gallinas depositadas por dicho autor; halló que *C. aura* y *C. atratus* eran los primeros en encontrar el cadáver. A su vez, observó que éste último arribaba en grupos numerosos y era más probable que descienda hacia la comida cuando ya estaban presentes otras aves. Por otro lado, halló que *C. atratus* tiene dificultades en encontrar el cadáver en áreas cerradas como el bosque, a diferencia de lo que pasa en áreas abiertas. Por otro lado, *S. papa* tiene la suficiente fuerza como para mover y destripar con mayor facilidad los cadáveres de mayor tamaño.

Cuando varias especies de aves carroñeras están alimentándose de un mismo cadáver están a merced de sufrir agresiones inter o intraespecíficas. Este tipo de interacciones establece una jerarquía en el uso del recurso. En principio, las especies de mayor tamaño y que ya alcanzaron la etapa adulta, son las que frecuentemente dominan este tipo de interacción frente a las más pequeñas o juveniles. En este sentido, *S. papa* y *V. gryphus* desplazan a las aves más pequeñas. A su vez, *V. gryphus* macho es dominante frente a la

hembra (Houston, 1988; Wallace y Temple, 1987). Un hecho importante, cuyas consecuencias se discutirán en esta tesis es que *C. atratus* puede ser desplazado de la carroña cuando tienen enfrentamientos uno a uno con especies de similar tamaño. Sin embargo, se vuelve dominante cuando se presenta en grandes números, desplazando incluso a especies mayores como *V. gryphus* (Carrete et al., 2010; Houston, 1988; Wallace y Temple, 1987).

BIOLOGÍA DEL JOTE CABEZA NEGRA

El jote cabeza negra, también llamado zopilote, gallinazo, cuervo y en inglés Black vulture, corresponde a la especie *Coragyps atratus* (Houston, 1994), dentro de la familia Cathartidae. Se reconocen tres sub especies: *C. a. atratus* (Bechstein, 1793) que se distribuye desde el Sur de Estados Unidos hasta el Norte de Méjico; *C. a. brasiliensis* (Bonaparte, 1850), se distribuye desde América Central hasta el Norte y Este de América del Sur; y *C. a. foetens* (Lichtenstein, 1817) que se encuentra en el Oeste de América del Sur y se diferencia de las anteriores por ser más oscuros y tener las manchas blancas de las alas más pequeñas que en las otras subespecies (Houston, 1994).

Es un ave de tamaño mediano (56-69 cm) y un diámetro de alas de 1,37 a 1,50 m, con un peso de entre 1,1 a 2 kg. Sus plumas son completamente negras, con excepción de un parche gris claro en la parte ventral del ala, en la base de las plumas primarias. Los juveniles pueden presentar una corona de plumas blancas sobre la cabeza; plumas que van perdiendo con la edad. Los adultos presentan la cabeza desprovista de plumas y a medida que entran en edad avanzada acrecientan el número de pliegues y verrugas. No tienen dimorfismo sexual (Houston, 1994; Grzimek's, 2002).

Se distribuyen desde el sur de Estados Unidos hasta la provincia de Chubut en la Patagonia Argentina. Habitando en una gran diversidad de ambientes, desde zonas montañosas, hasta regiones planas (Goodrich y Smith, 2008). Son aves gregarias, que se agrupan formando posaderos o dormideros con numerosos individuos.. La elección de estos árboles por parte de los jotes cabeza negra está íntimamente influenciada por la cercanía de

fuentes alimenticias (Novaes y Cintra, 2013). Motivo por el cual muchos de ellos están cerca de zonas urbanas o cercanas a cascos de estancias (Houston, 1994; Iñigo Elías, 1987).

Los jotes cabeza negra presentan inmunidad frente a patógenos que se encuentran frecuentemente en los cadáveres. Su suero presenta anticuerpos contra la toxoplasmosis y micoplasmosis, pero con ausencia de enfermedad, lo que sugiere la presencia latente de la misma. A su vez presenta una inmunidad natural frente a la salmonella y la brucelosis, ya que no se encontró una respuesta humoral en las aves que se alimentaron de animales que sufrieron estas enfermedades (Ocando et al., 1991).

ANTECEDENTES EN SU DIETA

Son aves que consumen principalmente los músculos y vísceras de los cadáveres de animales domésticos, aunque también pueden incorporar cadáveres de animales silvestres a su dieta (Coleman y Fraser, 1987; Houston, 1988). *Bos taurus* (vaca), *Ovis aries* (oveja), *Sus scroffa* (cerdo) son los taxones que más aparecen en sus egagrópilas (Coleman y Fraser, 1987; Iñigo Elías, 1987). Muchos estudios sobre la dieta de esa especie se realizaron en base al análisis de egagrópilas recolectadas en dormideros donde cohabitaban con *C. aura*. En estos estudios, la diversidad de taxones consumidos es muy amplia e incluyen mamíferos domésticos de distintos tamaños, como también reptiles, aves, mamíferos silvestres, plantas e insectos (Kelly et al., 2007; Yahner et al., 1990). Existen pocos trabajos basados en el análisis de egagrópilas exclusivamente de esta especie como por ejemplo el de Coleman y Fraser (1987), donde, sus resultados indican que *C. atratus* consume un porcentaje mayor de animales domésticos respecto a *C. aura*.

Utilizan el sentido de la vista junto al *local enhancement* para encontrar los cadáveres con un mayor éxito en áreas abiertas, en contraposición con áreas cerradas como bosques (Houston 1988). Una vez que están sobre el cadáver, pueden realizar interacciones agonísticas hacia las otras especies de aves carroñeras, llegando a dominar el recurso cuando se presentan en grupos numerosos (Carrete et al., 2010; Houston, 1988; Wallace y Temple, 1987). Tragan grandes porciones de musculo o vísceras a una velocidad que supera la de las otras aves carroñeras (Houston 1988). Cuando se alimentan de cadáveres de

animales de gran porte, empiezan comiendo la lengua y los ojos. En ausencia de aves carroñeras mayores se alimentan de las vísceras, introduciendo la cabeza por la boca o por el ano. En el caso que se encuentren aves mayores, cuyos picos son lo suficientemente fuertes como para desgarrar el cuero de este tipo de animales, aprovechan las vísceras una vez que éstas aves abren la región abdominal del cadáver (Wallace y Temple, 1987).

Es una especie muy tolerante a la presencia humana, de la cual puede sacar ventaja alimentándose de los desperdicios generados por las actividades urbanas. En este sentido, sus egagrópilas muestran indicios del consumo de productos antrópicos, ya que pueden contener materiales sintéticos ingeridos accidentalmente (Iñigo Elías, 1987; Sazima, 2007; esta tesis). Iñigo (1987) ha encontrado una gran cantidad de bolsas plásticas de basura en las egagrópilas, atribuidas a un consumo accidental cuando el ave se alimenta del contenido de las mismas. Sumado a esto, el comportamiento oportunista que tienen estas aves respecto a la comida, las lleva incluso a actuar como acicaladoras de mamíferos, ya que se ha documentado a estas aves picando y removiendo piojos y suciedades de carpinchos y perros domésticos (Sazima, 2010, 2007).

PROBLEMÁTICA DE SU EXPANSIÓN, ASPECTOS SANITARIOS.

Al alimentarse de animales muertos, cuya causa de muerte puede haber sido producto de una enfermedad, las aves carroñeras han desarrollado adaptaciones que les brindan cierta inmunidad a muchos de los patógenos que normalmente se encuentran en los cadáveres (Ocando et al., 1991). Por lo que pueden disminuir el foco de infección de animales que murieron por enfermedad (Schlatter et al., 1978); esto se debe a la rapidez en que consumen los tejidos blandos de un animal de gran tamaño (Devault et al., 2004; Hernández et al., 1987; Reeves, 2009). Sin embargo, como se explicó previamente, algunos organismos patógenos pueden ser diseminados por las aves carroñeras a través de cuatro vías:

- a) Que cause una infección clínica en el ave y luego sea eliminado por excreciones, secreciones u otros vectores
- b) Que sea transportado en las patas o plumas
- c) Que sea regurgitado en las egagrópilas

d) Que sobreviva al pasaje por el sistema digestivo y sea eliminado por las heces

Las dos últimas vías nombradas son los métodos de transmisión de enfermedades más importantes (Houston y Cooper, 1975).

Los estudios realizados sobre éste problema en aves carroñeras americanas son muy escasos. Las investigaciones realizadas con *C. atratus* han demostrado que la mayoría de las bacterias son destruidas en el estómago, con la excepción de aquellas que presentan formas de esporas o una gran resistencia (Schlatter et al., 1978). A su vez, los estudios realizados por Ocando et al. (1991) han comprobado que esta ave puede ser portador de enfermedades infecciosas como toxoplasmosis y micoplasmosis, ya que presentaron serología positiva. Por lo que es un tópico de estudios de relevante interés biológico y público (Ocando et al., 1991), ya que las aves carroñeras pueden ayudar a reducir la expansión de enfermedades en una localidad, pero también pueden introducir focos en nuevas áreas (Houston y Cooper, 1975).

Otro de los aspectos a tener en cuenta es el carácter depredador de *C. atratus*, tradicionalmente se considera a esta especie como un ave carroñera obligada, sin embargo, hay muchos trabajos que describen a esta especie como depredadora. En este sentido, Lowney (1999) realizó un relevamiento de las denuncias realizadas al “United States Department of Agriculture, Animal and Plants Health Inspection Service”, o al “Virginia Department of Agriculture and Consumer Service” en el estado de Virginia, Estados Unidos (Lowney, 1999). En dicho reporte, argumenta que *C. atratus* es capaz de matar al ganado doméstico, principalmente a los neonatos. Atacan en grupos de 20 a 60 jotes, en principio picando los ojos y luego las partes blandas del animal, como el recto, genitales y la nariz. También producen daños en las propiedades, rasgando la tapicería de coches, camiones, tractores y barcos y desgarrando las tejas de los techos con sus picos (Lowney, 1999). Por otro lado, Avery y Cummings (2004) reportaron este tipo de ataques en otras regiones de Estados Unidos. La observación directa de este tipo de ataques sobre el ganado no es común y usualmente el investigador llega al lugar luego de que el animal está muerto. Por otro lado, muchos de los animales atacados son neonatos que pudieron morir por razones ajenas a las aves, incluso las hembras que recién paren pueden haber sufrido daños

irreversibles durante el parto, dejándolas indefensas, por lo que el ataque de los jotes sobre estos animales estaría eliminando individuos cuya muerte es segura (Avery y Cummings, 2004).

TAFONOMÍA

Cuando un animal muere sufre una transformación de sus componentes originales y sus tejidos son descompuestos gracias a la acción de otros organismos. La velocidad de descomposición puede variar en relación a la temperatura y la humedad. La misma se retarda cuando el cadáver es enterrado, en parte porque las temperaturas son más bajas pero también porque decrece el acceso a los tejidos por parte de los insectos (Lyman, 1994). Los carroñeros tienen un papel importante en esta transformación, participando desde la muerte del animal hasta que ya no quedan nutrientes que obtener. En ese proceso modifican anatómicamente y espacialmente sus restos óseos y quedan a disposición de fenómenos meteorológicos que pueden llevar a su enterramiento (Andrews, 1990; Lyman, 1994). Las variables que afectan el destino de los restos óseos son numerosas y son estudiadas por una disciplina denominada tafonomía.

La tafonomía es el estudio de la transición de los organismos desde la biósfera a la litósfera (Efremov, 1940), se ocupa de estudiar los procesos de fosilización. Tradicionalmente se distinguen dos subsistemas, denominados bioestratinomía y diagénesis. El primero, se ocupa de los procesos experimentados por los organismos después de la muerte y antes de su enterramiento y el segundo se ocupa de los procesos post-enterramiento (Behrensmeyer y Kidwell, 1985; Lyman, 1994).

En el proceso de fosilización, el organismo atraviesa una transición desde un contexto de vida o biocenosis al estado fósil, con la intervención de diversos agentes que actúan a modo de filtros sucesivos y van eliminando los restos menos resistentes o preservables, generando sesgos en la interpretación de las muestras. Los procesos tafonómicos son acumulativos, ya que, lo que le sucede tempranamente en la historia tafonómica puede influir en lo que le ocurre después (Fernandez López, 2000). El primer estadio en la transformación de la biocenosis se produce con la muerte. La misma puede suceder de manera no catastrófica (o diacrónica) por enfermedades, edad avanzada, accidentes o depredación u ocurrir por eventos catastróficos, generando numerosas muertes de manera simultánea o sincrónica (Fernandez López, 2000). Diversos autores distinguen en éste estadio a la tanatocenosis, que corresponde a la asociación de muerte. En los estadios postdeposicionales, empiezan los procesos de meteorización que causan diversas

modificaciones sobre las superficies óseas. Algunos ejemplos de dichas modificaciones son los agrietamientos, abrasiones y exfoliaciones, todos ellas causadas por la desecación. Además, pueden presentar superficies redondeadas ocasionadas por el transporte por agentes fluviales o eólicos y sufrir fracturas producidas por el pisoteo (Andrews, 1990; Behrensmeyer, 1978; Fernández-Jalvo y Andrews, 2003; Lyman, 1994). Finalmente, los restos orgánicos pueden formar parte de la tafocenosis o asociación enterrada. En esta etapa comienzan a ser afectados por modificaciones diagenéticas, tales como el reemplazo mineral, la corrosión debida a la acidez o alcalinidad del suelo y la acción del óxido de manganeso que actúa sobre la superficie del hueso, oscureciéndola de manera característica (Andrews, 1990; Courty et al., 1989; Fernández Jalvo et al., 2002; Lyman, 1994). A su vez, las superficies óseas pueden ser modificadas por la acción de raíces de plantas y por la acción metabólica de hongos y bacterias, quienes forman marcas dendríticas superficiales o incluso profundas (Fernández Jalvo et al., 2002; Lyman, 1994).

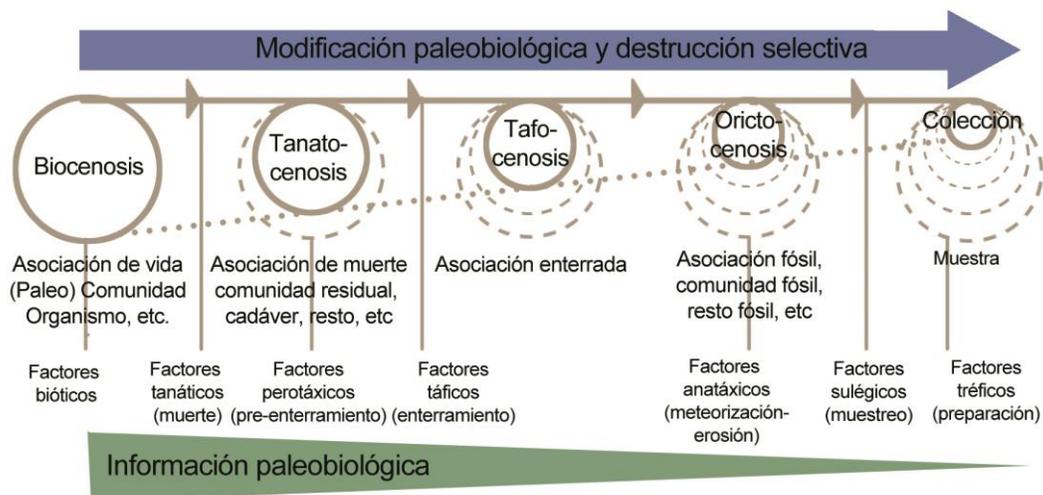


Figura 1.2. Modelo de fosilización, que implica la pérdida o disminución de la información paleobiológica debido a diferentes factores que han actuado como sucesivos filtros. Modificado de Fernández López, (2000, pag. 35).

De esta manera los restos de un animal tienen una historia tafonómica, en la cual participan agentes tafonómico; éstos son la causa física inmediata de las modificaciones sobre los cadáveres y sus restos óseos, dentro de ellos se pueden incluir a las aves

carroñeras. Por otro lado, el proceso tafonómico se refiere a la acción del agente sobre el cadáver y sus restos óseos, ejemplos de estos procesos son los movimientos de caída, la masticación y las fracturas. Por último, la marca o efecto tafonómico es el resultado de la acción de dichos procesos manifestados como una modificación física o química sobre los huesos (Lyman, 1994), por lo que la tafonomía trata de reconstruir la historia tafonómica de un agregado óseo, reconociendo sus agentes, procesos y efectos tafonómicos (Fig. 1.2). Esta idea está enmarcada en el uniformitarismo de Lyell (1830), donde se asume que los procesos geológicos han sido uniformes y han permanecido constantes en el transcurso de la historia de la tierra, por lo que los grandes acontecimientos no son producto de causas catastróficas repentinas. Esta postura denota una invariabilidad temporal y espacial de las leyes naturales (Gould, 1965; Lyman, 1994; Simpson, 1970). Esta idea es equivalente al actualismo, cuya metodología infiere la naturaleza de los eventos del pasado, por analogía con los procesos observados en el presente (Lyman, 1994). De esta manera, el actualismo forma parte del marco teórico tafonómico de esta tesis.

La tafonomía tiene sus orígenes en la paleontología, sin embargo, también es importante para la arqueología, especialmente la zooarqueología (Lyman, 1994) y para la medicina o antropología forense (Ubelaker, 1997), entre otras. La zooarqueología estudia las muestras de restos faunísticos obtenidos en sitios arqueológicos con el fin de poder dilucidar las interacciones entre las sociedades humanas y la fauna a través del tiempo (Lyman, 1994; Mengoni Goñalons, 2010). La tafonomía sirve a los zooarqueólogos para diferenciar los agentes causales de los agregados óseos y de esta manera poder diferenciar los agregados depositados por las actividades humanas, de los depositados por causas naturales (Lyman, 1994). Para ello se vale del análisis de atributos encontrados en dichos agregados, tales como marcas, fracturas, representaciones anatómicas, entre otros (Mengoni Goñalons, 2010). A través de las investigaciones actualísticas, se han ido describiendo los atributos generados por diferentes actores, tales como marcas que podrían haber sido hechas por un solo agente causal, por ejemplo, los caninos de un carnívoro o la herramienta de un humano. Sin embargo, éstas investigaciones también han mostrado que diferentes causas a veces pueden producir efectos muy similares, en términos de patrones de datos arqueofaunísticos (Gifford-Gonzalez, 2007, 1991), por lo que estos atributos están sujetos a problemas de equifinalidad (Lyman, 1994).

Respecto a la importancia de la tafonomía en la antropología y medicina forense, según Ubelaker (1997), la tafonomía tiene una utilidad directa en las siguientes áreas de aplicación:

- 1) La estimación de los intervalos post-mortem
- 2) La reconstrucción o detección de escenarios post-mortem
- 3) La reconstrucción de eventos post-mortem
- 4) Distinción de evidencias de manipulaciones mal intencionadas causadas por otros agentes tafonómicos

ANTECEDENTES DE ESTUDIOS TAFONÓMICOS ACTUALÍSTICOS

Existen diversos estudios actualísticos que examinan los agregados óseos generados por diferentes vertebrados, principalmente mamíferos. En la Argentina cabe destacar entre otros, los trabajos sobre *Puma concolor* (puma) (Borrero et al., 2005; Martín y Borrero, 1997; Mondini y Muñoz, 2008), *Lycalopex gymnocercus* (zorro) (Gómez y Kaufmann, 2007; Mondini, 1995; Rafuse et al., 2014), *Conepatus chinga* (zorrino) (Montalvo et al., 2008) y *Leopardus geoffroyi* (gatos montes) (Montalvo et al., 2012; Rafuse et al., 2014).

También hay numerosos trabajos que analizan los agregados óseos generados por aves rapaces, donde se describen los distintos atributos que permiten discriminar el agente acumulador. Por ejemplo, en términos generales, las aves rapaces diurnas como los falconiformes, producen agregados óseos con altos grados de fracturas y corrosión gástrica, debido a la aplicación de fuerzas mecánica durante la ingesta y a la acción de los ácidos gástricos que corroen fuertemente las distintas partes del hueso (Andrews, 1990; Bochenski y Tomek, 1997; Hoffman, 1988). Por otro lado, las aves rapaces nocturnas como los Strigiformes, no dejan evidencias importantes de fractura ya que tragan a sus presas enteras y la corrosión digestiva en los huesos es muy leve (Andrews, 1990; Bochenski y Tomek, 1997; Broughton et al., 2006; Hoffman, 1988). La mayoría de este tipo de trabajos se realizó con aves rapaces europeas y africanas, sin embargo, en la actualidad existe una tendencia a aplicar estas metodologías adaptándolas a la fauna local. En este sentido se han hecho trabajos con *Tyto alba* (Andrews, 1990; Gómez, 2000), *Bubo virginianus* (Gómez,

2000), *Athene cunicularia* (Gómez, 2000; Montalvo y Tejerina, 2010), *Asio flammeus* (Gómez, 2000), *Pseudoscops clamator* (Rudzik et al., 2015) *Circus buffoni* (Gómez, 2000), *Buteo polyosoma* (Iglesias, 2009), *Elanus leucurus* (Montalvo et al., 2014), *Milvago chimango* (Gómez, 2000), *Caracara plancus* (Gómez, 2000; Montalvo y Tallade, 2009; Montalvo et al., 2011) y *Buteogallus coronatus* (Montalvo et al., 2015).

Con respecto a las aves carroñeras obligadas, se han realizado diversos estudios tafonómicos con los restos óseos recuperados de egagrópilas de buitres del viejo mundo y constatando su participación en la formación de sitios arqueológicos (Attard y Reumer, 2009; Benson et al., 2004; Lloveras et al., 2014; Margalida et al., 2009; Marín Arroyo y Margalida, 2012; Robert y Vigne, 2002a, 2002b). Sin embargo, respecto a las aves carroñeras del nuevo mundo sólo hay dos trabajos publicados con este tipo de estudios, cuyos datos forman parte de esta tesis (Ballejo et al., 2015, 2012). Por otro lado se han realizado algunos estudios tafonómicos con los restos óseos no ingeridos por aves carroñeras americanas, cuyas similitudes y diferencias serán discutidos oportunamente en esta tesis (Dabbs y Martin, 2013; Reeves, 2009; Spradley et al., 2012).

CAPITULO II

METODOLOGÍA



Jote cabeza colorada. Técnica: acuarelas. Fernando Ballejo

ÁREA DE ESTUDIO

El área propuesta para realizar este estudio está ubicada en el límite de las provincias de Neuquén y Río Negro, sobre los márgenes del Río Limay, entre los 41°01'S, 71°49'W y 38°58'S, 68°01'W.; Corresponde a un área coincidente con el denominado “Noroeste Patagónico”, parte de la misma se encuentra dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi, el cual abarca las zonas que rodean al lago Nahuel Huapi, hasta el Río Manso en el Sur. Tomando como límite oriental al Río Ñirihuau y el Río Limay, para luego unirse al Parque Nacional Lanin en el Norte.

GEOMORFOLOGÍA

Siguiendo a Ramos (1999), el área de estudio abarca distintas provincias geológicas a saber: 1) La Cordillera Patagónica Septentrional, 2) La Precordillera Patagónica, 3) El Engolfamiento Neuquino y 4) El Macizo de Somuncurá

La Cordillera Patagónica, en su segmento correspondiente a la parte Septentrional, es una porción de los Andes Patagónicos ubicada entre los 39° y 45° S y cuyo límite oriental oscila alrededor de los 71° O (Giacosa y Marquez, 1999; Ramos, 1999). La morfología de la región ha sido altamente afectada por procesos erosivos y agradacionales durante las glaciaciones del Plio-Pleistoceno (Giacosa et al., 2005). Es una región con alturas máximas promedio de 2.000 a 2.300 m.s.n.m. y el Monte Tronador la forma topográfica dominante con 3.478 m.s.n.m. Como rasgos distintivos, presenta un batolito andino continuo a lo largo de su región axial y un importante desarrollo de rocas volcánicas andesíticas en su vertiente oriental. Presenta un arco volcánico activo desde los 33°S a los 46°S que comprende el Puyehue, Cordón Caulle y Sierra Nevada (Ramos, 1999).

Al pie de la Cordillera Patagónica septentrional se desarrollan las cuencas de Collón Cura y Ñirihuau, que son llenadas con depósitos clásticos del Oligoceno al Mioceno medio. Estos depósitos se interdigitan con sedimentitas marinas que son las evidencias de la única transgresión del océano pacífico al territorio argentino durante el Cenozoico. La cuenca del Ñirihuau contiene al río que le da el nombre con las correspondientes facies fluviales y al Cerro la Buitrera, caracterizado por la presencia de ignimbritas (Giacosa et al., 2005; Ramos, 1999)

Hacia el oriente se continúa la Precordillera Patagónica, caracterizada orográficamente por serranías de orientación general nor-noroeste, cuyas alturas máximas oscilan entre 1.300 y 1.800 m.s.n.m. Se caracteriza por la presencia de acumulaciones volcánicas y sedimentarias del Jurásico y del Cretácico que apoyan sobre terrenos eopaleozoicos.

Al norte de la Precordillera Patagónica se extiende el Engolfamiento Neuquino, que comprende la región extrandina de Neuquén y el Sur de Mendoza, donde afloran depósitos continentales cretácicos y remanentes de depósitos marinos. Contiene al Río Limay, el cual está rodeado de depósitos aluviales holocenos (Ramos, 1999).

Por último, el Macizo de Somuncura, o también llamado Macizo Norpatagónico, ocupa totalmente la región extra-andina de la provincia de Río Negro y Norte de Chubut, entre los ríos Negro por el Norte y Chubut por el Sur (Ramos, 1999).

CLIMA

El área presenta un clima frío-templado, con inviernos fríos y abundantes nevadas y veranos más cálidos y secos (Paruelo et al., 1998b). Una de las características más influyentes sobre el clima de la región es la presencia de la Cordillera de los Andes y la distribución Norte-Sur de sus cadenas montañosas, lo que funciona como una barrera para la mayoría de la humedad aportada por los vientos que se desplazan del Oeste. Estas masas de aire provienen principalmente del anticiclón del pacífico que aporta vientos fríos durante todo el año y con una participación menor del anticiclón del Atlántico que aporta vientos más cálidos. La mayoría de la humedad acarreada en las masas de aire del pacífico son descargadas en la cordillera, principalmente en el lado chileno, por lo que el aire se vuelve cada vez más seco y caliente a través del calentamiento adiabático que sufre a medida que desciende de la cordillera por el lado Argentino (Paruelo et al., 1998b). Las precipitaciones orográficas son dominantes en el lado Chileno, donde la cantidad de lluvia anual excede los 2.000 mm. A medida que se desplaza hacia el este, la cantidad de precipitación anual decrece de manera exponencial, a raíz de 7 mm por km, al punto que la mayoría de la región central de la Patagonia recibe menos de 200 mm de lluvias por año. Las precipitaciones se concentran principalmente en invierno, ya que presenta una marcada

estacionalidad debido a los movimientos de los sistemas de baja y alta presión y las corrientes oceánicas ecuatoriales (Jobbágy y Paruelo, 1995).

FITOGEOGRAFÍA

Tradicionalmente en el área de estudio se distinguen tres provincias fitogeográficas 1) la provincia subantártica (perteneciente al Dominio Subantártico) con bosques dominados por especies del género *Notophagus*, 2) la provincia del Monte (perteneciente al Dominio Chaqueño) constituida por estepas arbustivas de *Larrea* sp. y 3) la provincia Patagónica (perteneciente al Dominio Andino Patagónico), con estepas herbáceas, arbustivas y semidesiertos. Cada una de estas provincias, a su vez, están divididas en distintos distritos (Cabrera, 1976), los cuales Leon et al (1998) los subdividió de acuerdo a la heterogeneidad interna del área en una escala más local y agregando nuevas unidades de carácter ecotonal (Leon et al., 1998), pero dejando excluidos los bosques subantárticos y la vegetación de mallines. Por lo que el área de estudio comprende las siguientes unidades fisonómicas (Fig. 2.1):

PROVINCIA SUBANTÁRTICA

Distrito del Bosque Caducifolio

PROVINCIA PATAGÓNICA

Distrito Occidental

Distrito Central

Distrito Subandino

ECOTONO MONTE - PATAGONIA

Ecotono Rionegrino

PROVINCIA DEL MONTE

Distrito Monte Austral

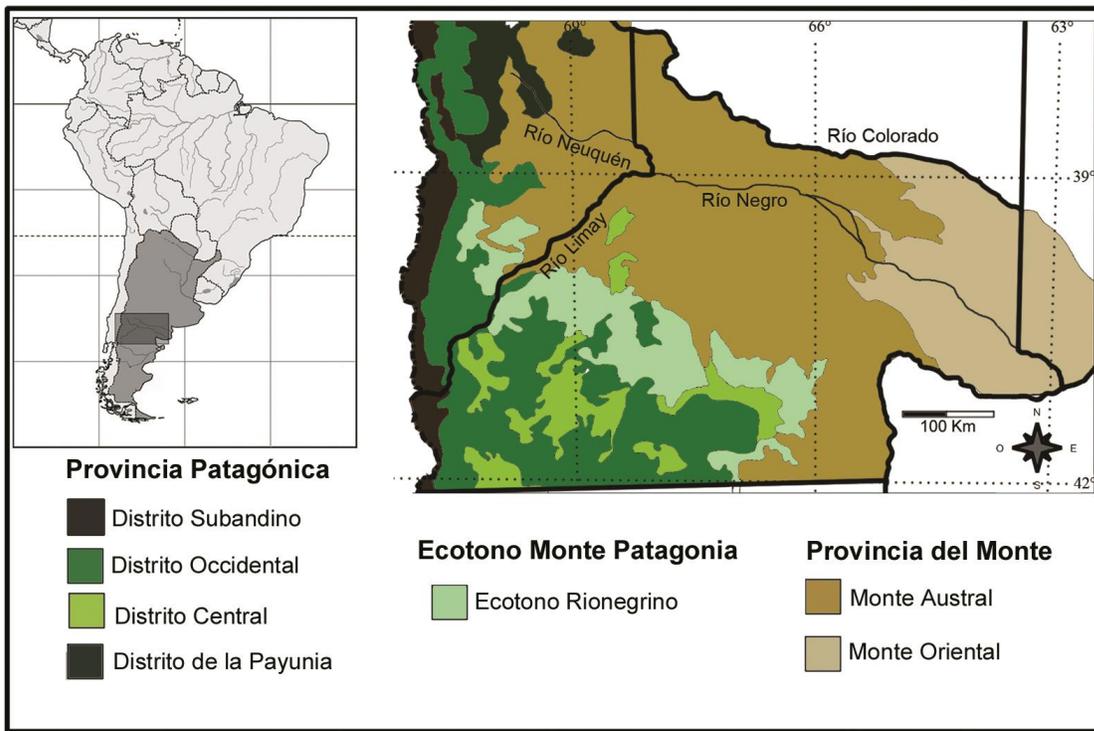


Figura 2.1. Regiones fitogeográficas según León et al. 1998.

El bioma boscoso subantártico ocupa una franja relativamente angosta y comprende selvas, bosques caducifolios y matorrales con estepa en mosaico. El distrito del Bosque caducifolio, comprendido en la porción más occidental del área de estudio, lo caracterizan la presencia de bosques de *Notophagus antártica* (Ñire) y *N. pumilio* (Lenga), este último puede extenderse a grandes alturas, adoptando una forma achaparrada. Acompañando a las especies citadas se encuentra *Austrocedrus chilensis* (ciprés) en su porción más septentrional (Cabrera, 1976).

La Provincia Patagónica (Fig. 2.1) se extiende desde el centro de la precordillera de Mendoza, ocupando la parte occidental de Neuquén y Río Negro, y casi todo Chubut y Santa Cruz, hasta el Norte de Tierra del Fuego. Está caracterizada por la presencia de un importante número de especies con adaptaciones a ambientes áridos, como estepas arbustivas graminosas, con arbustos enanos y en cojín (Cabrera, 1976). El Distrito Subandino está compuesto por estepas graminosas, donde las precipitaciones son superiores a los 300 mm anuales e ingresan en el sector oriental de los bosques caducifolios en un

ecotono en forma de parches. Es característica la presencia de pastizales de coirón blanco (*Festuca pallescens*) con alta cobertura. El Distrito Occidental, caracterizada por una estepa arbustivo-graminosa de *Stipa speciosa* (coirón amargo), *Stipa humilis* (coirón llama), *Senecio filaginoides* (charcao) y *Mulinum spinosum* (neneo) (Leon et al., 1998). El Distrito Central tiene como vegetación más frecuente a estepas arbustivas de altura media y eriales (arbustos enanos) tales como *Nassauvia glomerulosa* (cola piche), *Chuquiraga avellanadae* (quilembai), *Colliguayana integerrima*, *Verbena tridens*, *Nardophyllum obtusifolium*. La Provincia Patagónica también incluye los distritos del Golfo de San Jorge, Magallánico y de la Payunia; pero los mismos no están incluidos en el área de estudio (Leon et al., 1998).

La Provincia del Monte (Fig. 2.1) coincide con la unidad climática denominada Diagonal Árida Sudamericana y ocupa una importante porción de Argentina, desde Salta hasta el nordeste de Chubut. Está caracterizada por matorrales o estepas arbustivas abiertas de uno a dos metros y escasa cobertura herbácea. En la Patagonia, el Monte es muy homogéneo y se distinguen sólo dos distritos: uno austral y otro oriental, el Distrito de Monte Austral es el que está incluido en el área de estudio. El mismo se caracteriza por tener una estepa arbustiva de varios estratos y muy poca altura como *Larrea divaricata*, *L. cuneifolia*, *L. nítida* (jarillas), acompañadas de *Prosopis alpataco* (alpataco), *Lycium* sp., *Chuquiraga* sp., entre otras (Leon et al., 1998).

El Ecotono Monte- Patagonia (Fig. 2.1) corresponde a la transición gradual entre las Provincias Patagónica y del Monte. Esta zona corresponde al límite austral de influencia de las masas de aire provenientes del Océano Atlántico, lo que causa un cambio gradual en el régimen térmico e hídrico (Leon et al., 1998). En este ambiente coexisten elementos típicos de ambas provincias fitogeográficas. El Ecotono Rionegrino presenta una fisonomía intermedia entre el matorral del Monte, con arbustos de *Prosopis denudans* y *Larrea nítida* que se agrupan en isletas, por debajo de las cuales se desarrolla el estrato de arbustos bajos y coirones, típicos de la provincia Patagónica, como *M. spinosum*, *Senecio filaginoides*, *N. glomerulosa*, *S. humilis*, entre otros (Leon et al., 1998).

Por otro lado, en áreas donde el relieve adopta una configuración plano-cóncavo, con posiciones relativamente bajas y que reciben aportes de aguas superficiales o subterráneas, el ambiente toma una configuración denominada Mallín. La mayor disponibilidad relativa

de agua conlleva al desarrollo de comunidades higrófilas. La cobertura vegetal es superior al 90%. Presentan un estrato abierto de *Juncus balticus* de 30 a 50 cm de altura, por debajo del cual se desarrolla un denso estrato de ciperáceas, como *Eleocharis* sp., *Carex subantarctica* y *C. gayana*; gramíneas, como *Poa pratensis* y hierbas como *Pratia repens*, *Arjona pusilla* y *Acaena magellanica*. La dominancia de uno u otro tipo de plantas depende del periodo de anegamiento y de la profundidad en la que oscila la napa de agua (Ayesa et al., 2002).

ZOOGEOGRAFÍA

Zoogeográficamente, según Ringuélet (1961), el área de estudio incluye dos sub-regiones: La Sub-región Andino-patagónico, Dominio Patagónico; y la Sub-región Araucana con el Dominio Austral-cordillerano. En esta área los límites faunísticos están estrechamente relacionados con los rasgos geomorfológicos, con una importante influencia altitudinal sobre la fauna (Ringuélet, 1961). La distinción entre estas dos Sub-regiones zoogeográficas de Ringuélet (1961), en concordancia con la distinción en dos Regiones fitogeográficas de Cabrera (1976) que separan a la zona de bosques húmedos pertenecientes a la porción austral de Chile y Argentina, es a causa de la antigua unión por intermedio de la Antártida de dicha zona con Australia y Nueva Zelanda, por lo cual existen numerosos taxones compartidos entre ambas zonas tan distantes, principalmente formícidos como las hormigas del género *Notomyrmex* o dípteros de la familia Simuliidae y arañas de la familia Migidae. Además de presentar al único representante actual del Orden Microbiotheria (*Dromiciops gliroides* [monito de monte]), taxón que es considerado como antecesor de todos los marsupiales australianos (Cabrera y Willink, 1973; Ringuélet, 1961).

El Dominio zoogeográfico Patagónico coincide con la provincia fitogeográfica patagónica y también incorpora parte de la provincia del Monte, ya que cubre todo el sur de Mendoza y toda la provincia de Río Negro. Presenta muchas especies adaptadas a la vida debajo de las plantas achaparradas, debido a los fuertes vientos (Cabrera y Willink, 1973). Son característicos los coleópteros de la familia Tenebrionidae, en especial de las tribus

Nycteliini, Scotobiini, Praocini, Curculionidae como *Cylydrorhinus* sp. y *Listroderes* sp. Y Carabidae de las tribus Migadopini y Broscini. A su vez están presentes varios géneros de Hymenoptera Diptera y Formicidae que tienen representantes en Australia y Nueva Zelanda. Hay muy pocos lepidópteros y de los escorpiones sólo está representada la familia Bothriuridae (Cabrera y Willink, 1973).

Respecto a los mamíferos, se pueden encontrar carnívoros tales como *Puma concolor* (puma), *Leopardus geoffroyi* (gato montés), *Leopardus guigna* (gato huiña), *Lycalopex culpaeus* (zorro colorado), *Lycalopex griseus* (zorro gris chico), *Lyncodon patagonicus* (huroncito patagónico) y *Conepatus chinga* (zorrino común) (Christie, 1984). A su vez, el área aloja el camélido *Lama guanicoe* (guanaco), que se estima una población de 2.087.039 especímenes en toda la Patagonia (Gavuzzo et al., 2015). Por otro lado, se encuentran dos representantes de la familia Dasypodidae, *Chaetophractus villosus* y *Zaedyus pichi*, además de una gran variedad de quirópteros y roedores de las familias Chinchillidae, Myocastoridae, Octodontidae, Ctenomyidae y Cricetidae (Christie, 1984).

Respecto a las aves rapaces son comunes *Geranoaetus melanoleucus* (águila mora), *Buteo polyosoma* (aguilucho común), *Circus cinereus* (halcón ceniciento), *Falco peregrinus* (Halcón peregrino) *Caracara plancus* (carancho), *Milvago chimango* (chimango), *Tyto alba* (lechuza de campanario), *Bubo magellanicus* (tucúquere), como las nombradas aves carroñeras *V. gryphus* (cóndor), *C. atratus* (jote cabeza negra), *C. aura* (jote cabeza colorada) (Barbar et al., 2015). Además existen otras especies de aves, de las cuales las más comunes son *Rhea pennata* (choique), *Podiceps* (macas), *Phoenicopterus chilensis* (flamenco), *Anas* (patos), *Fulica* (gallaretas), *Diuca diuca* (diuca), *Turdus falcklandii* (zorzal patagónico), *Sturnella loyca* (pecho colorado grande), *Anairetes parulus* (cachudito), *Carduelis barbata* (cabecita negra austral) *Caprimulgus* (ataja caminos) entre otras (Cabrera y Willink, 1973; Narosky y Yzurieta, 2010).

Entre los reptiles cabe destacar a *Bothrops amodytoides* (yarara ñata), *B. alternatus* (yarará de la cruz o común), *Leimadophis*, *Tomodon* (culebras), *Homonota fasciata* (gekko), *Liolaemus* (lagartijas). Y dentro de los peces autóctonos hay *Hatcheria* (bagres), *Haplochiton* (peladilla), *Percichthys* (trucha criolla), *Basilichthys* (pejerrey patagónico), *Galaxias* (puyen) (Cabrera y Willink, 1973).

El Dominio Austral-cordillerano está representado por una fauna de invertebrados muy variada, muchos de los cuales también se encuentran en Australia. Están presentes coleópteros como el *Chiasognathus granti* que vive sobre los *Nothofagus*, himenópteros como *Fervidobombus dahlbomi*, un notable abejorro. Los lepidópteros están bien representados por la familia Nymphalidae. Entre los dípteros hay tabánidos como asilidos y culícidos, además de diversas especies de formícidos. Los colémbolos están muy bien representados, en especial debajo de los troncos y hojarasca (Cabrera y Willink, 1973).

Dentro de los mamíferos hay dos representantes de la familia Cervidae: *Hippocamelus bisulcus* (huemul) y *Pudu puda* (pudú), los cuales están en una situación de vulnerabilidad, al igual que el carnívoro *Lotra provocax* (huillín) (Úbeda et al., 1994). También se encuentran *L. culpaeus* (zorro colorado), *L. griseus* (zorro gris chico) y en menor medida *P. concolor* (puma). En esta área se encuentra un pequeño marsupial endémico *D. gliroides*. También están presentes numerosas aves como *M. chimango* (chimangos), *Caracara plancus*, *Phalcoboenus* (matamicos), *Columba araucana* (paloma araucana), *Chloephaga* (cauquenes), *Oxyura ferruginea* (pato zambullidor grande), *Merganetta armata* (pato de torrente), *Enicognathus ferrugineus* (cachaña), *Cinclodes* (remolineras), *Xolmis pyrope* (diucón), *Phrygilus* (comesebos), *Campephilus magellanicus* (carpintero gigante), *Colaptes pitiús* (carpintero pitio), *Aphrastura spinicauda* (rayadito), *Sephanoides sephaniodes* (colibrí rubí) (Cabrera y Willink, 1973; Narosky y Yzurieta, 2010).

Presenta especies endémicas de anfibios, *Rhinoderma darwini* (sapito vaquero), *Atelognathus nitoi* (ranita del challuaco) y *Alsodes gárgola* (rana del cathedral).

FAUNA INTRODUCIDA

En el área de estudio hay una importante cantidad de especies de fauna silvestre naturalizada y doméstica introducida, que han generado un gran impacto en el ambiente. Estas especies presentan una dieta generalista, elevada tasa reproductiva y alta capacidad de dispersión, produciendo un fuerte impacto sobre el suelo, la vegetación y la fauna nativa, especialmente en sus equivalentes ecológicos (Navas, 1987; Novillo y Ojeda, 2008). Sin

embargo, muchas de estas especies han llegado a convertirse en componentes clave de los ecosistemas actuales, facilitando la extensión del área de distribución de algunas especies nativas o sirviendo como una de sus principales fuente de alimento, a tal punto que algunas especies nativas pueden llegar a depender de las especies introducidas (Speziale y Lambertucci, 2013).

Dentro de las especies silvestres introducidas en el área de estudio, cabe mencionar a tres múridos exóticos: *Rattus norvegicus* (rata parda), *Rattus rattus* (rata negra) y *Mus musculus* (ratón doméstico). Estos roedores fueron introducidos en América durante los siglos XVI y XIX, en forma inadvertida a partir de barcos provenientes de Europa y por este medio se han hecho cosmopolitas (Navas, 1987; Novillo y Ojeda, 2008). Se los considera una de las plagas más importantes que transmiten numerosas enfermedades. Son de hábitos omnívoros y muy comunes en ambientes urbanos y suburbanos (Novillo y Ojeda, 2008). Son presa de numerosas aves rapaces autóctonas (Bó et al., 2007; Monserrat et al., 2005).

En el área es notable la presencia de dos lagomorfos introducidos, *Oryctolagus cuniculus* y *Lepus europaeus*, la cual esta última especie es la que se presenta en mayor número en el área. *L. europaeus* ingresó primeramente en la provincia de Santa Fe a fines del siglo XIX y rápidamente cubrió casi toda la extensión continental de Argentina (Bonino, 2006). Genera un impacto negativo sobre su equivalente ecológico en el área, *Dolichotis patagonum*, además de afectar a la agricultura, ganadería y perturbar la regeneración de los bosques nativos. Por otro lado, es un importante complemento dietario para depredadores como el puma y los zorros, así también para numerosas aves rapaces y carroñeras (Bonino, 2006; Monserrat et al., 2005; Travaini et al., 1998). Esta especie también es utilizada para la caza deportiva y para la venta de su carne (Novillo y Ojeda, 2008). La introducción de *O. cuniculus* en la Argentina se perpetró originalmente en las Islas Malvinas a fines del siglo XIX y posteriormente en el extremo sur de la Patagonia en Chile. Afectan negativamente a la regeneración de los bosques nativos al comer sus semillas (Bonino, 2006; Novillo y Ojeda, 2008).

Un carnívoro introducido es *Mustela vison* (visón), que se introdujo con fines peleteros y es un importante competidor con *L. provocax* (Novillo y Ojeda, 2008).

Sus scrofa se introdujo inicialmente en las provincias de La Pampa y Neuquén a principios del siglo XX y luego se dispersó por el centro-este de la Argentina y por el centro-sur de la cordillera de los Andes hasta el norte de Santa Cruz (Navas, 1987; Novillo y Ojeda, 2008). Generan un impacto negativo en el ganado y en las actividades agrícolas, además de dañar las propiedades de los suelos. También afecta a las aves que anidan en suelos, además de comer los huevos de tortugas y lagartos. Es un vector de diversas enfermedades y también es utilizado para la caza deportiva (Navas, 1987; Novillo y Ojeda, 2008).

Dos especies de cérvidos fueron introducidas en la Pampa a principios del siglo XX, con fines estéticos y deportivos en el área, como *Cervus elaphus* (Ciervo colorado) y *Axis axis* (Ciervo axis). El primero es muy común en el área de estudio y causa efectos negativos en la flora nativa y tiene cierto impacto con los cérvidos y camélidos endémicos con quienes se solapan sus dietas (Navas, 1987; Novillo y Ojeda, 2008).

Por otra parte, en el área de estudio se encuentran especies exóticas de aves silvestres como *Columba livia* (paloma casera), *Lophortyx californica* (codorniz de california) y *Passer domesticus* (gorrión). *C. livia* fue introducida a la Argentina por primera vez en Buenos Aires en el siglo XVI y luego se expandió por todo el país, tanto en zonas urbanas como en ambientes naturales. *L. californica* ingresó a la Argentina desde Norteamérica a mediados del siglo XX, se introdujo en la provincia de Neuquén y posteriormente a orillas del río Trafúl, donde ha encontrado un nicho aparentemente vacante dentro de los límites de los parques nacionales Nahuel Huapi y Lanin (Novillo y Ojeda, 2008). *P. domesticus* es una especie peridoméstica introducida en la segunda mitad del siglo XIX, actualmente se lo encuentra en toda la Argentina (Navas, 1987).

Respecto a los mamíferos domésticos introducidos, caben mencionar a *Equus caballus* (caballo), *Ovis aries* (oveja), *Capra hircus* (cabra) y *Bos taurus* (vaca) que son muy comunes en la industria ganadera de la zona. Grandes áreas de la estepa patagónica son utilizadas con fines ganaderos, los sistemas ganaderos dedicados a la producción ovina se encuentran principalmente en la Patagonia extra-andina. La concentración de caprinos es mayor en el norte neuquino; los bovinos aparecen principalmente en el noreste de río Negro, bolsones de cordillera y pastizal subandino. En el noroeste patagónico, correspondiente al área ocupada por las provincias de Neuquén y Río Negro, se cuenta con

un total aproximado de 1.605.398 cabezas de ganado ovino 827.708 cabezas de ganado caprino y 681.122 cabezas de ganado vacuno (Easdale y Madariaga, 2009).

Por último, se han introducido diversas especies de salmónidos en los ríos y lagos de la zona, entre ellas están *Salmo trutta* (trucha marrón), *Oncorhynchus mykiss* (trucha arco iris) y *Salvelinus fontinalis* (trucha de arroyo), además de *Salmo salar sebago* (salmón encerrado) y *Salvelinus namaycush* (trucha de lago). Estas especies fueron introducidas intencionalmente en la Patagonia argentina a principios del siglo XX con fines deportivos causando severos daños sobre la fauna acuícola autóctona (Baigun y Quiros, 1985).

BÚSQUEDA DE DORMIDEROS Y RECOLECCIÓN DE EGAGRÓPILAS

Durante el tiempo transcurrido entre el 2010 y el 2012 se realizó una intensa búsqueda de dormideros de *C. atratus*, para la cual se efectuó una serie de viajes desde la ciudad de San Carlos de Bariloche hasta la ciudad de Neuquén por la Ruta Nacional 237, deteniéndose en cada poblado o puesto lindero a la misma. En cada una de estas detenciones se realizaba una encuesta, en la cual se solicitaba información sobre esta especie de ave. De esta manera no sólo se investigó sobre la localización de los dormideros, sino que también se evaluó el grado de conocimiento que tiene la población sobre estas aves. Sin embargo, estas encuestas no fueron analizadas porque no están dentro de los objetivos de esta tesis. A partir de las respuestas obtenidas en las encuestas y con la ayuda del Dr. Sergio Lambertucci, quien aportó información del paradero de los dormideros, se pudieron localizar ocho dormideros de *C. atratus*, además de tres dormideros de *C. aura* y cinco dormideros de *V. gryphus* (Fig. 2.2).

Los dormideros de *C. atratus* son:

- Dina Huapi se encuentra dentro de un pinar de especies exóticas (*Pinus ponderosa* y *Pseudotsuga menziesii*) en el cerro Tortuga a 2,3 km de un matadero, donde se faena ganado vacuno y ovino. Coordenadas: 41° 04'47,15'' S, 71° 09'27,84'' O. A 844 m.s.n.m.

- Chacabuco I, a está ubicado en un cordón de álamos próximos a la ruta. Coordenadas: 40° 35'41,45''S, 70° 58'16,81''O. a 803 m.s.n.m.
- El dormitorio Cóndor I, está dentro de la estancia que le da el nombre y consiste en un grupo reducido de árboles sobre la margen de un canal de agua. Coordenadas: 41° 11'57,84''S, 71° 03'45,15''O. A 873 m.s.n.m.
- El dormitorio Cóndor II se encuentra en la misma estancia, a 5 Km del anterior, sobre álamos y rocas. Esta estancia es una de las principales productoras de lana en la región, contando con 30000 cabezas de ganado ovino, además de tener un coto de caza de ciervo colorado, ganado vacuno y numerosos especímenes de caballos. Coordenadas: 41° 09'16,93''S, 71° 04'33,76''O. A 844 m.s.n.m.
- El dormitorio denominado Jones se encuentra dentro de la estancia Tekel Malal, en una serie de árboles. Coordenadas: 40° 59'16,73''S, 71° 15'47,07''O. A 1140 m.s.n.m.
- El dormitorio Estacas se encuentra dentro de la estancia Las Estacas, sobre la costa del Nahuel Huapi y a pocos metros del basural de Villa la Angostura. Coordenadas: 40° 49'53,28''S, 71° 34'04,16''O. A 775 m.s.n.m.
- El dormitorio de la isla Victoria, se encuentra sobre una serie de estructuras abandonadas de dicha isla, como cables, caños y otras construcciones. Coordenadas: 40° 58'42,15''S, 71°31'08,75''O. A 794 m.s.n.m.
- El dormitorio de los Coihues se encuentra sobre coihues, dentro del poblado que le da el nombre. Coordenadas: 41° 09'10,28''S, 71° 24'11,87''O. A 958 m.s.n.m.

Los dormitorios de *C. aura* son:

- Chacabuco II, se encuentra en un pinar próximo al dormitorio Chacabuco I (4 Km), dentro de una pesquera. Coordenadas: 40° 37'49,99''S, 70° 59'17,30''O. A 718 m.s.n.m.
- El dormitorio Chocón está dentro de la ciudad que le da el nombre, sobre una serie de álamos. Coordenadas: 39° 15'38,12''S, 68° 46'42,55''O. A 421 m.s.n.m.

- Dormidero Jordán, está ubicado en la llamada “isla Jordán”, en un desfiladero llamado cueva del león o Buitrera. El mismo está ocupado por numerosos individuos de *C. auras*, pero también presenta individuos de *C. atratus*, aunque en menor número. Cabe destacar, que a pesar de la cantidad de jotes observados, no se encontraron egagrópilas. Coordenadas: 39° 00'43,96''S, 67° 56'57,81''O. A 288 m.s.n.m.

Las egagrópilas de *V. gryphus* fueron obtenidas de cinco dormideros ubicados en acantilados. Sus nombres son: Fragua grande (41° 02'36,05''S, 71° 00'46,93''O. A 1279 m.s.n.m. de altura), Pipilcurá (40° 56'48,80''S, 70° 51'46.13''O. A 985 m.s.n.m.), La Buitrera (41° 17'35,07''S, 71° 08'45,06''O. A 1336 m.s.n.m.) y Chaqueñita (40° 52'49,04''S, 70° 39'35,05''O. A 900 m.s.n.m.) y Condorerita (40° 50' 27.999" S, 71° 2' 12.0006" O a 1277 m.s.n.m.). Dichas egagrópilas fueron adquiridas por un aporte del Dr. Lambertucci quién las recolectó en una campaña realizada en el año 2007. Por otro lado, se utilizaron muestras colectadas en el 2007 y publicadas en un trabajo previo, correspondiente a la misma área de estudio (Lambertucci et al., 2009b) y que corresponden a los dormideros denominados: Guanaco (36° 42' 18.36"S, 70° 39' 4.52"O), Covunco (36° 42' 40.84"S, 70° 38' 59.82" O.), Huachahue (39° 58' 18.0"S, 70° 52' 33.99"O), Fragua Chica (41° 0' 14.0"S, 71° 0' 17.99"O.), Pichileufú (41° 6' 24.36"S, 70° 49' 43.58"O.) y Remolinos (39° 42' 50.65"S, 70° 52' 45.61" O.).

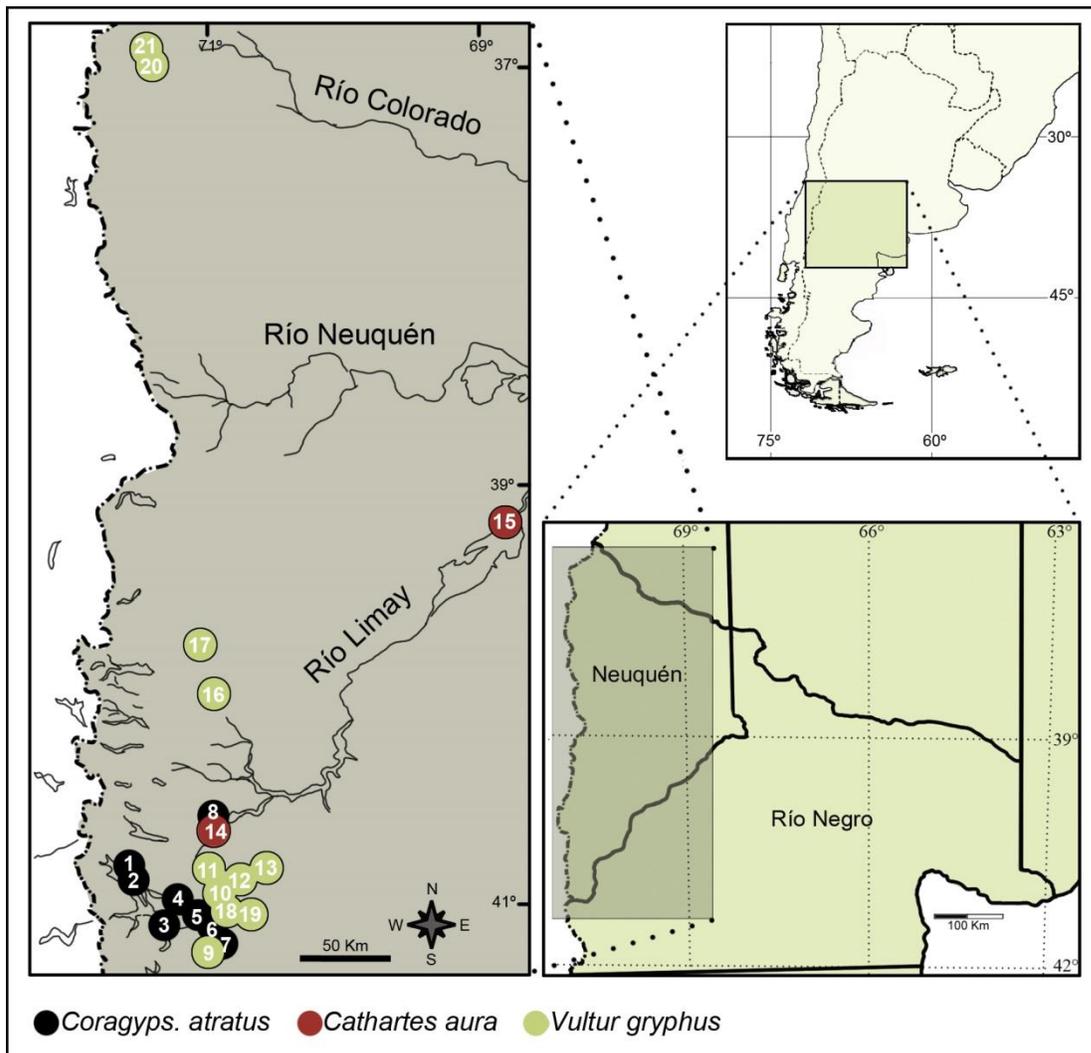


Figura 2.2.. Esquema del área de estudio y ubicación de los dormideros encontrados de cada especie. 1. Estacas, 2. Victoria, 3. Coihues, 4. Jone, 5. Dina Huapi, 6. Cóndor II, 7. Cóndor I, 8. Chacabuco I, 9. Buitrera, 10. Fg. Grande, 11. Condorerita, 12. Pipilcurá, 13. Chaqueñita, 14. Chacabuco II, 15. Chocón, 16. Huechahue, 17. Remolinos, 18. Fg. Chica, 19. Pichileufú, 20. Guanaco, 21. Covunco.

El análisis de egagrópilas es uno de los métodos más utilizados para estudiar la dieta de aves rapaces debido a su fácil obtención y a que se pueden adquirir datos sin dañar las aves. Otros de los métodos utilizados son la observación directa de los restos aportados al nido y la identificación de aquellos presentes en el mismo (Bó et al., 2007). Se han realizado diversos estudios que tratan de dilucidar cuál es la mejor metodología, ya que cada método por separado puede acarrear sesgos que no permitan una adecuada interpretación de los resultados (Margalida et al., 2007, 2005). En aves rapaces diurnas se ha encontrado que el estudio de egagrópilas sobrevalora los restos óseos de presas de tamaño chico. Contrariamente a esto, el estudio de los restos de presa que se encuentran en el nido sobrevaloran a las presas de tamaño mayor (Sánchez et al., 2008). Por otro lado, la observación directa del consumo de las presas o la observación del traslado de las mismas al nido es el método más efectivo, pero el que más esfuerzo requiere. A pesar de esto, se han propuesto diferentes formas de disminuir los sesgos en el análisis de dieta, por lo que hay autores que plantean que es necesario analizar en conjunto los restos presa como los que se encuentran en las egagrópilas. También se plantea que el estudio de las egagrópilas aporta información suficiente sobre la diversidad de presas y es el método indirecto que más se asemeja en sus resultados a la observación directa (Sánchez et al. 2008 y literatura allí citada). Frente a esta controversia, se ha propuesto que el método adecuado para el análisis de la dieta es dependiente de la especie a analizar (Margalida et al., 2007).

En el caso de *C. atratus*, se consideró apropiado analizar su dieta por medio de sus egagrópilas ya que este método facilita la recolección de datos en un área de la magnitud que se considera en esta tesis, permitiendo realizar comparaciones. Por otro lado, debido a que los buitres americanos no suelen ingerir una gran cantidad de elementos óseos y son de difícil determinación por la alteración que sufren, la identificación de los taxones se realizó en base al estudio de los pelos regurgitados, sumado al análisis de los escasos restos óseos recuperados. Esto permite obtener información de los animales de mayor tamaño, cuyos huesos difícilmente pueden ser ingeridos. De esta forma, se reduce el sesgo ocasionado al analizar sólo los restos óseos procedentes de las egagrópilas, como se hace tradicionalmente.

Otro factor a tener en cuenta dentro de la particularidad que tienen las aves carroñeras, frente a las aves raptoras, es que suelen alimentarse de un mismo cadáver en grandes grupos (DeVault et al., 2003) y los restos ingeridos son regurgitados en muchas egagrópilas por parte de cada uno de los individuos participantes. De modo que este método resulta en una distribución de datos que difiere de aquellos obtenidos en otras aves donde la mayoría de los taxones consumidos son de menor tamaño y se tragan enteros. A pesar de esto, los dormideros alojan a un gran número de individuos, cuyas egagrópilas son acumuladas en el suelo, bajo los árboles o roquedales. Por lo que el conjunto de egagrópilas recolectadas es una muestra de la dieta de la población de aves que utiliza ese dormidero. Frente a esta particularidad, el dormidero se toma como una unidad de análisis.

Las egagrópilas recolectadas (Fig. 2.3) se colocaron en bolsas de plástico de cierre hermético, rotuladas con el nombre del dormidero, fecha y especie de ave que se visualizó posada en el mismo. Se midió el largo y ancho de cada egagrópila con calibre digital y posteriormente fueron disgregadas en forma manual, luego de sumergirlas en agua tibia durante unos segundos. Todos los elementos anatómicos fueron separados con instrumental quirúrgico. Los elementos óseos, junto con muestras de pelos fueron separados y depositados en una bolsa ziploc por egagrópila donde se rotularon por número para las determinaciones taxonómicas.

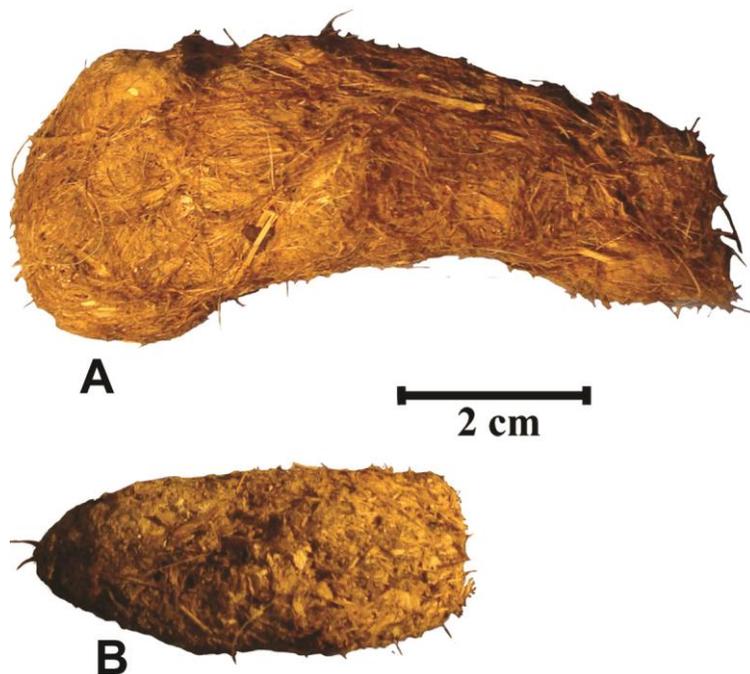


Figura 2.3. Egagrópilas de *Coragyps atratus* colectadas en Dina Huapi (A) y Estancia Chacabuco (B).

La determinación de los restos óseos recuperados de las egagrópilas se realizó utilizando como comparación el material depositado en el Museo de La Plata, con algunas muestras recolectadas personalmente en el campo y con guías osteológicas de ovinos y caprinos (Hopkins et al., 1970; Zeder y Lapham, 2010; Zeder y Pilaar, 2010), camélidos (Torres et al., 1986), lepóridos (Frelík, 2007), roedores (Fernández et al., 2011; Pearson, 1995).

En el caso de los artrópodos, la determinación de las familias fue realizada gracias a la ayuda de una clave dicotómica de coleópteros y dípteros de la zona, facilitada por el INTA de Bariloche. El resto de los grupos de artrópodos fueron determinados por comparación con material de referencia recolectado en el área.

MÉTODOS PARA DETERMINAR LAS ESPECIES (ANÁLISIS DE PELOS)

La identificación taxonómica de mamíferos analizando la estructura microscópica de los pelos se viene realizando desde hace décadas (Hausman, 1930; Mayer, 1952; Williams, 1938).

Esta disciplina es utilizada para el estudio de dietas a partir de excrementos (Perrin y Campbell, 1980), egagrópilas (Lambertucci et al., 2009b) y análisis estomacales (Day, 1966). Como también se puede utilizar para realizar estudios arqueológicos (Dove y Peurach, 2002), a pesar de que esta técnica no está ampliamente difundida en ésta área, por la dificultad de supervivencia de este tipo de elementos a los procesos diagenéticos. Sin embargo, se ha documentado que en determinadas condiciones, los pelos arqueológicos pueden preservarse con muy pocas modificaciones (Mansilla et al., 2011; Prates et al., 2016).

Existen numerosas guías para el reconocimiento microscópico de pelos, cada una con una terminología particular (Chehébar y Martín, 1989; Day, 1966; Fernández y Rossi, 1998; Piantanida y Petriella, 1976; Vázquez et al., 2000). Frente a la variedad de nomenclaturas utilizadas para clasificar los tipos de pelos, se adoptó la terminología utilizada por Chehébar y Martín (1989) ya que consta de una completa guía de mamíferos coincidentes con el área de estudio. Sumando a esto se consideraron el trabajo de De Marinis y Asprea (2006) y observaciones sobre una colección personal generada gracias a los aportes de la colección de mastozoología del Museo de la Plata y del inventario de Vertebrados de la Patagonia, de la Administración de Parques Nacionales.

La determinación taxonómica de los pelos mediante el análisis microscópico se basa en caracteres cualitativos como lo son las variaciones en la disposición y forma de las escamas y por la morfología de la médula. Secundariamente se utilizan caracteres cuantitativos como lo es el ancho del pelo, la distancia entre las escamas y la sección transversal.

El pelaje de los mamíferos tiene básicamente dos tipos de pelos: los denominados guardianes, que son largos, rectos y generalmente pigmentados; y los denominados secundarios o finos, que son pelos más cortos, finos y enulados. Los pelos utilizados comúnmente para la identificación taxonómica son los pelos guardianes, ya que mantienen patrones cuticulares y medulares constantes. Los pelos de las extremidades, de la cabeza y cola tienen rasgos similares entre los taxones; por lo que el pelaje que cubre las regiones dorsales del cuerpo suele ser el más adecuado para la determinación (Chehébar y Martín,

1989). Los pelos guardianes constan de una porción proximal delgada, sin constricciones y es la que presenta mayores características definidas y distintivas a nivel cuticular. A continuación sigue una región aplanada y ancha llamada espátula, que presenta características más definitivas y distintivas a nivel medular. Esta región se hace más estrecha hasta generar la punta del pelo. Por otro lado, los pelos finos son más numerosos tienen una constricción en la porción proximal y una espátula menos pronunciada y sus caracteres medulares y cuticulares son muy similares entre los taxones, por lo que no se utilizan para determinación taxonómica (Chehébar y Martín, 1989).

En un corte transversal, el pelo presenta tres capas: 1) una cutícula compuesta por células planas y escamosas que recubren todo el pelo, 2) una corteza, compuesta por células fusiformes y compactas, frecuentemente pigmentadas y 3) una médula, que puede estar o no presente y estar compuesta por células separadas entre sí y con espacios de aire o vesículas aéreas.

CARACTERES MACROSCÓPICOS:

Los caracteres macroscópicos deben ser considerados con cautela, ya que pueden variar dentro de una misma especie como también varían en las distintas regiones del cuerpo de un mismo individuo. La coloración es un carácter macroscópico que se tuvo en cuenta en esta tesis, considerando la presencia o ausencia de un bandeo en el pelo, en el que se alternan colores claros y oscuros. Por otro lado, si bien, la presencia de regiones espatuladas es común en todos los pelos, hay algunas especies que tienen esta región tan conspicua que se puede apreciar la distinción entre esta área con la porción proximal a simple vista. A su vez, hay taxones que tienen los pelos aplanados en toda su longitud y presentan una ondulación y textura característica que le da un aspecto apergaminado, como es notable en los cérvidos.

La longitud de los pelos se diferenció en pelos cortos, si median entre 0 y 2 cm; pelos medianos, entre 2 y 6 cm; y pelos largos mayores a 6 cm.

CARACTERES MICROSCÓPICOS

Para observar microscópicamente los pelos, se separaron de las egagrópilas y se procedió a su lavado con agua y detergente para quitar la grasa e impurezas. Luego se aplicó una fina capa de esmalte de uña sobre un portaobjeto, dejándolo secar entre 2 a 3 minutos, para luego apoyar los pelos sobre el mismo junto con otro portaobjeto, de modo que permanezcan los pelos entre ambos. Luego se presionaron los portaobjetos otros diez minutos hasta que el esmalte de uña se secó y a continuación se retiraron los pelos, dejando una impronta de su superficie externa sobre el esmalte. De esta forma se pueden divisar el patrón de escamas en el microscopio con un aumento de 400x. La porción del pelo más útil para diferenciar los taxones a nivel cuticular es la porción proximal. Por otro lado, es importante considerar la similitud morfológica de los pelos de especies que han sufrido procesos de domesticación en contraposición de sus coespecíficos no domesticados. En este sentido, los patrones cuticulares de los mamíferos domésticos son muy similares entre sí (De Marinis y Asprea, 2006).

Para analizar las médulas se observa directamente el pelo sobre el portaobjeto luego de haber sido lavado como se explicó anteriormente. En el caso de los pelos que tienen mucha pigmentación se utilizó un decolorante comercial de cabello para aclararlos. La porción del pelo que es más diagnóstica para diferenciar los taxones a nivel medular es la espátula.

Los restos óseos ingeridos fueron analizados tafonómicamente siguiendo diferentes metodologías, dependiendo del tipo de elemento y del taxón al que pertenece. Uno de las metodologías más relevantes para el estudio de los agregados óseos generados por aves rapaces, es el realizado por Andrews (1990), así también como el de Fernández-Jalvo y Andrews (1992). Dichos autores realizaron una clasificación que distingue cinco categorías de modificación sobre restos óseos y dentarios (i.e., nula, ligera, moderada, fuerte y extrema), las cuales incluyen a las aves Strigiformes, Falconiformes y a los mamíferos carnívoros. Esta metodología está focalizada en el estudio de restos óseos pertenecientes a micromamíferos, por lo que frente a la diversidad de taxones consumidos por aves carroñeras, donde los micromamíferos no son uno de los componentes principales de la dieta, se utilizó el trabajo de Lloveras et al. (2008). En este trabajo, los autores realizaron una adaptación de la metodología utilizada por los autores citados con anterioridad, aplicándola a agregados óseos de lepóridos generados por el águila imperial española (*Aquila adalberti*). A su vez, se utilizó la metodología propuesta por Robert y Vigne (2002a 2002b) y Marín arroyo et al. (2009), en la cual se analizaron los restos óseos de mamíferos depositados por el ave carroñera *Gypaetus barbatus*, los cuales en su gran mayoría pertenecen al autopodio, por lo que dicha metodología es aplicada al análisis de ese tipo de elementos. Teniendo como marco de referencia la metodología utilizada por estos autores, las muestras óseas obtenidas para esta tesis se adjudicaron dentro de las clasificaciones y categorías que se detallan a continuación.

DIGESTIÓN

Una de las características del sistema digestivo de las aves carroñeras es la extrema acidez de sus ácidos gástricos, los cuales tienen valores de Ph alrededor de 1, atributo que es adjudicado a una adaptación a la vida carroñera, ya que estas aves ingieren grandes

porciones de alimento sin que pasen por ningún proceso digestivo de tipo mecánico. Por lo que las condiciones de extrema acidez en el estómago facilitan la digestión de dichos volúmenes de comida (Houston y Cooper, 1975). A su vez, las condiciones extremas que se dan dentro del estómago, son responsables de la destrucción de numerosos patógenos que pueden ser ingeridos junto con la comida. En este sentido, se ha encontrado que en el estómago de *C. atratus*, el número de microorganismos es menor que el que se encuentra en estómagos de otras aves y mamíferos (Carvalho et al., 2003). Las condiciones de acidez estomacal de distintos taxones producen efectos diferenciales de corrosión sobre los restos óseos y dentarios. Por ejemplo, el PH de los jugos gástricos de Strigiformes oscila entre 2,2 a 2,5, lo que da como resultado que se generen modificaciones leves sobre los restos óseos que ingieren (Andrews, 1990). Asimismo, los mamíferos carnívoros y humanos producen niveles más extremos de digestión a causa de los ácidos gástricos y biliares, junto con los procesos mecánicos de la masticación (Lyman, 1994).

La corrosión digestiva actúa sobre los huesos generando un aspecto poseado, además de generar superficies pulidas y fracturas con bordes redondeados. En las situaciones más leves afecta a las porciones terminales, áreas articulares y tubérculos, pero en estados avanzados afecta la integridad del hueso, incluso fracturándolo (Andrews, 1990).

Grados de corrosión digestiva sobre los huesos (Lloveras et al., 2008):

0/Nula. Sin signos de corrosión.

1/Leve. La superficie del hueso esta levemente alterada. La digestión está concentrada en un área en particular y se manifiesta como un poseado. Menos del 25% de la superficie del hueso esta alterada. Los bordes pueden estar levemente redondeados.

2/Moderada. Entre el 25% y el 75% de la superficie del hueso esta alterada. Los efectos del poseado son mayores que la categoría anterior. Pueden ocurrir destrucciones de algunas porciones localizadas del hueso.

3/Fuerte. Toda la superficie del hueso está afectada. Se presenta como un poseado extensivo con pequeños hoyos. Con una destrucción ósea avanzada que afecta más del 50% del hueso. Con bordes muy redondeados y fracturas.

4/Extrema. Presenta una importante destrucción ósea que afecta toda la superficie del hueso. La estructura del hueso queda destruida por la corrosión, con los bordes muy redondeados, de modo que la identificación del elemento es difícil.

Grados de corrosión digestiva sobre los dientes (Lloveras et al., 2008):

0/Nula. Sin signos de corrosión.

1/Baja. La superficie del esmalte está afectada mostrando un leve poseado y desgaste. En algunos molares, la digestión puede estar concentrada en las esquinas oclusales y en los ángulos salientes.

2/Moderada. La superficie del esmalte esta intensamente afectada y parcialmente removida a lo largo de los bordes. También presentan los bordes del diente redondeados.

3/Fuerte. El esmalte esta extensivamente removido. Puede estar reducido a pequeñas islas sobre la superficie de la dentina. La dentina está expuesta y afectada por la digestión evidenciándose en el desgaste y en una superficie ondeada. Con un fuerte redondeamiento de los bordes. Puede haber fracturas y perforaciones.

4/Extrema. El esmalte desaparece. La dentina esta considerablemente afectada por la digestión y tiene una superficie ondeada. La estructura del diente es indeterminada por la digestión y hay un redondeamiento de los bordes avanzado. La identificación del elemento puede ser dificultosa.

Digestión sobre falanges (Marín Arroyo et al., 2009; Robert y Vigne, 2002b)

Robert y Vigne (2002) realizaron una categorización que separa los distintos grados de digestión que sufren las falanges consumidos por un ave carroñera *G. barbatus* (quebrantahuesos). Esta categorización se basó en los trabajos de Andrews (1990) y Denys et al. (1992) y fue necesaria gracias a la abundante cantidad de falanges que

regurgitan estas aves en contraposición con otros elementos. Posteriormente Marín Arroyo et al. (2009) realizó una ampliación de dicha categorización, incorporando más categorías y a todos los elementos del autopodio (Fig. 2.4).

A diferencia de las categorías descritas por Andrews (1990), los citados autores desarrollaron una metodología de codificación que permite clasificar los elementos del autopodio de mamíferos en relación al grado de alteración sufridos por los ácidos gástricos, con un gradiente de modificación, variando de 1 (marcas de digestión leves) hasta 5 ó 9 (marcas de digestión extrema), dependiendo del elemento. Para su notación, primero se refiere al número de falanges, a continuación del grado de alteración. A modo de ejemplo, el código 1.2 se refiere a la primera falange con porosidades en ambas carillas articulares; el código 2.2 se refiere a la segunda falange y así sucesivamente. Esta metodología también se utilizó para analizar los elementos del basipodio (cárpales y tarsales) y Metapodio (metacarpos y metatarsos).

Se consideró necesario utilizar esta metodología debido a que es más acorde con el tipo de dieta que ambas especies de aves carroñeras tienen. Por lo que la selección de presas y la abundancia relativa de los elementos óseos que son ingeridos serán más similares en comparación con las aves rapaces consideradas en el trabajo de Andrews (1990).

PRIMER FALANGE

- 1.1 Signos de corrosión invisible al ojo desnudo.
- 1.2 Porosidad alrededor de las dos superficies articulares.
- 1.3 Perforaciones bajo tuberosidades, en general en la porción palmar proximal y/o distal.
- 1.4 Desaparición de la superficie articular proximal.
- 1.5 Siguiendo el estadio 1.3, cuando la perforación genera la fractura de la falange. Solo queda la porción articular proximal.

1.6 Desaparición de la superficie articular distal.

1.7 Sólo queda la polea distal.

SEGUNDA FALANGE

2.1 Signos de corrosión invisible al ojo desnudo.

2.2 Porosidad alrededor de las dos caras articulares. Más visible en la vista palmar de la articulación distal.

2.3 Porosidad remarcada en las superficies articulares proximales. Con perforaciones en la cara palmar.

2.4 Ambas carillas articulares se mantienen conectadas. Desaparece la cara axial o palmar de la columna que se adelgaza bajo la superficie articular proximal.

2.5 Fracturas en la superficie articular proximal. Solo quedan la superficie articular distal y una porción de la columna.

2.6 Sólo queda la porción distal.

2.7 Pérdida de uno de los lados de la porción distal, sólo queda la mitad de la polea distal.

2.8 Siguiendo el estadio 2.4, sólo queda la articulación proximal.

2.9 Queda la articulación proximal además de una porción de la columna.

TERCERA FALANGE

3.1 Signos de corrosión invisibles al ojo desnudo.

3.2 Porosidad que afecta las áreas articulares proximales, el borde dorsal y la punta distal. Se amplía el foramen vascular.

- 3.3 Desaparición de la superficie articular proximal.
- 3.4 Ambas carillas articulares se mantienen conectadas. Con perforaciones en el borde dorsal.
- 3.5 La superficie articular proximal se fractura, quedando sólo el ápice, un fragmento plantar y una porción de la cara abaxial.
- 3.6 Siguiendo el estadio 3.4, se fractura la porción distal y sólo queda la superficie de articulación proximal más un fragmento columnar.
- 3.7 Sólo queda la superficie articular proximal más una porción de la cara abaxial.
- 3.8 Sólo queda la suela.

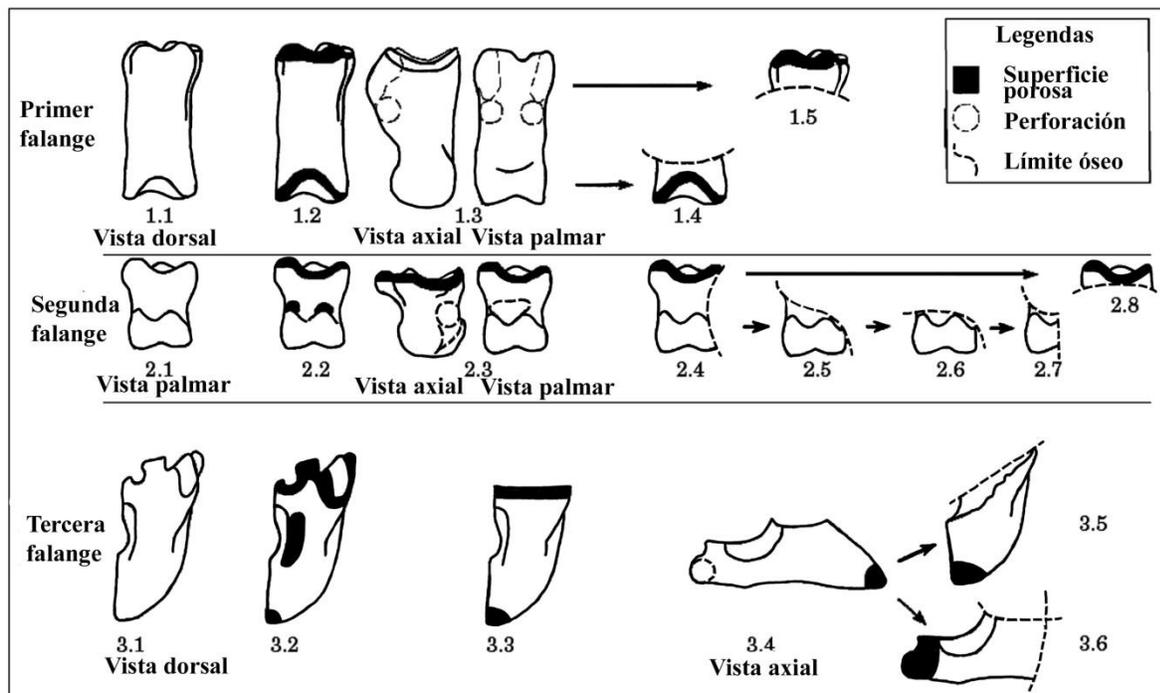


Figura 2.4. Codificación de las distintas intensidades de corrosión gástrica producida sobre las falanges. Modificado de Robert y Vigne (2002: pag. 771).

Digestión sobre el autópodo excluyendo a las falanges (Marín Arroyo et al., 2009).

- 1- Erosión superficial.
- 2- Presenta perforaciones en una de sus caras y faltan fragmentos de la médula.
- 3- Las perforaciones se extienden al hueso entero y queda la cavidad medular abierta.
- 4- El hueso está totalmente digerido y con los bordes adelgazados.
- 5- El elemento queda reducido a un pequeño fragmento apenas identificable.

FRACTURA

Se contabilizaron los huesos completos y los fracturados, en el caso de éstos últimos, se identificaron las porciones donde ocurrieron las fracturas. En el caso de las falanges, la categorización descrita con anterioridad incluye a las fracturas, ya que discrimina en diferentes categorías el lugar donde ocurren las fracturas y la porción de la falange que es regurgitada. En el caso de los huesos largos, las cinturas pectorales y pélvicas, además de los elementos del cráneo, se siguió el esquema propuesto por Lloveras et al. (2008) (Fig. 2.5). Respecto a las vértebras, se identificó la porción presente. Por otro lado se contabilizaron todos los fragmentos óseos cuyo grado de destrucción no permitió su identificación.

	1	2	3	4	5	6	7
Huesos largos							
Pélvis							
Escápula							
Mandíbula							
Cráneo							

Figura 2.5. Codificación de los distintos tipos de fractura. Modificado de Lloveras et al. (2008: pag. 93).

ANÁLISIS TAFONÓMICO DE RESTOS NO INGERIDOS

Se analizaron tafonómicamente cadáveres de animales que fueron consumidos por las aves carroñeras del área de estudio. Para ello se depositó un ungulado doméstico adulto (*O. aries*) y una liebre adulta (*L. europaeus*) a pocos minutos de su deceso y se analizó de manera complementaria a otras nueve ovejas adultas y dos corderos que murieron de forma natural en el campo.

Los cadáveres se observaron con binoculares desde una distancia de 150 a 200 m y se contabilizaron la cantidad de individuos de cada especie de ave carroñera que se alimentaron de ellos. A su vez se registraron los tiempos transcurridos entre el inicio de las observaciones y la aparición de las primeras aves, como también el tiempo total de consumo. Las observaciones terminaron una vez que no se observaron más aves posadas. En esta instancia, se procedió a registrar la dispersión de los elementos como también a reconocer los elementos faltantes. A continuación se reconocieron las marcas ocasionadas sobre los huesos, las cuales fueron clasificadas, siguiendo la metodología de trabajos previos (Andrews, 1990; Binford, 1981; Lloveras et al., 2014) analizando muescas, perforaciones, fracturas y surcos profundos y superficiales que se detallan a continuación:

Muecas: es una pérdida ósea en los bordes del hueso que puede resultar en una hendidura oblicua, cóncava.

Perforaciones: es un hoyuelo en la superficie del hueso, generalmente de contorno circular, que penetra en la médula ósea.

Fracturas: Son porciones del elemento óseo que fueron quebradas y removidas, dividiendo el elemento en distintas porciones o generando fragmentos faltantes

Surcos superficiales: Son canales que discurren por la superficie del hueso, se visualizan por un cambio de color.

Surcos profundos: Similares a los anteriores, pero tienen una mayor penetración en la superficie del hueso, lo que los hace más visibles.

CUANTIFICACIÓN DE INDIVIDUOS

La cuantificación de los individuos ingeridos se realizó a partir de los elementos óseos. Sin embargo, no todas las egagrópilas presentaron este tipo de elementos. En ese caso, la cuantificación se realizó a partir de los pelos, considerando un individuo por egagrópila. Este método no permite inferir el número real de individuos que consumieron las aves, ya que cada uno de ellos pudo haber sido regurgitado en diferentes egagrópilas. A pesar de ello, la información que aportan estos datos permite reconocer la incidencia de cada taxón en la dieta del dormidero estudiado.

Una medida de cuantificación que se consideró es la frecuencia relativa porcentual (Fr%) de cada taxón consumido. La misma está dada por:

$$N_i/N_t \cdot 100$$

Donde N_i es el número de individuos consumidos del taxón i y N_t es el número total de individuos consumidos.

También se obtuvo el porcentaje de ocurrencia (O%) de cada taxón consumido, que se expresa por:

$$N_i/N_e \cdot 100$$

Donde N_i es el número de individuos consumidos del taxón i y N_e es el número total de egagrópilas donde está presente el taxón i .

CUANTIFICACIÓN DE ELEMENTOS ÓSEOS

La cuantificación de los elementos óseos se realizó teniendo en cuenta los trabajos de Grayson, (1984) y Lyman, (1994). En principio se distingue entre los términos elemento y espécimen. El término “elemento” sirve para denotar una pieza particular que constituye el

esqueleto y “especímen” se refiere tanto a un fragmento óseo como a una pieza ósea completa que se encuentra aislada o articulada a otros huesos individuales (Grayson, 1984). Se calcularon el número de especímenes identificados por taxón (NISP) (Grayson, 1984; Lyman, 1994). Esta medida permite calcular de forma directa la abundancia de las diferentes piezas que componen al esqueleto (Mengoni Goñalons, 2010). Como medida de abundancia de las partes esqueléticas se calculó el número mínimo de elementos (MNE) el cual expresa la frecuencia con que se hallan representados los elementos en la muestra, por lo que su cálculo está sujeto a la unión de distintos especímenes que pueden formar parte de una unidad anatómica (Grayson 1984; Lyman 1994). Otra medida de abundancia taxonómica que se calculó fue el número mínimo de individuos (MNI), el mismo expresa el número posible de taxones fuente y se obtiene a partir de la relación entre el MNE observado en la muestra y el MNE esperado de un esqueleto completo teniendo en cuenta la lateralidad (Mengoni Goñalons, 2010). Otra medida que se tuvo en cuenta es el número mínimo de unidades anatómicas (MAU), el cual se obtiene dividiendo el MNE de cada unidad anatómica encontrado en la muestra por las veces que la misma aparece presente en el esqueleto completo. Esta medida también se presenta en forma porcentual estandarizando los MAU de cada elemento con respecto al MAU del elemento más abundante (Mengoni Goñalons, 2010).

Por otro lado, se evaluó la abundancia relativa de los elementos esqueléticos, considerando la representatividad de cada uno de ellos en relación al número mínimo de individuos (Andrews, 1990; Fernández Jalvo y Andrews, 1992):

$$R_i = \frac{MNE_i}{E_i \times MNI} \times 100$$

Donde: R_i : Abundancia relativa de un elemento particular, MNI: Número mínimo de individuos, MNE_i : Número mínimo de elementos esqueléticos particulares en la muestra, E_i : Número esperado de ese elemento esquelético en un individuo.

La amplitud de nicho trófico se obtuvo mediante el índice de Levins (1968), que también ayuda a evaluar el nivel de especialización de los organismos. Propone que la amplitud puede ser estimada a partir de la uniformidad de la distribución de los individuos entre los diversos recursos alimenticios (Krebs, 1989). Está dado por la fórmula:

$$B = 1 / \sum (N_i / N_t)^2$$

Donde N_i es el número de individuos consumidos del taxón i y N_t es el número total de individuos consumidos.

Para poder realizar comparaciones con otros sitios se utilizó el índice de Levins Estandarizado (B_e) por Colwell y Futuyma (1971) para ser expresados en una escala de 0 a 1 con la siguiente fórmula:

$$B_e = (B-1)/(n-1)$$

Donde n es el número de taxones encontrados. B_e es máximo cuando la especie consume los diferentes recursos alimenticios en la misma proporción, lo que significa que la especie no discrimina entre los recursos alimenticios y por lo tanto su nicho trófico es el más amplio posible. Por el contrario, B_e alcanza su mínimo valor cuando los individuos se alimentan preferentemente de un único tipo de alimento (mínima amplitud de la dieta, máxima especialización).

También se consideró el índice de diversidad de Shannon y Weaver H' (1949) dado por:

$$H' = -\sum p_i \log_2 p_i$$

Donde p_{ij} y p_{ik} son la proporción de la presa "i" en la dieta de las especies "j" y "k" respectivamente.

H' toma el valor de 0 cuando la muestra contiene sólo una especie y toma valores máximos cuando todas las especies de la muestra están representadas por el mismo número de individuos, por lo que tendrá una distribución equitativa. De este modo, el índice de

Shannon-Wiener prioriza la equitatividad y está moderadamente influido por diferentes tamaños de muestra.

Superposición de nicho trófico

Se realizaron cálculos de superposición de nicho trófico entre los distintos dormideros de *C. atratus*, como también entre las distintas especies de aves carroñeras. Para dicho cálculo, se utilizó el índice de Pianka basado en el índice de diversidad de Simpson (1949): Σp_i^2 donde P_i es la proporción de las i categorías de recursos usados (Krebs, 1989). La superposición fue calculada usando la siguiente fórmula:

$$O_{jk} = \Sigma p_{ij} \cdot p_{ik} / \sqrt{(\Sigma p_{ij}^2 \cdot \Sigma p_{ik}^2)}$$

O_{jk} = índice de Pianka de superposición de nicho entre las especies j y k .

p_{ij} = proporción del recurso i utilizado por la especie j .

p_{ik} = proporción de recurso i utilizado por la especie k .

El resultado varía entre 0 y 1, el 1 corresponde a la máxima superposición.

TEST ESTADÍSTICOS

Análisis de correspondencia.

El análisis de correspondencias es una técnica de representación de datos multivariantes que tiene como objetivo representar en un plano cada uno de los valores posibles de cada variable, donde la posición relativa de los puntos refleja el grado de asociación entre cada uno de los conceptos representados. Es un tipo especial de análisis de componentes principales pero realizado sobre una tabla de contingencia y usando una distancia euclídea ponderada llamada chi-cuadrado.

Es apropiado para describir los datos de dos variables categóricas con las que se obtiene una tabla de contingencia. Este análisis deriva en un gráfico donde se representa las filas (o las columnas) como puntos de un espacio cartesiano de dimensión reducida y cuya

distancia entre ellos se ajuste a la proximidad de sus perfiles. De modo que dos objetos (filas de la tabla) con perfiles muy similares se representan con puntos muy cercanos y dos objetos con perfiles muy distintos se representan con puntos muy distantes. Al mismo tiempo, también se pueden representar las variables (columnas de la tabla) como puntos del mismo espacio y la proximidad de los puntos que representan los objetos a un punto que representa una variable indica la importancia relativa de esa variable en el perfil del objeto.

Prueba de correlación de Spearman.

Es un método que mide la intensidad en que se asociación dos variables, es similar al coeficiente de correlación de Pearson, pero se utiliza cuando la distribución de ambas variables no sigue una curva normal y a diferencia de éste, las variables pueden ser discretas. Sus valores son entre -1 y 1, toma valores cercanos a 1 cuando ambas variables tienen una asociación muy estrecha y positiva, de manera que si una aumenta, la otra también lo hace. Por lo contrario, si el valor es cercano a -1, ambas variables se asocian inversamente de una manera muy estrecha, de manera que si una aumenta, la otra disminuye. Si los valores son cercanos al 0, se dice que no hay asociación.

En la prueba se plantean las siguientes hipótesis estadísticas:

Hipótesis nula $H_0: r_s=0$.

Hipótesis alternativa $H_a: r_s \neq 0$.

CAPITULO III

DIETA ESTACIONAL DEL JOTE CABEZA NEGRA (*CORAGYPS ATRATUS*) EN UN ÁREA RURAL Y URBANA DEL NOROESTE PATAGÓNICO



Dormidero de jote cabeza negra. Técnica: tinta china. Fernando Ballejo

RESUMEN

El estudio de la dieta de aves carroñeras es relevante porque cumplen un importante rol en la eliminación de cadáveres, reduciendo el desarrollo y exposición de patógenos sobre los tejidos cadavéricos, sin embargo algunos patógenos pueden sobrevivir al pasaje por el sistema digestivo, con el riesgo de que sean reubicados en nuevas áreas. El objetivo de este capítulo es estudiar la dieta de *Coragyps atratus* a lo largo un año en zonas rurales y urbanas con el fin de identificar los taxones consumidos y reconocer las relaciones entre esta especie y el hombre. Para ello, se colectaron un total de 488 egagrópilas en dos dormideros ubicados en un ambiente urbano (Localidad de Dina Huapi) y en un ambiente rural (Estancia Chacabuco) del noroeste patagónico y se identificaron sus contenidos hasta el nivel taxonómico más bajo posible. Los resultados obtenidos indicaron que los mamíferos exóticos fueron los más consumidos, principalmente *Bos taurus*, *Lepus europaeus*, seguidos de *Cervus elaphus* y *Ovis aries*; además se registró un número alto de artrópodos. Por otro lado, se encontró una diferencia en la selección de carroña entre ambos dormideros, ya que los artrópodos y *L. europaeus* son los más comunes en Chacabuco; mientras que *B. taurus*, las aves y materiales sintéticos fueron los predominantes en Dina Huapi. Los individuos de este último dormidero presentaron una selección de carroña uniforme a lo largo del año, a diferencia del dormidero de la estancia Chacabuco que presentó variaciones que respondieron a cambios en el consumo de artrópodos durante el año.

INTRODUCCIÓN

Uno de los factores más importantes que afecta la diversidad y distribución de la fauna es la alteración que sufren los ecosistemas durante los procesos de urbanización (Marzluff et al. 2001). De esta manera se crean nuevos hábitats y situaciones para las aves (Margalida y Colomer, 2012; Levau y Levau, 2004). En este sentido hay especies que son más sensibles a la presencia humana, por lo que se ven afectadas negativamente (Speziale et al. 2008); sin embargo, otras especies pueden obtener ventajas de los productos de las actividades antrópicas; tales como aquellas relacionadas a la ganadería, como también por basureros, mataderos y pesquerías (Lambertucci et al 2009; Levau y Levau, 2004). Las especies que se alimentan durante todo el año de una fuente de alimento que está en íntima relación con las actividades humanas (como es el caso de la ganadería), quedan ligadas a las políticas de producción del país y cualquier cambio en dichas políticas afectan de manera directa las poblaciones de dichas especies (Lambertucci et al. 2009). Por otro lado, la presencia de basureros en zonas urbanas son una fuente de comida predecible y constante en el tiempo, pero también concentra microorganismos de carácter patógeno (Matejczyk et al. 2011). Este tipo de alimento es aprovechado por numerosas especies de aves que se ven afectadas por dichos microorganismos de diferentes maneras (Houston y Cooper, 1975, Fritzsche McKay y Hoye, 2016).

Los estudios de dieta de aves carroñeras cobran relevancia si se considera la capacidad de las mismas de disminuir el foco de infección. Evitan que éste sea propagado cuando consumen con rapidez animales que murieron por enfermedad (Schlatter et al., 1978). Sin embargo, algunos trabajos alertan sobre la posibilidad que algunos patógenos puedan sobrevivir a los ácidos gástricos del sistema digestivo. Por lo que los mismos pueden ser reubicados en nuevas áreas cuando son expulsados como egagrópilas o por las heces (Houston y Cooper, 1975). Si bien, aún no se ha demostrado que el jote cabeza negra pueda trasladar y reubicar estos patógenos, este tópico es foco de diversos estudios con otras aves, incluso migratorias (Fritzsche McKay y Hoye, 2016). La reubicación de dichos

patógenos está relacionada con las distancias recorridas por la especie para realizar sus actividades; lo cual varía en las distintas regiones. Sin embargo, uno de los factores principales que determinan sus rangos de hogar es el tipo y la disponibilidad de alimento (Coleman y Fraser 1989; De Vault et al. 2004) y por consiguiente, su dieta.

Los estudios sobre dieta en aves carroñeras han sido de gran interés en la literatura mundial (Chamberlain et al., 2005; Houston, 1985; Margalida et al., 2009). Respecto al análisis sobre dieta de jotes, existen algunas contribuciones en varias partes del mundo (Blázquez et al., 2016; Coleman et al., 1985; Hiraldo et al., 1991; Iñigo Elías, 1987; Kelly et al., 2007; Paterson, 1984; Thomaidis et al., 1989; Wright et al., 1986; Yahner et al., 1990). Estos trabajos describen a estas aves como carroñeras, que consumen los taxones de animales domésticos consumidos en mayor proporción, pero pueden ampliar su espectro trófico en diferentes ambientes (Kelly et al., 2007; Thomaidis et al., 1989). Sin embargo en Argentina, este tipo de estudios no se han realizado y en ninguno de ellos se ha considerado la variación estacional de su dieta.

Los objetivos de este trabajo son conocer las especies de animales consumidas por el Jote Cabeza Negra (*Coragyps atratus*) a través del estudio de las egagrópilas localizadas en dos dormideros comunales ubicados en ambientes dispares (rurales y urbanos); como así también, estudiar las diferencias estacionales en el uso de la carroña. De esta manera, se busca obtener información básica para entender el papel ecológico de esta especie en el área de estudio.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se encuentra en el noroeste patagónico; comprende el límite entre las provincias geográficas de la Cordillera Patagónica septentrional y la Precordillera

Patagónica. Desde una perspectiva fitogeográfica, el área se encuentra dentro de la Provincia Patagónica, Distrito Occidental (Fig. 2.1).

Por otro lado, cabe destacar la representación de numerosas especies de mamíferos exóticos como *Bos taurus* (vaca) y *Ovis aries* (oveja), especies explotadas en las actividades ganaderas. A su vez, el importante turismo nacional e internacional de la zona, incentiva el desarrollo de la caza y pesca deportiva, para cuyo fin se valen de especies introducidas, fundamentalmente, *Lepus europaeus* (liebre), *Cervus elaphus* (ciervo colorado), *Sus Scrofa* (jabalí), además de algunas especies de salmónidos (Navas, 1987).

Muestreo de Campo

Se colectaron egagrópilas provenientes de dos dormideros comunales de *C. atratus*, uno de ellos ubicado en la provincia de Neuquén (estancia Chacabuco 40°35'41"S, 70°58'16"O) y el otro en la provincia de Río Negro (Dina Huapi 41°04'4"S, 71°09'27"O) (Fig. 2.2); ambos separados entre sí por una distancia de 56 Km.

El dormidero de Dina Huapi se encuentra dentro de un pinar *Pinus ponderosa* y *Pseudotsuga menziesii* en el cerro Tortuga, dentro de un contexto urbano y a 2,3 Km de un matadero, donde se sacrifica ganado vacuno y ovino (*B. taurus* y *O. aries*). Por otro lado, el dormidero de la estancia Chacabuco está ubicado en un cordón de álamos próximos a la ruta, a pocos metros del casco de la estancia y a más de 15 Km del poblado más cercano.

En los dormideros considerados para este estudio se realizó una determinación y cuantificación de los individuos mediante el uso de binoculares, considerando aquellas aves posadas, como a las que se encontraban volando en las inmediaciones de los mismos.

En febrero de 2010 se realizó una limpieza de los posaderos considerados para este estudio, con el objetivo de lograr una recolección sistemática y controlada de las egagrópilas regurgitadas por *C. atratus*. Posteriormente se realizaron cuatro campañas sucesivas que tuvieron sus inicios en el mes de mayo de 2010, donde se recolectaron las egagrópilas depositadas durante los meses previos y correspondientes al otoño. En septiembre y diciembre del mismo año se recolectaron las egagrópilas correspondientes al invierno y primavera respectivamente y durante la campaña realizada en el mes de marzo

de 2011 se recolectaron las egagrópilas depositadas durante el verano. En todas las ocasiones se reconocieron individuos de la especie en estudio y no se registraron miembros de otras especies. Las visitas a los dormideros se realizaron durante las horas de la tarde y se aguardó hasta el atardecer con el objetivo de contabilizar las aves que regresan al mismo. La mayor cantidad de individuos contabilizados fue de 45 individuos en la estancia Chacabuco y 130 en Dina Huapi; si bien, no se descarta la presencia ocasional de otras especies de rapaces en el dormidero, el aporte de egagrópilas de éstas es mínima frente al gran número de representantes de la especie en estudio.

Análisis de laboratorio

Las egagrópilas se disgregaron en el laboratorio y los materiales óseos y dentarios recuperados fueron observados para su identificación utilizando una lupa binocular (10-40 x). Para efectuar dicha identificación se utilizó material de referencia depositado en la División Zoología Vertebrados del Museo de La Plata. Por otro lado, para la identificación taxonómica de pelos se observaron los patrones cuticulares y medulares de los mismos, comparándolos con aquellos publicados en claves (Chehébar y Martín, 1989; De Marinis y Asprea, 2006) y con muestras recolectadas de la colección Mastozoológica del Museo de La Plata y de la colección Inventario de Vertebrados de la Patagonia, Administración de Parques Nacionales. Los artrópodos se identificaron con el uso de una clave dicotómica de coleópteros y dípteros de la zona, facilitada por el INTA

Análisis de datos

La contabilización de los taxones ingeridos se realizó a partir del MNI de los elementos óseos más frecuentes. En el caso en que los mismos no se encontraban, se contabilizaron pelos, plumas y/o escamas, considerando un individuo por egagrópila y los artrópodos se cuantificaron en base a sus cabezas. A su vez, se obtuvo la frecuencia porcentual F%, representada por el número de veces en que aparece el taxón en relación al número de taxones totales y el porcentaje de ocurrencia O% representado por el número de veces en que aparece el taxón en relación al número total de egagrópilas.

Asimismo, se agruparon los taxones consumidos en cinco categorías: ungulados, *L. europaeus*, otros mamíferos, aves/peces/reptiles y artrópodos, se obtuvo un gráfico con las

proporciones de los mismos a lo largo del año y se realizó un test de Chi 2 utilizando el programa de estadística R. Dicho test se realizó comparando los dos dormideros (Dina Huapi y Chacabuco) y comparando cada una de las estaciones por cada dormidero. Este test se realizó con el fin de evaluar si la selección de los taxones es independiente de los dormideros y de las estaciones respectivamente.

No se ha tenido en cuenta el cálculo de biomasa de las presas consumidas, ya que estas aves pueden ingerir un mismo cadáver entre varios individuos y junto a otras especies de aves carroñeras (Travaini et al. 1998).

Se calculó el índice de diversidad dietario estandarizado de Levins (1968) y el índice de solapamiento de nicho trófico de Pianka (Krebs 1989). Este último se utilizó para obtener las similitudes en la dieta entre los dormideros, como también entre las estaciones. A su vez, se aplicó dicho índice entre las estaciones del dormidero de Chacabuco sin considerar a los artrópodos, con el fin de evaluar si el consumo de los mismos es responsable de las variaciones en éste índice a lo largo del año.

No se realizó un análisis exhaustivo del contenido de vegetales dentro de las egagrópilas a pesar de que la mayoría presentaban gramíneas y semillas.

RESULTADOS

En el intervalo de tiempo transcurrido se colectaron un total de 488 egagrópilas, de las cuales 236 se recolectaron en Chacabuco (60 en verano, 56 en otoño, 60 en invierno y 60 en primavera) y 252 en Dina Huapi (60 en verano, 70 en otoño, 60 en invierno y 62 en primavera).

Las egagrópilas estaban compuestas íntegramente por pelos y exiguo material óseo, den conjunto se registraron 28 taxones de los cuales el 52,26% correspondía a mamíferos, seguido de artrópodos, aves, peces y reptiles (Fig 3.2).

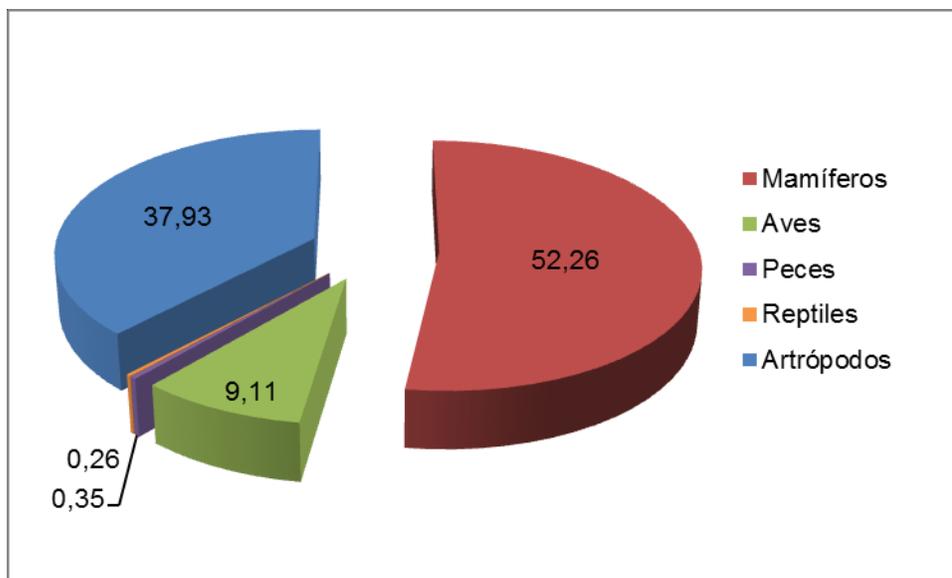


Figura 3.2 Representación de los grandes grupos de animales consumidos por el Jote Cabeza Negra (*Coragyps atratus*). Valores expresados en porcentajes.

Es importante destacar que el 90% de los mamíferos determinados corresponden a especies exóticas tales como *B. taurus*, *L. europaeus*, *C. elaphus* y *O. aries*, las cuales fueron las más abundantes. Por lo contrario, las especies de mamíferos pequeños, como los roedores fueron los más escasos. (Tabla 3.1).

	Chacabuco					Dina Huapi				
	V	O	I	P	T	V	O	I	P	T
Vertebrata indet.	6	0	1	2	9	0	0	0	0	0
Mammalia indet.	5	2	7	2	16	12	1	2	1	16
Ungulata indet.	1	5	2	4	12	0	2	0	2	4
<i>Bos taurus</i>	3	9	3	1	16	36	37	36	49	158
<i>Equus caballus</i>	0	0	0	3	3	0	0	0	0	0
<i>Ovis aries</i>	5	2	2	5	14	19	20	10	23	72
<i>Cervus elaphus</i>	19	16	9	17	61	7	5	1	8	21
<i>Sus scrofa</i>	2	0	3	0	5	3	0	0	4	7
<i>Conepatus chinga</i>	0	2	0	2	4	0	0	0	0	0
<i>Canis familiaris</i>	0	0	1	0	1	0	3	1	0	4
<i>Lepus europaeus</i>	36	37	28	35	136	3	8	14	2	27
Dasyopodidae	0	0	3	2	5	0	0	0	0	0
Cricetidae indet.	1	1	1	3	6	0	0	0	1	1
<i>Reithrodon auritus</i>	1	0	0	0	1	0	1	0	0	1
<i>Ctenomys</i> sp.	0	1	0	1	2	0	0	0	0	0
Ave indet.	7	5	9	10	31	17	27	11	19	74
<i>Carduelis</i> sp.	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0
Reptilia	0	2	1	0	3	0	0	0	0	0
Teleostei	0	0	1	0	1	0	2	1	0	3
Artropoda indet.	0	2	0	1	3	0	0	0	0	0
Curculionidae	1	1	7	0	9	0	2	0	0	2
Elateridae	0	5	0	0	5	0	0	0	0	0
Tenebrionidae	51	25	76	7	159	0	0	1	0	1
Scarabaeidae	0	24	36	55	115	0	1	0	2	3
Coleoptera indet.	10	13	12	7	42	0	0	0	0	0
Formicidae	68	15	1	4	88	0	0	0	0	0
Orthoptera	8	0	0	0	8	0	0	0	0	0
Bothriuridae	2	0	0	0	2	0	0	0	0	0
Totales	227	167	203	161	758	97	109	77	111	394

Tabla 3.1. Frecuencias absolutas de cada uno de los taxones encontrados en las egagrópilas de *Coragyps atratus* de los dormitorios ubicados en la estancia Chacabuco y Dina Huapi, en cada estación del año. (V), verano; (O), otoño; (I), invierno; (P), primavera; (T), total.

Los artrópodos identificados con mayor representación en las muestras fueron Coleópteros de las familias Tenebrionidae (principalmente del género *Nyctelia*). También

se encontraron representantes de la familia Scarabaeidae e Hymenoptera de la familia Formicidae. De acuerdo al porcentaje de ocurrencia (Tabla 3.2), los individuos representados de estas dos últimas familias fueron encontrados en unas pocas egagrópilas, en contraposición con las anteriores que se distribuían más uniformemente. Los artrópodos estuvieron mejor representados en las egagrópilas de Chacabuco, apareciendo en el 62% de las mismas.

	Chacabuco		Dina Huapi	
	Fr%	O%	Fr%	O%
Vertebrata indet.	1,19	3,8	0,00	0,0
Mammalia indet.	2,11	6,8	4,27	6,3
Ungulata indet.	1,58	5,1	1,07	1,6
<i>Bos taurus</i>	2,11	6,8	42,13	62,7
<i>Equus caballus</i>	0,40	1,3	0,00	0,0
<i>Ovis aries</i>	1,85	5,9	19,59	31,7
<i>Cervus elaphus</i>	8,05	25,8	5,60	8,3
<i>Sus scrofa</i>	0,66	2,1	1,87	2,8
<i>Conepatus chinga</i>	0,53	1,7	0,00	0,0
<i>Canis familiaris</i>	0,13	0,4	1,07	1,6
<i>Lepus europaeus</i>	17,94	57,6	7,20	10,7
Dasypodidae	0,66	2,1	0,00	0,0
Cricetidae indet.	0,79	2,5	0,27	0,4
<i>Reithrodon auritus</i>	0,13	0,4	0,24	0,4
<i>Ctenomys</i> sp.	0,26	0,8	0,00	0,0
Ave indet.	4,09	13,1	19,73	29,4
<i>Carduelis</i> sp.	0,13	0,4	0,00	0,0
Reptilia	0,40	1,3	0,00	0,0
Teleostei	0,13	0,4	0,80	1,2
Artropoda indet.	0,40	0,8	0,00	0,0
Curculionidae	1,19	2,5	0,53	0,8
Elateridae	0,66	0,4	0,00	0,0
Tenebrionidae	20,98	29,7	0,27	0,4
Scarabaeidae	15,17	6,4	0,80	0,8
Coleoptera indet.	5,54	15,3	0,00	0,0
Formicidae	11,61	3,0	0,00	0,0
Orthoptera	1,06	3,0	0,00	0,0
Bothriuridae	0,26	0,8	0,00	0,0

Tabla 3.2. Ítems consumidos por el Jote Cabeza Negra (*Coragyps atratus*) en la Estancia Chacabuco y Dina Huapi. Para cada taxón se indican la frecuencia relativa porcentual (Fr%) y el porcentaje de ocurrencia porcentual (O%).

Se encontraron una importante cantidad de elementos sintéticos en el dormitorio de Dina Huapi; las bolsas de polietileno, junto con fragmentos plásticos de distinto tipos, fueron los más abundantes (Tabla 3.3).

Elementos sintéticos	N
Bolsa de polietileno	32
Fragmento de plástico	16
Goma elástica	4
Cartón	3
Fragmento de tela	2
Cuerda	1
Tanza de pesca	1
Fragmento de baldosa	1
Pintura sintética	1
Tarugo de plástico	1
Elementos sintéticos totales	62(24,6)

Tabla 3.3. Elementos sintéticos hallados en las egagrópilas de Jote cabeza negra (*Coragyps atratus*) colectadas en Dina Huapi. Se muestra el número de elementos de cada tipo y el número total, con su frecuencia de ocurrencia porcentual entre paréntesis.

Se encontraron diferencias significativas en la dieta entre los dormitorios ($X^2 = 526.5161$, $p = 0.0005$, $gl=4$). También se encontraron diferencias significativas en la dieta entre las estaciones de ambos dormitorios (Chacabuco; $X^2 = 29.24$, $p = 0.004$, $gl=12$ y Dina Huapi $X^2 = 31,31$, $p = 0.002$, $gl=12$).

El valor del índice de Levins obtenido para el dormitorio de la estancia Chacabuco fue 0,28 y para Dina Huapi 0,16. Por otro lado, el valor obtenido del índice de superposición de nicho trófico de Pianka entre ambos dormitorios fue de 0,064.

El índice de superposición de nicho trófico entre las estaciones de los dos dormideros se expresa en la figura 3.3 y dicho índice aplicado entre las estaciones del dormitorio de Chacabuco sin considerar a los artrópodos se expresa en la figura 3.4.

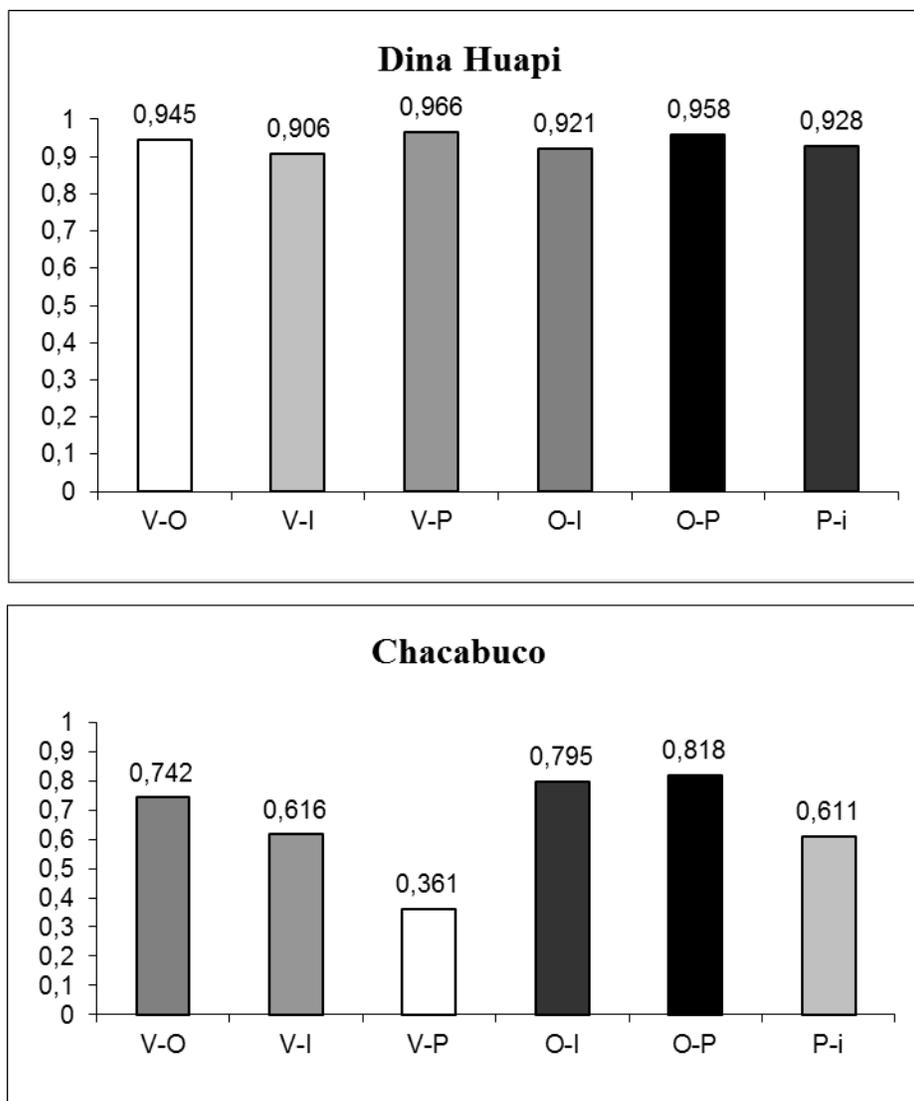


Figura 3.3. Superposición de nicho trófico entre pares de muestras de la dieta del Jote Cabeza Negra (*Coragyps atratus*) obtenidas en las distintas estaciones del año; (V), verano; (O), otoño; (I), invierno; (P), primavera; en Dina Huapi y Estancia Chacabuco.

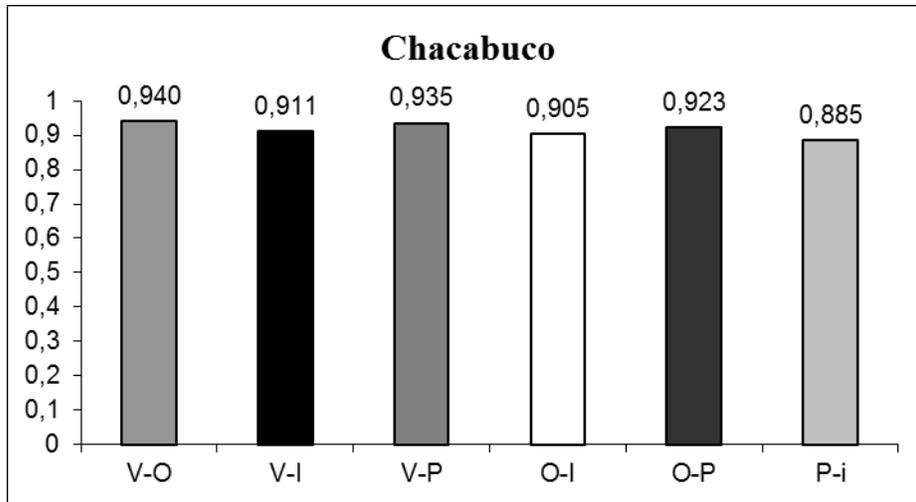


Figura 3.4. Superposición de nicho trófico entre pares de muestras de la dieta del Jote Cabeza Negra (*Coragyps atratus*) obtenidas en las distintas estaciones del año; (V), verano; (O), otoño; (I), invierno; (P), primavera; sin considerar a los artrópodos en la Estancia Chacabuco.

DISCUSIÓN

El análisis de egagrópilas sugiere que *C. atratus* se alimentan de un número reducido de taxones, particularmente mamíferos exóticos. Sin embargo, esto se observa en mayor grado en el dormitorio de Dina Huapi, en contraposición con el dormitorio de Chacabuco, donde se suma un importante número de insectos y algunos representantes de taxones nativos. Esta conclusión se ve apoyada por los valores cercanos a cero del índice de diversidad de Levins.

Por otro lado, existen notables diferencias en la selección de carroña entre los dormitorios, como lo indican los valores tan bajos de superposición de nicho trófico y el resultado del test de X^2 . En este sentido, cabe destacar que los individuos de la estancia Chacabuco se alimentan preferentemente de *L. europaeus* y secundariamente de *C. elaphus*, además de un gran número de artrópodos. Sin embargo, en Dina Huapi, hay una mayor cantidad de representantes de *B. taurus* y secundariamente aves y *O. aries*. Para analizar estos resultados, es necesario tomar en consideración el contexto en el que están ubicados

cada uno de los dormideros: la población de jotes de Dina Huapi se encuentra a 2,3 km de un matadero, donde se sacrifica ganado vacuno y ovino. A su vez, a 1,43 Km se encuentra una estancia donde se desechan restos de pescado, lo que congrega a un importante número de aves de distintas especies. La existencia de estas dos fuentes de comida diaria podría ser la causa de la presencia del dormidero en las inmediaciones (Coleman y Fraser 1988).

Por otro lado, los jotes de Chacabuco, están ubicados en un cordón de álamos próximos a la ruta, de modo que podrían estar alimentándose de los animales accidentados en la misma (Travaini et al. 1998 y Donazar et al. 1993), ya que el número de *L. europaeus* encontrados es destacable y es una especie comúnmente atropellada (Kelly et al. 2005; Travaini et al. 1998).

Los valores de superposición de nicho trófico entre estaciones para cada uno de los sitios fueron mayores en Dina Huapi que en la Estancia Chacabuco. Esto sugiere una mayor variabilidad temporal en la dieta de este último sitio y una cierta uniformidad en Dina Huapi, que podría deberse a que las aves de dicho dormidero se alimentan durante todo el año casi exclusivamente de los desperdicios de los animales allí procesados.

Es importante destacar que el 25% de las egagrópilas de Dina Huapi tenían materiales sintéticos, principalmente bolsas de polietileno (Tabla 3.3). La ingesta de estos materiales puede generar efectos nocivos a quienes lo consumen debido a la toxicidad química que presentan, como por ejemplo muchos plásticos tienen ftalatos de fácil absorción en el intestino, los cuales pueden generar efectos teratogénicos (Autian, 1973). A su vez, muchos de ellos pueden causar daños mecánicos en el estómago o intestino (Iñigo Elías, 1987) o pueden obstruir el sistema digestivo, principalmente si estos elementos son dados a las crías (Walters et al., 2010). Por lo que es necesario ampliar estos estudios para conocer cuál es el impacto de estos contaminantes en las aves.

Respecto a la presencia de contenidos vegetales en las egagrópilas, se interpretó que su presencia se debe a la ingesta de las porciones del sistema digestivo de los cadáveres que los contienen, ya que las mismas estaban muy fragmentadas y muchas de las semillas son de maíz, el cual es comúnmente utilizado como alimento para animales de granja.

En Estancia Chacabuco se observó variaciones en la dieta a lo largo del año, en este sentido, se encontró similitud muy baja en los taxones consumidos durante el verano y primavera (Fig. 3.3). Sin embargo, cuando se examinan los valores de superposición trófica sin tomar en cuenta a los artrópodos se observó una uniformidad temporal en el consumo (Fig. 3.4). La importancia en la dieta de los vertebrados más consumidos (ungulados y *L. europaeus*) y los artrópodos estuvieron negativamente relacionadas (Fig. 3.5). Estas especies de artrópodos no son saprófagas, por lo que se infiere que no fueron consumidas accidentalmente con la carroña. Para analizar esta correlación negativa hay que tener en cuenta un importante número de variables relacionadas a la disponibilidad de estos artrópodos, ciclos de vida, condiciones ambientales, etc. Estos análisis exceden los objetivos de esta tesis. Sin embargo, estos resultados plantean la posibilidad de realizar nuevos estudios que demuestren si los jotes optan por alimentarse de artrópodos cuando los cadáveres de vertebrados escasean, o viceversa, aunque parece más plausible que el consumo de carroña sea más o menos estable y el de artrópodos varíe temporalmente según su disponibilidad. Esto es consistente con la bibliografía existente, que considera a estas aves primariamente como carroñeras y para las cuales el consumo de artrópodos no está documentado en todos los trabajos (Yahner et al. 1990, De Vault et al. 2004).

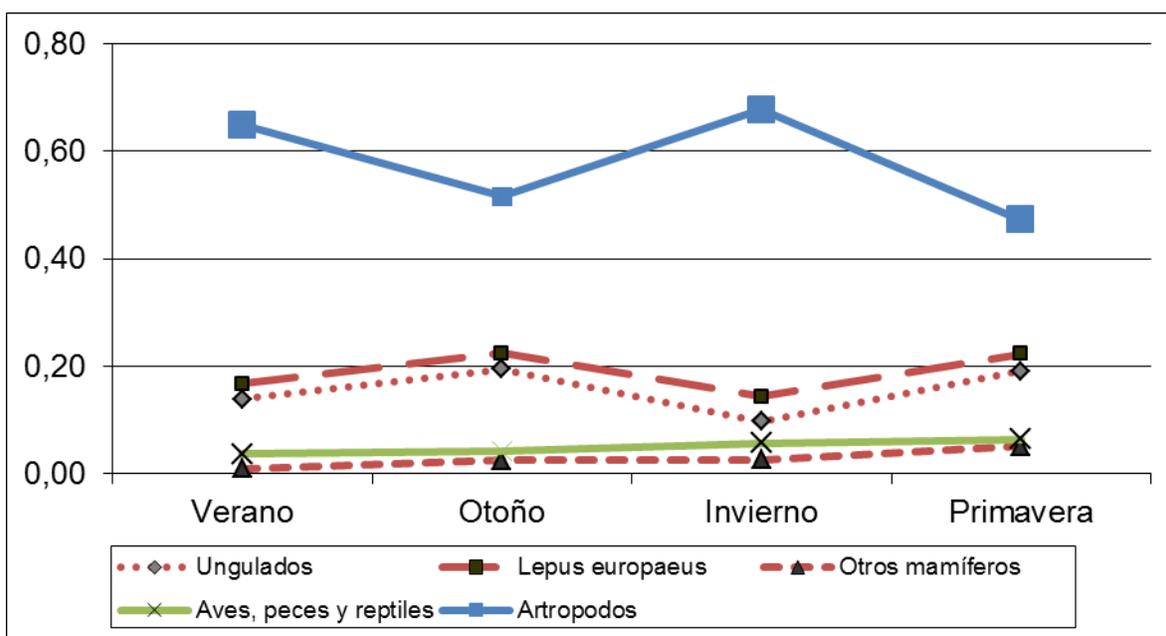


Figura 3.5. Frecuencia relativa porcentual de los cinco grupos dominantes de ítems consumidos por el Jote Cabeza Negra (*Coragyps atratus*) a lo largo del año en el noroeste patagónico.

Los resultados obtenidos en esta contribución difieren de otros trabajos publicados en Estados Unidos (Coleman et al., 1988; Sulzner et al., 2014; Yahner et al., 1990) donde se analizaron egagrópilas recolectadas en dormideros compartidos por *C. atratus* y *C. aura*. En ellos, la contribución a la dieta de animales autóctonos ha sido mayor, como también el consumo de animales de pequeño y/o mediano tamaño. Esto debe estar relacionado con la presencia de egagrópilas provenientes de *C. aura*, especie que gracias a su desarrollado sentido del olfato y sus atributos comportamentales, es capaz de localizar cadáveres de animales de menor tamaño (Buckley, 1996), ampliando así, el espectro de selección de las aves estudiadas en dichos trabajos.

A pesar de que no se aplicaron índices que contemplen la biomasa de las presas consumidas, es evidente que los aportes de los artrópodos a la dieta distan mucho de aquellos generados por los vertebrados. Por lo que, este trabajo apoya los resultados obtenidos por Iñigo Elías (1987), sobre el estudio de egagrópilas de *C. atratus* en Méjico, si bien, en dicho trabajo no se registró el consumo de artrópodos, la fauna doméstica introducida es el principal componente de la dieta, además de un importante aporte de materiales sintéticos.

En el área de estudio se encuentra *V. gryphus*, especie que se halla en procesos de recuperación y coexiste de manera relativamente reciente con *C. atratus*, el cual se ha expandido hacia la región patagónica siguiendo las actividades humanas (Carrete et al. 2010 y literatura allí citada). En relación a esto Carrete et al. (2010) han realizado un estudio de las interacciones entre ambos carroñeros sobre cadáveres de *O. aries* depositados en el noroeste patagónico, en un área que incluye los dormideros estudiados en este trabajo. Sus resultados indican que *C. atratus* accede en mayor proporción a la carroña en zonas de terrenos planos o cuando se presentan en grandes números. De modo que esta especie actúa como competidora con *V. gryphus* en el acceso a los cadáveres de animales del tipo y tamaño considerados en este trabajo.

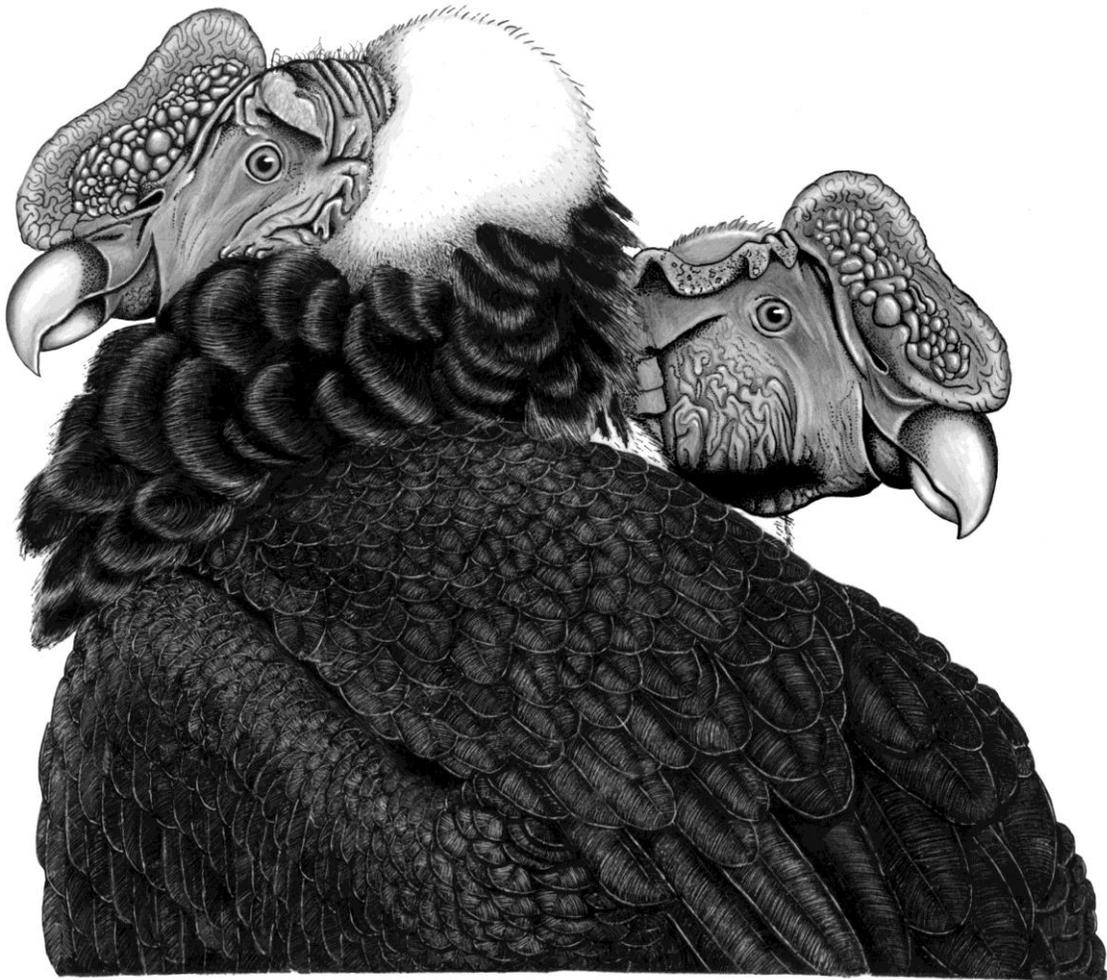
Por otro lado, Lambertucci et al. (2009) realizaron un análisis de la dieta de *V. gryphus* en el noroeste patagónico. Estos autores encontraron que hubo un reemplazo progresivo en

la selección de carroña por parte de esta especie, cambiando la elección de especies nativas por otras exóticas, principalmente *O. aries/Capra* sp., Leporidae, *C. elaphus* y *B. taurus/E. caballus*. En este sentido, los resultados de este trabajo se asemejan a los anteriormente citados. De modo que si consideramos que *C. atratus* ha ocupado de manera relativamente reciente la misma área y nicho ecológico que el cóndor, éste se estaría enfrentando a un nuevo competidor por el recurso, lo que implicaría un desequilibrio en el sistema de carroñeros. Si la densidad de jotes aumenta, facilitada por la rápida obtención de alimentos en zonas urbanas, en un futuro podría afectar las estrategias de conservación de *V. gryphus*. En este sentido cobra relevancia el estudio comparativo entre ambas especies desarrollado en el siguiente capítulo.

De lo expuesto, se concluye que los individuos de *C. atratus* de los dormideros estudiados, difieren en la selección de ítems alimenticios en relación al ambiente. Los jotes de Dina Huapi mantienen una dieta uniforme a lo largo del año, asociada a un ambiente urbano, con presencia de muchos materiales sintéticos en sus egagrópilas y de mamíferos que son de consumo antrópico. Por otro lado, los individuos del dormidero de Chacabuco, ubicado en un ambiente rural, amplían su espectro de selección, incorporando una importante cantidad de artrópodos a su dieta. A pesar de que el dormidero de Chacabuco presenta mayor diversidad en su dieta; el porcentaje de egagrópilas que presentan taxones nativos es muy pequeño (Tabla 3.2) y, al igual que el dormidero de Dina Huapi, los animales introducidos son los taxones más representativos, de modo que su permanencia en el área de estudio se encuentra íntimamente ligada a las actividades antrópicas.

CAPITULO IV

SUPERPOSICIÓN DE NICHOS TRÓFICOS ENTRE AVES CARROÑERAS DE LA PATAGONIA



Cóndores. Técnica: Tinta china, grafito y scratchboard. Fernando Ballejo

RESUMEN

Los animales que comparten un mismo recurso utilizan diferentes estrategias de forrajeo con el fin de disminuir la competencia. Las aves carroñeras que aprovechan un mismo recurso se segregan temporal y espacialmente. Sin embargo, se ha sugerido que cuando las especies no han coevolucionado para lograr dicha segregación, puede conducir a la competencia. En este sentido, el jote cabeza negra ha ampliado su distribución en la zona producto de las actividades humanas y se ha sugerido que puede competir con el cóndor en el acceso a la carroña. El objetivo es estudiar la superposición de nicho trófico entre tres especies de aves carroñeras obligadas del noroeste de la Patagonia, *Vultur gryphus* (cóndor), *Cathartes aura* (jote cabeza colorada) y *Coragyps atratus* (jote cabeza negra). Se recogieron egagrópidas de dormitorios de las tres especies para determinar los taxones consumidos. Se calcularon la diversidad dietaria y superposición de nicho trófico y se encontró que *C. aura* tiene una mayor amplitud en la selección de carroña ya que, aparte de ganado doméstico, consume animales más pequeños como los peces, los reptiles, aves, carnívoros y ratones. *C. atratus* se alimenta principalmente de ungulados introducidos y presenta una importante superposición de nicho trófico con el cóndor en áreas ubicadas lejos de los centros urbanos. Como estas últimas aves comparten el mismo recurso, las actividades humanas que afectan positivamente las abundancias de *C. atratus* podría aumentar la competencia entre ellos, con las posibles implicancias que esto tiene para la conservación del cóndor andino.

INTRODUCCIÓN

La carroña es un recurso alimenticio para muchas especies de animales, la misma tiene las características de que se dispone episódicamente y puede variar estacionalmente y espacialmente, jugando un papel dinámico en la estabilidad de las redes alimenticias, como en los movimientos y distribuciones de las especies que se alimentan de ella (Barton et al., 2013; Wilson y Wolkovich, 2011). La coexistencia de distintas especies carroñeras sobre un mismo cadáver sólo es posible si existe una partición del recurso, lo que permite que las distintas especies se segreguen en el espacio y en el tiempo cuando se alimentan de una misma fuente. Para que la coexistencia se mantenga en un equilibrio, las especies intervinientes pasan por procesos de coevolución morfológica y comportamental que reduce el solapamiento de nicho trófico (Arjo y Pletscher, 1999; Blázquez et al., 2009; Houston, 1988; Prior y Weatherhead, 1991). Sin embargo, si el recurso es escaso, la competencia puede permitir que la especie más agresiva logre la monopolización de la comida y eventualmente acreciente su demografía desplazando a las demás (Hiraldo et al., 1991; Stolen, 1996).

En el noroeste patagónico, la carroña es aprovechada por diversas especies de aves que tienen un marcado gradiente de tamaño y capacidad de acceso a la misma (Shepard y Lambertucci, 2013). Las tres representantes de la familia Cathartidae en el área (*Vultur gryphus*, *Cathartes aura* y *Coragyps atratus*) son las principales consumidoras de carroña teniendo adaptaciones específicas que les permiten aprovechar al máximo este recurso (Del Hoyo et al. 1994). Otras aves que también recurren a este tipo de alimento pertenecen a la familia Falconidae (Orden Falconiformes, e.g., *Milvago chimango* y *Caracara plancus*). Sin embargo, estas especies se alimentan de carroña de manera complementaria a las presas capturadas por ellas mismas (Houston, 1994). Por lo tanto, al menos entre los carroñeros obligados, podría existir competencia por un recurso tan efímero y aleatorio como la carroña, principalmente si se presenta un desbalance en las poblaciones que favorezca alguna de las especies por sobre las otras. Las variables que podrían influir para mantener este balance son: la localización de los dormideros (Hiraldo et al., 1991; Novaes y Cintra, 2013); la topografía del terreno (Carrete et al. 2010); la cercanía a estructuras antrópicas

(Lambertucci et al. 2009a; Novaes y Cintra 2013), las condiciones del tiempo que facilitan el acceso a la carroña (Shepard y Lambertucci, 2013) y la jerarquía por el tamaño (Houston, 1988).

Al existir una jerarquía en el acceso a la carroña dada por el tamaño, el cóndor andino desplaza a las aves más pequeñas (Wallace y Temple, 1987). Sin embargo, se ha documentado que el número de *V. gryphus* alimentándose de un cadáver disminuye en relación a la abundancia de individuos de *C. atratus* (Carrete et al. 2010). La disponibilidad de alimento resultante de las actividades antrópicas como basurales, descartes de pesca y mataderos son una fuente de recursos predecible en espacio y tiempo que los jotes cabeza negra aprovechan, aumentando el número de sus poblaciones (Houston 1988; Campbell 2014b; Barbar et al. 2015). Trabajos previos realizados con buitres del viejo mundo han evidenciado que en zonas donde las actividades antrópicas generan una predictibilidad temporal y espacial de la disposición de carroña, ocurre una disminución de la diversidad de aves carroñeras, en contraposición con zonas donde la carroña se mantiene impredecible. En estos escenarios la riqueza específica se mantiene constante, pero no así la diversidad taxonómica (Cortés-Avizanda et al., 2012; Oro et al., 2013; Wilmers et al., 2003).

C. atratus y *V. gryphus* se alimentan principalmente de ganado doméstico (Lambertucci et al. 2009b y capítulo III de esta tesis), mientras que el jote cabeza colorada pareciera tener un espectro más amplio de selección (Hiraldo et al., 1991). Sin embargo, no se han realizado estudios comparativos para una misma zona, por lo que el objetivo es comparar la dieta de las tres especies de aves carroñeras obligadas del noroeste patagónico, mediante el análisis del solapamiento de nicho trófico a partir de sus egagrópilas. Se espera encontrar un mayor grado de solapamiento de nicho trófico entre *C. atratus* y *V. gryphus*, en comparación con *C. aura*, principalmente en sitios alejados de las urbanizaciones.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio está localizada en el noroeste de la Patagonia Argentina, (entre 36°-41° S y 71°-68° O) (Fig. 2.1). El clima es templado a frío, con nevadas frecuentes en el invierno y veranos más secos (Paruelo et al., 1998a). El área comprende un ambiente heterogéneo, con bosques y estepas (Leon et al., 1998). La historia climática y geológica, junto con los procesos erosivos más recientes, han creado un gran número de acantilados, que junto con los bosques, son utilizados como dormideros por los cóndores y jotes. Como se especificó anteriormente, el área ha sido utilizada para la cría de ganado extensivo y es una de las regiones argentinas que ha introducido la mayor cantidad de mamíferos exóticos (Novillo y Ojeda, 2008; Speziale et al., 2012).

ESPECIES ESTUDIADAS

Cathartes aura (jote cabeza colorada) (0.85–2.0 kg) se alimenta de cadáveres de diversos tamaños, planeando a bajas alturas en grupos reducidos y utilizando principalmente el sentido del olfato, lo que le permite localizar cadáveres pequeños, los cuales son acabados rápidamente, antes de que lleguen otros integrantes del gremio (Buckley, 1997; Hiraldo et al., 1991; Houston, 1988; Thomaidis et al., 1989).

Vultur gryphus (cóndor andino) (hembra: 8–11 kg; macho: 11–15 kg) se alimenta principalmente de cadáveres de ungulados domésticos que localiza por el sentido de la vista (Houston, 1994; Lambertucci et al., 2009b). Es una especie de grandes dimensiones, que en las carroñas desplaza a las especies de menor tamaño. A su vez, gracias a su eficiente pico puede abrir la cavidad abdominal de los grandes ungulados, facilitando el acceso a las vísceras a otras aves de menor jerarquía (Houston, 1994; Wallace y Temple, 1987).

Coragyps atratus (jote cabeza negra) (1.1–1.9 kg), al igual que el cóndor, busca el alimento utilizando el sentido de la vista (Houston, 1988; Stolen, 2000). Se alimenta de cadáveres de diversos tamaños (Coleman y Fraser, 1987) y se ve favorecido por las actividades humanas que acumulan materia orgánica en sitios como basurales y mataderos (Iñigo Elías 1987). Según Houston (1985; 1988) *C. atratus* es más abundante en áreas

abiertas y cercanas a asentamientos humanos de por lo menos 3000 personas. A su vez, sugirió que antes de la llegada del hombre occidental a América del Sur, esta especie probablemente estaba restringida a sabanas, pantanos y en los márgenes de ríos, donde se alimentaba de mamíferos grandes y pequeños y de peces varados en las orillas de estos ríos.

ANÁLISIS DE LA DIETA

Durante los meses de verano de 2012 se recolectaron egagrópilas de ocho dormideros de *C. atratus*, dos de *C. aura*. En el caso de los dormideros del cóndor se realizó un pool de datos uniendo las muestras colectadas para este estudio en el 2009, con muestras colectadas en el 2007. Las muestras recolectadas en el 2009 constan de 171 egagrópilas distribuidas en los dormideros de Fragua grande, la Buitrera, Condorerita, Pipilcurá y Chaqueñita (Tabla 4.1). Las muestras colectadas en el 2007 fueron publicadas en un trabajo previo, correspondiente a la misma área de estudio (Lambertucci et al., 2009b) (Fig. 2.2). Para corroborar que no ha habido cambios en la dieta durante los años transcurridos respecto a las egagrópilas recolectadas para éste trabajo, se aplicó el índice de solapamiento de nicho trófico de Pianka y no se encontraron diferencias (0.985).

Cathartes	Chocon	68	
	Chacabuco II	28	
	Chacabuco I	60	
	Condor I	50	
	Conodor II	47	
	Coragyps	Dina Huapi	60
		Jones	28
Estacas		42	
Victoria		30	
	Coihues	27	
	Remolinos	38	
	Guanaco	14	
	Covunco	32	
	Fg Grande	40	
	Vultur	Buitrera	71
		Fg Chica	41
		Condorerita	65
Pipilcura		127	
	Huechahue	55	
	Pichileufu	17	
	Chaqueñita	42	

Tabla 4.1. Número de egagrópilas de cada dormitorio de las tres especies estudiadas

Estos dormitorios se clasificaron en dormitorios rurales cuando se ubicaban a más de 2 km de un área urbana y dormitorios urbanos cuando se ubicaban a menos de 2 km de un área urbana. Se disgregaron las egagrópilas siguiendo la metodología descrita previamente; los restos óseos y dentarios se separaron y se estudiaron bajo lupa estereoscópica (10-40 x) y se identificaron con ayuda de material de referencia de la colección del Museo de Ciencias Naturales de la Plata. Sin embargo, los restos de pelos recuperados de las egagrópilas se identificaron con bajo microscopio óptico (400x) y utilizando material de referencia recolectado de la nombrada institución y de muestras personales.

La contabilización de los taxones ingeridos se realizó a partir del número mínimo de individuos (MNI) de los elementos óseos por egagrópila. En el caso en que los mismos no se encontraban, se contabilizaron pelos, plumas y/o escamas, considerando un individuo por egagrópila; los artrópodos se cuantificaron en base a sus cabezas.

Los taxones se identificaron al nivel taxonómico más bajo posible.

ANÁLISIS DE LOS DATOS

Se obtuvo la frecuencia porcentual F% y el porcentaje de ocurrencia O%. Se calculó el índice de diversidad dietaria de Shannon y el índice de superposición de nicho trófico de Pianka (Pianka, 1973). A partir de los resultados obtenidos de este índice, se generó un dendrograma utilizando el programa estadístico PAST software (PAleontological STatistics) versión 3.02. El gráfico obtenido permite visualizar agrupamientos en relación a las similitudes en los taxones ingeridos por los individuos de cada dormitorio. Por último, se realizó un análisis de correspondencia con el fin de encontrar una relación entre el ambiente donde se encuentran los dormitorios y los taxones ingeridos. Para realizar este análisis se realizó de una tabla de contingencia donde, en las filas se ubicaron los taxones ingeridos y en las columnas, se asignaron como variable a las especies de aves carroñeras separadas en relación al ambiente donde se ubican sus dormitorios (ej. *C. atratus* agreste, *C. atratus* urbano). Se utilizó el programa estadístico Rstudio (paquete=pgirmess) para realizar estos análisis.

RESULTADOS

Las tres especies consumen carroña de grandes ungulados y de liebres. A su vez, los jotes también consumen otros mamíferos como cánidos, mustélidos, félidos y cricétidos, presumiblemente como carroña (Tabla 4.2). Sin embargo, los jotes también se comportan como depredadores de artrópodos. Los artrópodos más representados en las muestras fueron Coleópteros de las familias Tenebrionidae, los Himenópteros de la familia Formicidae y Ortópteros. Pero también se encontraron coleópteros de las familias Scarabaeidae, Carabidae, Curculionidae y Elateridae, además de representantes del orden

Blattodea y quelicerados de la familia Bothriuridae. A su vez, se encontraron materiales sintéticos en las egagrópilas de los jotes, como bolsas de polietileno, gomas elásticas y caucho entre otros.

Taxones	<i>Cathartes</i>			<i>Coragyps</i>			<i>Vultur</i>		
	N	%F	%O	N	%F	%O	N	%F	%O
Teleostei	4	2,21	4,17	0	0	0	0	0	0
Reptilia	13	7,18	13,5	0	0	0	0	0	0
Ave indet.	35	19,3	36,5	46	5,95	13,4	10	1,34	1,85
Galliformes	9	4,97	9,38	3	0,39	0,87	0	0	0
Passeriformes indet.	4	2,21	4,17	0	0	0	0	0	0
<i>Carduelis</i> sp.	0	0	0	1	0,13	0,29	0	0	0
Mammalia indet.	11	6,08	11,5	54	6,99	15,7	7	0,94	1,29
Ungulata indet.	3	1,66	3,13	8	1,03	2,33	0	0	0
<i>Bos taurus</i>	15	8,29	15,6	92	11,9	26,7	59	7,91	10,9
<i>Ovis aries</i>	4	2,21	4,17	89	11,5	25,9	395	52,9	72,9
<i>Cervus elaphus</i>	7	3,87	7,29	45	5,82	13,1	102	13,7	18,8
<i>Sus scrofa</i>	1	0,55	1,04	5	0,65	1,45	2	0,27	0,37
<i>Lama guanicoe</i>	1	0,55	1,04	0	0	0	3	0,4	0,55
Felidae	2	1,1	2,08	0	0	0	0	0	0
<i>Canis familiaris</i>	1	0,55	1,04	9	1,16	2,62	0	0	0
<i>Lycalopex</i> sp.	17	9,39	17,7	0	0	0	0	0	0
<i>Conepatus chinga.</i>	3	1,66	3,13	0	0	0	0	0	0
<i>Lepus europaeus</i>	11	6,08	11,5	83	10,7	24,1	168	22,5	31
Cricetidae	6	3,31	6,25	3	0,39	0,87	0	0	0
<i>Reithrodon auritus</i>	0	0	0	1	0,13	0,29	0	0	0
Artrophoda	12	6,63	8,33	292	37,8	28,8	0	0	0
Sintéticos	22	12,2	22,9	42	5,43	12,2	0	0	0
Total de taxones		159			731			746	
Egagrópilas		96			344			542	

Tabla 4.2. Composición de la dieta de las tres especies de catártidos del noroeste patagónico. Número de ítems presa (N); frecuencias porcentual (F%), corresponde al porcentaje del número total de taxones; porcentaje de ocurrencia (O%) corresponde al porcentaje del número total de egagrópilas.

C. aura presenta la mayor diversidad en su dieta, ya que su muestra incluye a grandes ungulados y otros taxones como teleósteos y reptiles, además de tener un mayor número de representantes de aves y carnívoros. Los valores más bajos en la diversidad se encuentran en las muestras de *V. gryphus*, que se alimenta principalmente de ungulados domésticos y liebres (Fig. 4.2).

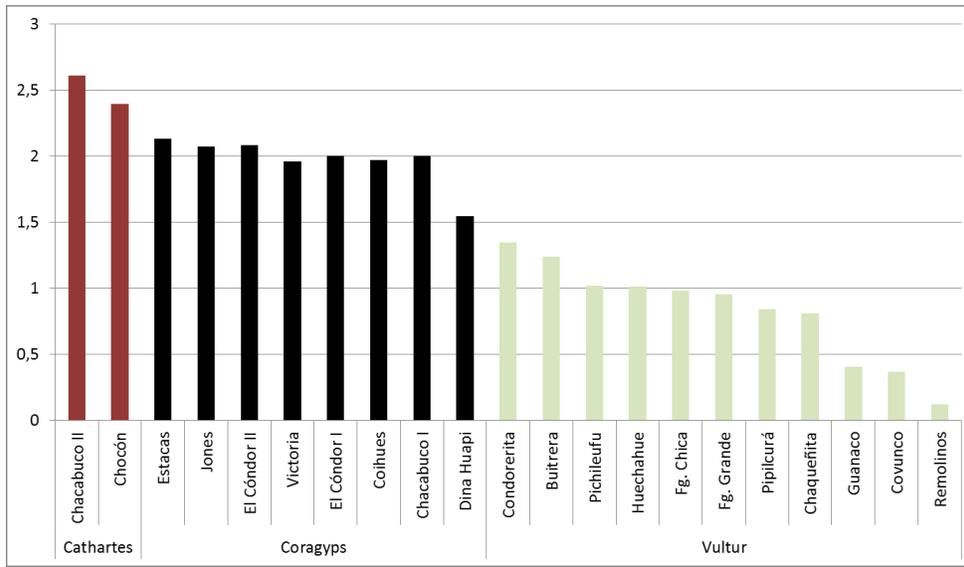


Figura 4.2. Índice de diversidad de Shannon calculado en base a la dieta en cada dormitorio para tres especies de catártidos.

El dendrograma (Fig. 4.3) expresa la similitud entre los taxones consumidos entre cada dormitorio. Se obtuvieron tres grandes grupos, uno de los cuales contiene exclusivamente a los dormitorios de *V. gryphus*; otro que contiene a los dormitorios de *C. atratus* que se caracterizan por estar alejado de centros urbanos (Chacabuco I, Cóndor I y II y Jones); y el otro grupo contiene el resto de los dormitorios correspondientes a ambas especies de jotes y que en su mayoría se encuentran en las cercanías o dentro de centros urbanos (Dina Huapi, Coihues, Estacas, Victoria, Chocón y Chacabuco II). Sin embargo, los dos primeros grupos nombrados comparten un mayor grado de similitud entre sí (entre 0,4 y 0,5) que con el tercero (entre 0,2 y 0,3).

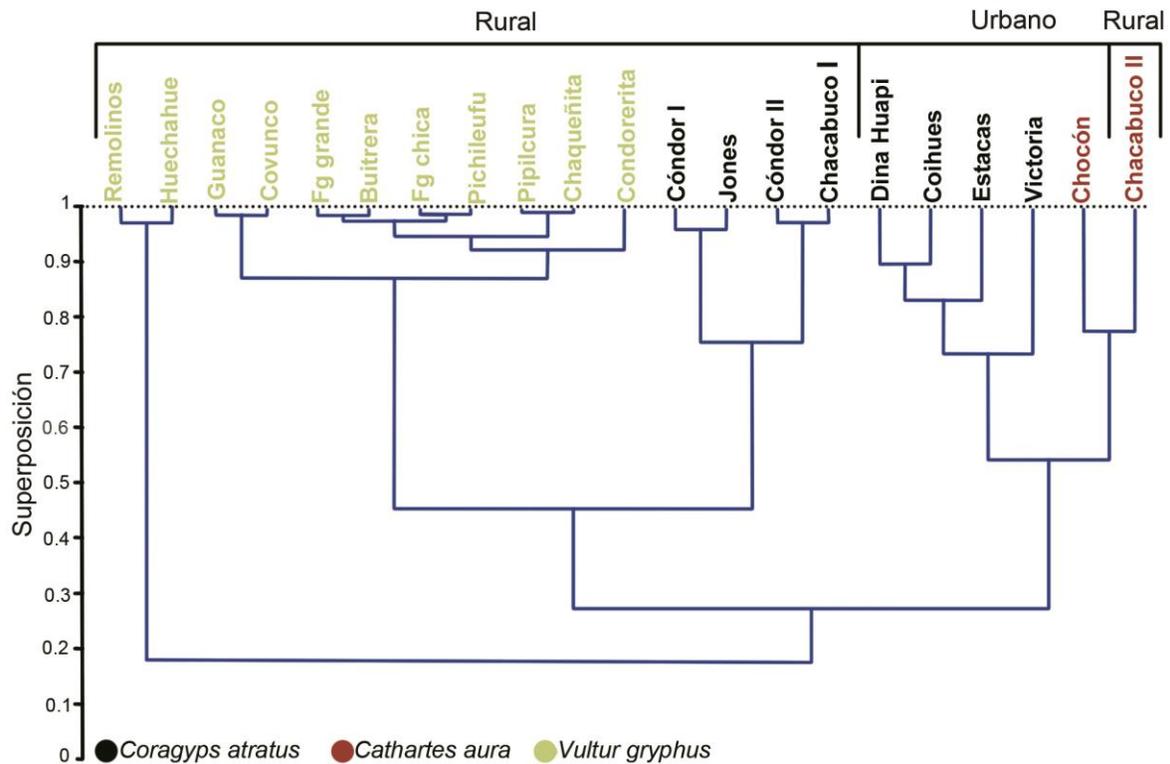


Figura 4.3. Dendrograma de los dormideros, basados en el índice de solapamiento de nicho trófico de Pianka. Se indican los dormideros ubicados en áreas rurales y áreas urbanas.

Las asociaciones entre las variables considerando la cercanía que tiene cada uno de los puntos entre sí (Fig. 4.4) es coincidente con el dendrograma (Fig 4.3). Los individuos de *C. atratus* de zonas rurales se alimentan de taxones similares a *V. gryphus*, *L. europaeus*, *O. aries* y *C. elaphus* son los taxones con mayor incidencia. Los individuos de *C. atratus* de zonas urbanas se muestran separados de los anteriores siendo *B. taurus* y *S. scrofa* los ítems presa consumidos en mayor medida. Por otro lado, *C. aura* se diferencian notablemente de los anteriores, principalmente porque son los únicos en los que se encontraron reptiles y peces en sus egagrópias, además de una mayor proporción de félidos, cánidos y roedores cricétidos.

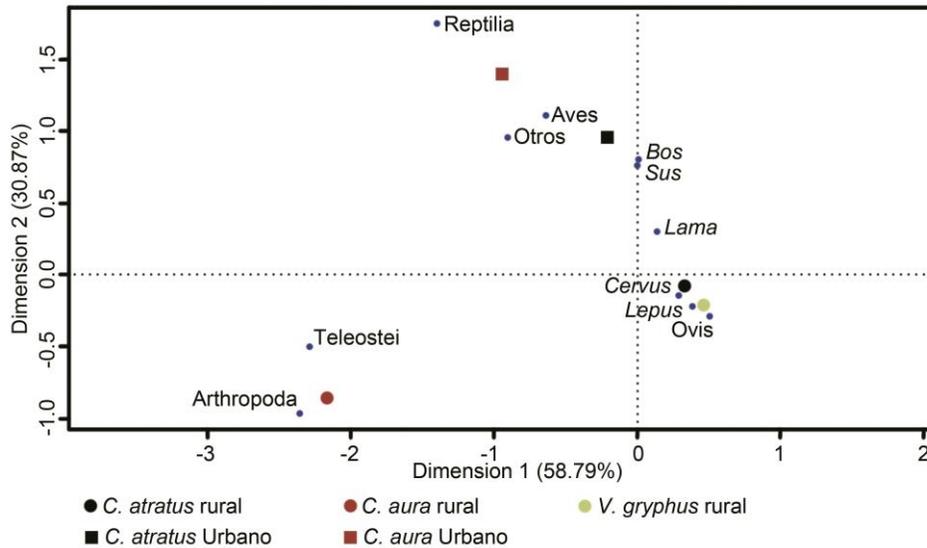


Figura 4.4. Análisis de correspondencia. Los puntos corresponden a los taxones ingeridos y las figuras geométricas corresponden a las especies de aves carroñeras separadas por el ambiente donde se encuentran sus dormideros. La categoría “otros” incluye a félidos, cánidos y roedores cricétidos.

DISCUSIÓN

Para mantener un equilibrio demográfico entre las poblaciones de una comunidad, las especies ocupan determinados nichos tróficos y tienen estrategias de forrajeo particulares. Cuando se alejan de este equilibrio se puede producir un aumento en la superposición del nicho trófico y de este modo acrecentar la competencia por los recursos. Los resultados indican que dicha superposición existe en un grado importante entre *C. atratus* y *V. gryphus* en zonas rurales; pero no de esta manera con *C. aura*. Los dos primeros consumen principalmente carroña de ganado doméstico (Lambertucci et al. 2009; esta tesis). Aquí demostramos que existe un importante solapamiento de nicho trófico entre ambas especies. Sin embargo, *C. aura* tiene una mayor amplitud en la selección de carroña, ya que incorpora a su dieta peces, reptiles y un mayor número de aves, carnívoros y ratones, reduciendo el solapamiento de nicho trófico que tiene con *V. gryphus*. La diferencia en la selección de carroña podría deberse al desarrollado sentido del olfato característico de esta

ave, lo que le permite encontrar cadáveres de un tamaño que pasaría desapercibido por los catártidos que utilizan principalmente el sentido de la vista para este fin (Houston, 1988). Por otro lado, su capacidad de vuelo les permite permanecer volando a bajas alturas, buscando fuentes de comida alternativas (Coleman y Fraser, 1987; Stolen, 2000). La separación de los dormideros de *C. atratus* en dos grupos distintos en el dendrograma, es coincidente con el ambiente donde se encuentran, por lo que los individuos cuyos dormideros están ubicados en zonas rurales tienen un mayor solapamiento de nicho trófico con *V. gryphus*, a diferencia de los individuos cuyos dormideros se encuentran en zonas urbanas.

Los dormideros de cóndor Remolinos y Huechahue se encuentran muy alejados del resto de los dormideros (100 km y 70 km respectivamente), lo que podría esperarse que el análisis de sus egagrópilas arroje resultados muy dispares; y de hecho, el dendrograma los muestra en un grupo separado del resto de los dormideros. Sin embargo, su diversidad taxonómica es similar a la encontrada en todos los dormideros de ambientes rurales, independientemente de su cercanía al resto de los dormideros.

Las aves carroñeras del viejo mundo tienen una segregación temporal y espacial en el uso de la carroña (Blázquez et al., 2009; Cortés-Avizanda et al., 2010; Kendall et al., 2012; Kruuk, 1967). Estas, una vez que encuentran el cadáver pueden dispersar a las aves de menor jerarquía. Sin embargo, en ocasiones, las aves pequeñas pueden beneficiarse por su presencia ya que desmiembran los cadáveres de gran tamaño (Kruuk, 1967). La aleatoriedad en la disposición de los cadáveres cumple un rol fundamental para que se cumplan estas predicciones, ya que en zonas donde los cadáveres están agregados en espacios reducidos, la diversidad de aves carroñeras se ve afectada, dejando el recurso monopolizado por la especie de mayor tamaño (Cortés-Avizanda et al., 2012). Por otro lado, presentan diferencias morfológicas en el pico, lo que les permite especializarse en el consumo de distintas partes del cuerpo del cadáver (Kruuk, 1967). Esto facilita la coexistencia entre las especies. Patrones similares de segregación se han encontrado en catártidos de América, donde también se establece una jerarquía en la cual las aves de mayor tamaño desplazan a las menores (Hertel, 1994; Houston, 1988; Wallace y Temple, 1987). Sin embargo, cuando la abundancia de individuos está desbalanceada, estas

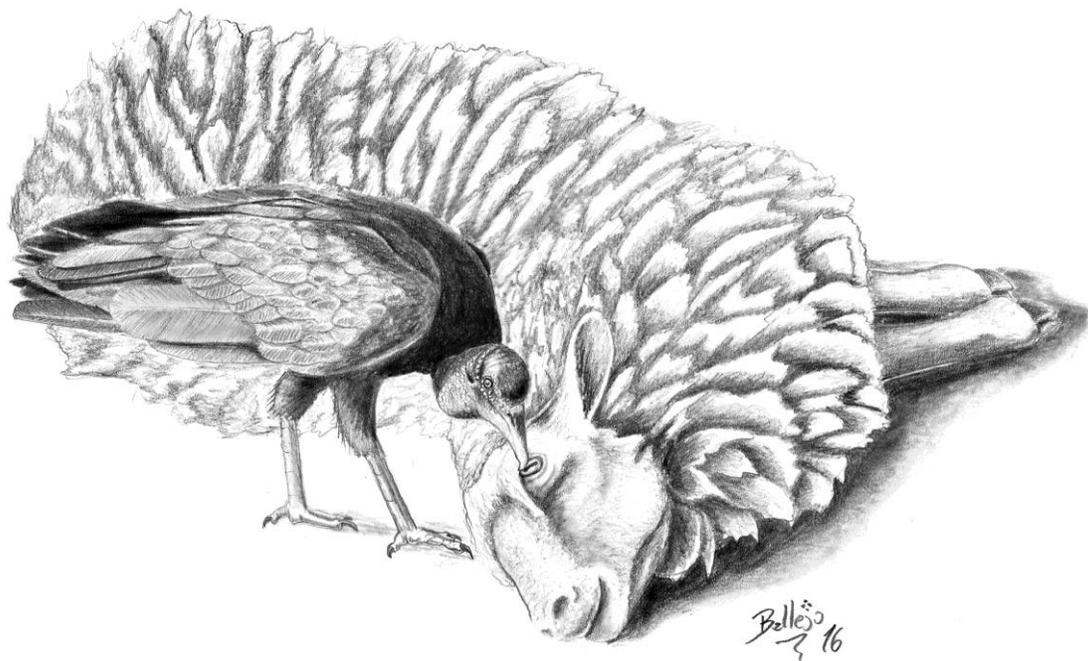
jerarquías pueden perderse (Buckley, 1996; Carrete et al., 2010). En este sentido, *C. aura* y *V. gryphus* son excluidos de los cadáveres de ungulados de gran tamaño cuando *C. atratus* se presenta en grandes números. A pesar de esto, *C. aura* puede diversificar su dieta incorporando cadáveres de animales más pequeños (Hiraldo et al., 1991). Sin embargo, esto no ocurre con *V. gryphus*, probablemente porque no ha convivido lo suficiente como para desarrollar este tipo de mecanismos de coexistencia (Carrete et al., 2010) o porque con animales pequeños sus necesidades alimenticias son difícilmente cubiertas (Donázar et al., 2010). Esto no afectaría a las poblaciones de *V. gryphus* si ambas especies consumen diferentes taxones o tienen amplia diversidad dietaria. Sin embargo nuestros resultados indican que ambas especies consumen los mismos taxones en áreas simpátricas lo que apoya la idea de que las poblaciones del cóndor podrían verse afectadas negativamente si el número de jotes cabeza negra aumenta (Carrete et al. 2010).

En este sentido, se generaría un escenario de competencia asimétrica, donde *C. atratus* se ve beneficiado por la presencia de recursos alimenticios alternativos y predecibles, generados por las actividades antrópicas (Novaes y Cintra, 2013). La facultad de alimentarse de los desperdicios antrópicos está evidenciada por la presencia de materiales sintéticos encontrados en las egagrópilas de este trabajo, como en trabajos previos (Iñigo Elías 1987; Sazima 2007). Esta podría ser la razón por lo que esta especie se ha vuelto cada vez más común en los ambientes urbanos (Campbell, 2014b; Novaes y Cintra, 2013), extendiéndose en distribución y abundancia a sobre las áreas que ocupa *V. gryphus* (Barbar et al., 2015; Bellati, 2000). Este tipo de recursos antrópicos no son comúnmente utilizados por el cóndor ya que es una especie muy sensible a la urbanización (Lambertucci et al., 2009b; Speziale et al., 2008), por lo cual su población se ha visto afectada de diferente manera en los distintos países, llegando a estar en peligro de extinción en Colombia y Venezuela (Lambertucci, 2007). En Argentina sus poblaciones son más numerosas (Lambertucci, 2010), pero deben afrontar una serie de amenazas generadas por los humanos: la persecución; la ingesta de cebos tóxicos y de pesticidas; el envenenamiento por la ingesta de municiones de plomo; la colisión contra tendidos eléctricos; son algunas de ellas (Cuesta, 2000; Lambertucci, 2007; Lambertucci et al., 2011). Esta situación coloca al cóndor en una posición muy vulnerable la cual podría empeorar en presencia de poblaciones de *C. atratus* muy numerosas (Carrete et al., 2010).

La presencia de alimentos de origen antrópico predecibles en espacio y tiempo (como los basurales, los desechos de mataderos y pesqueras, junto con los descartes de cultivos), tiene efectos directos sobre los individuos, pero también genera efecto cascada sobre las poblaciones y las comunidades en todo el mundo (Oro et al., 2013). Sus efectos sobre las aves son diversos, por ejemplo: generan cambios en sus rangos de vida, ya que los mismos se reducen a las áreas donde se encuentra el alimento (Monsarrat et al., 2013); alteran sus áreas de nidificación y pernocte, ya que las mismas son seleccionadas por la cercanía a estas fuentes de comida (Kristan y Boarman, 2007; Selva y Fortuna, 2007); pueden generar una dependencia por el recurso, por lo que la falta del mismo desencadena drásticos descensos en las poblaciones que lo aprovechan (Oro et al., 2008); disminuyen la diversidad de las comunidades, ya que el recurso puede ser monopolizado por la especie más agresiva (Cortés-Avizanda et al., 2012). Pero una de las causas más importantes es que pueden ser facilitadores para generar especies invasoras nativas, ya que la disponibilidad de alimento de fácil obtención puede aumentar demográficamente a especies que aprovechan mejor este recurso en comparación con otras (Carey et al., 2012; Oro et al., 2013). Estas especies tienen un impacto similar al causado por especies invasoras alóctonas, que a través de distintos mecanismos (como la competencia), pueden alterar la estructura de la comunidad y en casos graves reducir o eliminar a poblaciones de otras especies nativas (Carey et al., 2012). *C. atratus* posee características típicas de una especie nativa invasora, las cuales son producto de los cambios ambientales generados por las actividades antrópicas, que facilitan su crecimiento poblacional, elevando su supervivencia y reproducción, por lo que aprovechan las vacantes dejadas por otras especies nativas que sufren una pérdida o disminución de sus poblaciones a causa de este tipo de actividades (Carey et al., 2012). Este factor es importante para tener en cuenta para incorporarlo a las estrategias de conservación de especies más vulnerables y menos flexibles al avance antrópico.

CAPITULO V

TAFONOMÍA DE RESTOS ÓSEOS PROVENIENTES DE EGAGRÓPILAS DE *CORAGYPS ATRATUS* EN EL NOROESTE DE LA PATAGONIA ARGENTINA



Jote cabeza negra comiendo los ojos de una oveja. Técnica: grafito. Fernando Ballejo

RESUMEN

Existen diversos estudios actualísticos en tafonomía sobre restos presas de diferentes especies de aves raptoras. Sin embargo, este tipo de trabajos en aves carroñeras ha sido escasamente considerado hasta el momento en Argentina, a pesar que ellas cumplen un papel fundamental en la alteración y transporte de cadáveres. *Coragyps atratus* (jote de cabeza negra) tiene la particularidad de formar posaderos comunales cercanos a áreas de actividades humanas y de alimentarse de animales de todos los tamaños, por lo que pueden interferir en la formación de sitios arqueológicos. El objetivo de este trabajo es realizar un análisis tafonómico sobre los restos óseos recuperados de egagrópilas de *C. atratus* en el noroeste patagónico, con el fin de generar herramientas que permitan identificar a estas aves como posibles agentes acumuladores. Se recolectaron 469 egagrópilas distribuidas en tres posaderos del Noroeste patagónico. Se identificaron los elementos recuperados y se evaluaron los grados de alteraciones por ácidos gástricos. *Lepus europaeus* y *Ovis aries* dominaron las muestras. Los elementos más representativos pertenecen al autopodio, principalmente falanges. Todos ellos muestran signos de digestión, que van desde porosidades superficiales, perforaciones y fracturas, con la desaparición de la médula en el caso de varias falanges; denotando diferencias en relación al tamaño de la presa consumida.

INTRODUCCIÓN

Uno de los intereses principales de disciplinas como la paleontología, la zooarqueología e incluso la medicina forense es poder reconstruir la historia de un organismo desde el momento de su muerte hasta que es recuperado por el investigador (Lyman, 1994). Es por este motivo que se han realizado numerosos trabajos actualísticos que intentan encontrar las características diagnósticas dejadas en los huesos por diferentes agentes (faunísticos, meteorológicos y antrópicos) y que permitan ayudar a identificar a los mismos en contextos arqueológicos o paleontológicos (ver citas en página 37, la sección “Antecedentes de estudios tafonómicos actualísticos”).

En los últimos tiempos se han realizado estudios tafonómicos sobre aves carroñeras en otras partes del mundo, destacándose los trabajos de Robert y Vigne (2002a, 2002b) sobre *Gypaetus barbatus* (quebranta huesos). En estos estudios se identificaron los atributos diagnósticos dejados en los huesos sus presas y luego se analizaron sitios arqueológicos donde se encontraban restos óseos depositados por estas aves; Laudet y Selva (2005) sobre *Corvus corax* (cuervo) donde se identificaron los taxones, elementos, frecuencia y el grado de corrosión ósea sufrida por los elementos óseos depositados por esta especie mediante sus egagrópilas; y Reeves (2009) sobre *C. atratus* y *Cathartes aura*, donde se analizaron las marcas dejadas en los huesos no ingeridos por dicha especie. Por su parte, en Argentina se han realizado análisis tafonómicos de los restos óseos regurgitados en egagrópilas por *Milvago chimango* (chimango) (Gómez, 2007) y por *Caracara plancus* (carancho) (Gómez, 2007; Montalvo y Tallade, 2009; Montalvo et al., 2011). La participación de las aves carroñeras en la formación de los conjuntos arqueofaunísticos ha sido demostrada en estudios arqueológicos del Viejo Mundo (Attard y Reumer, 2009; Marín Arroyo y Margalida, 2012; Robert y Vigne, 2002a, 2002b). No obstante, hasta el momento no se cuenta con registro de actividad de este tipo de aves en sitios arqueológicos del Nuevo Mundo. Cabe la posibilidad de que esta carencia esté vinculada a la falta de estudios actualísticos.

Las aves carroñeras del Nuevo Mundo se agrupan en gran número formando posaderos comunales, generalmente en árboles, rocas y aleros, muchos de los cuales se encuentran en

las inmediaciones de áreas antrópicas como basurales o campos ganaderos. Debajo de los posaderos se concentran las egagrópilas y todos aquellos elementos no digeridos como huesos, dientes, plumas, pelos y estructuras córneas (Buckley, 1996). En tal sentido, los restos óseos y dentarios pueden incorporarse al registro arqueológico o paleontológico formando grandes acumulaciones de difícil interpretación para los investigadores (Andrews, 1990). Es por este motivo que un enfoque tafonómico actualístico es de suma importancia para establecer las características diagnósticas de las acumulaciones óseas de esta especie.

Los registros zooarqueológicos en el noroeste de la provincia de Río Negro y sudoeste de la provincia de Neuquén son abundantes y mayormente presentan datos publicados sobre ensambles de micromamíferos y en menor medida sobre mamíferos medianos y grandes [Cueva Trafal 1 (Pearson y Pearson, 1993; Pearson, 1987); cueva Epullán Grande (Crivelli-Montero et al., 1996; Pardiñas, 1999); cueva Epullán Chica (Fernández et al. 2016); El Trébol (Hajduk et al., 2004; Pardiñas y Teta, 2008); Alero Arias (Pardiñas, 1999; Teta et al., 2005); Casa de Piedra Ortega (e.g., Pardiñas 1999; Teta et al. 2005); Cueva Paredón Loncomán (Teta et al., 2005); Cueva Sarita I (Massoia, 1982); Cueva Sarita II (Teta et al., 2005); Cueva Sarita IV (Teta et al., 2005); Piedra del Águila II (Menégaz, 1996; Pardiñas, 1999); Localidad Arqueológica Meliquina (Pérez y Batres, 2008; Pérez et al., 2008)].

El principal objetivo de este capítulo es realizar un análisis tafonómico-actualístico de las acumulaciones óseas generadas por *C. atratus* en diversos posaderos del Noroeste patagónico y compararlo con las acumulaciones generadas por las otras especies de Cathartidae del área (*C. aura* y *V. gryphus*). De este modo, identificar tafonómicamente a *C. atratus* como agente acumulador para generar un modelo de interpretación de ensambles fósiles provenientes de sitios arqueológicos y paleontológicos.

ÁREA DE ESTUDIO

Se estudiaron muestras de egagrópilas recolectadas en diversos posaderos ubicados en el noroeste patagónico (Fig. 2.2). Los sitios se encuentran en un área que incluye a las elevaciones más altas de los Andes Norpatagónicos (2000-2300 msnm) y las serranías de la

Precordillera Patagónica (1300-1800 msnm) (Giacosa y Marquez, 1999; Giacosa et al., 2005).

Desde una perspectiva fitogeográfica, el área se encuentra dentro de la Provincia Patagónica, Distrito Occidental (Fig. 5.1), caracterizada por una estepa arbustivo-graminosa (Leon et al., 1998) y zoogeográficamente, el área forma parte del Dominio Andino Patagónico (Ringuelet, 1961).

MATERIALES Y MÉTODOS

Se analizaron tafonómicamente las egagrópilas recolectadas en tres dormideros de *C. atratus* (Fig. 2.2, 5, 7, 8). Paralelamente se analizaron egagrópilas recolectadas en los dormideros de las otras especies de Catarthidae del área (*C. aura*, Fig. 2.2, 14 y 15) y *V. gryphus* (Fig. 2.2, 9, 10, 11, 12, 13). Las egagrópilas depositadas en estos dormideros se recolectaron en campañas sucesivas que tuvieron sus inicios en el mes de mayo, septiembre y diciembre de 2010. Se obtuvieron 469 egagrópilas, de las cuales 176 se recolectaron en Chacabuco, 193 en Dina Huapi y 100 en la estancia El Cóndor. El 43,9% contenían elementos óseos y dentarios.

El método de cuantificación de individuos de *C. atratus* consistió en observar los dormideros con binoculares, durante las últimas horas de luz, con el fin de contabilizar los individuos que vuelven al dormidero. Estas observaciones se realizaron, en la mayoría de los casos, sólo los días en los que se recolectaron las egagrópilas (durante los meses de mayo, septiembre y diciembre del 2010).

Los materiales óseos y dentarios fueron observados mediante lupa binocular (10-40 x) y algunos restos se seleccionaron para fotografiar con microscopio electrónico de barrido.

Con los restos recuperados se calculó el número de especímenes identificados (NISP), el número mínimo de elementos (MNE) y el número mínimo de individuos (MNI) por cada posadero. Para estudiar las frecuencias óseas se consideraron sólo los mamíferos por ser los

más representativos en la muestra y se los dividió en tres categorías de tamaño: chicos (0- 3 kg), medianos (3-10 kg) y grandes (mayor a 10 kg)

La metodología tradicionalmente utilizada para evaluar el grado de digestión causada por aves rapaces sobre los restos óseos de sus presas, es la propuesta por Andrews (1990) y Fernández-Jalvo y Andrews (1992). Sin embargo, debido a la baja representación de los elementos mencionados y a que el mayor número de ítems presa fueron mamíferos de mediano y gran tamaño, se siguió la propuesta metodológica de Robert y Vigne (2002a, 2002b) y Marín Arroyo et al. (2009) (ver Capítulo 2, página 69).

Se utilizó el índice de abundancia relativa de los elementos esqueléticos formulado por Andrews (1990). Este índice se aplicó a cada dormitorio por separado y luego se obtuvo un promedio de los mismos con el fin de generar gráficos que permitan la comparación con otros predadores.

Finalmente, se realizó una comparación tafonómica con las otras especies de *Cathartidae* del área, cuyos restos óseos recuperados de sus egagrópilas fueron analizados siguiendo las metodologías descripta previamente.

RESULTADOS

CARACTERIZACIÓN TAFONÓMICA DE RESTOS ÓSEOS RECUPERADOS DE EGAGRÓPILAS DE *CORAGYPS ATRATUS*

Se cuantificaron un máximo de 45 individuos de *C. atratus* en la estancia Chacabuco, 130 en Dina Huapi y 65 en la estancia El Cóndor.

En conjunto se recolectaron un total de 681 elementos óseos, de los cuales, el NISP=449, MNE=426, MNI=24 y 232 correspondían a fragmentos indeterminados. Se registraron 12 taxones, los mamíferos medianos *L. europaeus* y mamíferos grandes como *O. aries* los que dominaron las muestras, seguidos por Teleósteos, *Conepatus chinga*

(zorrino), *Reithrodon auritus* (rata conejo), Aves, dasipódidos, *C. elaphus* (ciervo colorado), y otros roedores (Tabla 5.1).

	DINA HUAPI			CHACABUCO			EL CONDOR			TOTAL		
	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI	NISP	MNE	MNI
Teleostei	44	37	1	5	5	1	0	0	0	49	47	2
Reptilia	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	1	1
Aves	0	0	0	15	15	1	0	0	0	15	15	1
<i>Ovis aries</i>	70	64	3	0	0	0	3	2	1	73	66	4
<i>Cervus elaphus</i>	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Conepatus chinga</i>	0	0	0	31	29	1	0	0	0	31	29	2
<i>Lepus europaeus</i>	12	9	1	186	182	4	11	11	1	209	202	6
<i>Zaedyus pichiy</i>	0	0	0	5	3	1	0	0	0	5	3	1
Rodentia indet.	1	0	0	18	17	1	0	0	0	19	17	3
<i>Reithrodon auritus</i>	23	22	1	0	0	0	7	7	1	30	29	2
<i>Myocastor coypus</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	1	1
Indeterminado	2	2	0	13	0	0	0	0	0	15	15	0
Total	153	135	7	274	252	11	22	21	4	449	426	24

Tabla 5.1. Composición taxonómica de los ensambles de vertebrados para cada dormitorio y los valores totales (expresados en NISP, MNE y MNI).

Como se ilustra en la Tabla 5.2, los valores de abundancia relativa de elementos óseos y dentarios de mamíferos muestran una representación mayoritaria de elementos del autopodio, estos elementos representan el 67% del NISP total y están constituidos principalmente por falanges. Las terceras y primeras falanges son las más representativas, seguidos por fragmentos del metapodio, de los cuales el 18% del total correspondían a epífisis distales de individuos juveniles de *O. aries*. Cabe destacar la notable cantidad de elementos indeterminados (34%) y la baja representatividad de elementos óseos encontrados en el dormitorio El Cóndor (5%).

	DINA HUAPI						CHACABUCO				EL CÓNDOR					
	Ch MNI:1		Med MNI:1		Gr MNI:4		Ch MNI:2		Med MNI:4		Ch MNI:2		Med MNI:1		Gr MNI:1	
	MNE	R%	MNE	R%	MNE	R%	MNE	R%	MNE	R%	MNE	R%	MNE	R%	MNE	R%
Fragmento del cráneo	1	100	0	0	3	75	1	50	1	25	1	50	0	0	0	0
Mandíbula	0	0	0	0	2	25	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Incisivos	1	25	0	0	2	6,25	1	12,5	0	0	0	0	0	0	0	0
Molares	2	16,7	0	0	4	4,16	0	0	0	0	1	8,33	0	0	0	0
Vértebra	0	0	1	3,8	0	0	3	5,76	15	14,4	0	0	0	0	1	3,8
Costillas	0	0	0	0	6	6,25	2	4,16	6	6,25	0	0	0	0	0	0
Escápula	1	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	50	0	0
Húmero	1	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Cúbito	0	0	0	0	0	0	2	50	0	0	0	0	0	0	0	0
Fémur	1	50	0	0	0	0	1	25	1	12,5	0	0	0	0	0	0
Peroné	0	0	0	0	0	0	0	0	2	25	0	0	0	0	0	0
Rótula	0	0	0	0	0	0	1	25	1	12,5	0	0	0	0	0	0
Tibia	2	100	0	0	0	0	1	25	1	12,5	0	0	0	0	0	0
Autopodio	1	25	0	0	0	0	1	12,5	1	6,25	0	0	0	0	0	0
Basipodio	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2,1	0	0	0	0	0	0
Calcáneo	1	50	0	0	0	0	3	75	6	75	0	0	0	0	0	0
Astrágalo	0	0	0	0	0	0	1	25	1	12,5	0	0	0	0	0	0
Metapodio	5	25	0	0	11	34,4	11	27,5	30	37,5	3	15	1	5	0	0
1ª falange	0	0	2	10	24	75	4	10	33	41,2	3	15	3	15	1	12,5
2ª falange	0	0	3	15	6	18,8	5	12,5	19	23,7	0	0	2	10	0	0
3ª falange	7	35	3	15	8	25	10	15	63	78,7	0	0	4	20	0	0

Tabla 5.2. Número mínimo de elementos (MNE) y abundancia relativa (R%) en los ensambles de mamíferos chicos (Ch), medianos (Med) y grandes (Gr) de los tres dormideros estudiados.

Todos los elementos presentaron signos de digestión gástrica, sin embargo se observó una diferenciación en relación al tamaño de los elementos (Tabla 5.3).

	Ch		Med					Gr								
	1	2	1	2	3	4	5	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1ª falange	50	50	2,6	41	10	38	8	9	0	52	30	9	0	0	0	0
2ª falange	0	100	0	56	17	17	11	0	29	29	0	0	0	0	14	29
3ª falange	0	100	0	25	69	1	4	0	0	0	50	0	13	25	0	13
Astrágalo	0	100	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Calcáneo	50	50	67	17	17	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carpal	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Tarsal	0	100	33	67	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Metapodio	50	50	19	34	16	28	3	42	33	25	0	0	0	0	0	0

Tabla 5.3. Representación porcentual de todos los elementos del autopodio de mamíferos chicos (Ch.) medianos (Med) y grandes (Gr) encontrados en los dormitorios de Chacabuco, Dina Huapi y El Cóndor para cada categoría de digestión (sensu Robert y Vigne 20021, 2002b, Marín Arroyo et al. 2009)

Las terceras falanges de los mamíferos grandes fueron las más afectadas (Figura 5.2 A), debido a que el 50% de las mismas presentaron importantes perforaciones y fracturas, principalmente en sus superficies dorsales, dejando la médula expuesta o ausente (Código 3.4). Por otro lado, el 69% de las terceras falanges de los mamíferos medianos presentaron menores niveles de corrosión digestiva, mostrando porosidades superficiales, principalmente localizadas en las regiones proximales (Código 3.3) (Figura 5.2 B). Por otra parte, se registraron diferencias en los niveles de corrosión digestiva en las primeras falanges en relación a las categorías de tamaño. El 52% de las primeras falanges pertenecientes a mamíferos grandes exhibieron perforaciones, ubicadas generalmente debajo de las tuberosidades o a lo largo de la diáfisis, dejando la falange completamente hueca (Código 1.3) (Figura 5.2 C); sin embargo, los porcentajes más altos (41%) referidos a los grados de corrosión en las primeras falanges de mamíferos medianos demostraron tener un grado de corrosión menor que los encontrados en mamíferos grandes, ya que evidenciaron tener porosidades sólo en las caras articulares (Código 1.2). Mientras que el 38% de primeras falanges de mamíferos medianos tienen importantes perforaciones y pérdidas de sus epífisis proximales (Código 1.4) (Figura 5.2 D).

Respecto a los mamíferos chicos, la representatividad ósea de este grupo es muy pequeña, las terceras falanges fueron el elemento más abundante, el cual presenta porosidades en las caras articulares (Código 3.2).

Por otro lado se encontraron sólo las epífisis distales de los metapodios de mamíferos grandes, las cuales exhibieron una erosión superficial o, al igual que la mayoría de los metapodios de mamíferos medianos, estaban completamente perforadas, dejando la cavidad medular abierta (Fig 5.3 A).

Cabe destacar el alto porcentaje de falanges con las médulas totalmente digeridas, presentando el 83,8% de falanges de *O. aries* y 31,2% de *L. europaeus*.

Finalmente, resulta interesante destacar el registro de placas óseas de dasipódidos y un molar del roedor cricétido *R. auritus* con altos grados de corrosión gástrica. Las placas exhibieron un fuerte poseado de las superficies y los bordes redondeados (Figura 5.2 E). El molar mostró las superficies oclusales redondeadas y el esmalte está prácticamente ausente, dejando la dentina expuesta (Fig. 5.2 F). Así mismo, se destaca la presencia de fragmentos de costillas producto de la manipulación antrópica, ya que se encontraron cortadas con un instrumento tipo sierra, que exhiben un importante grado de corrosión en toda su superficie (Fig 5.3 B).

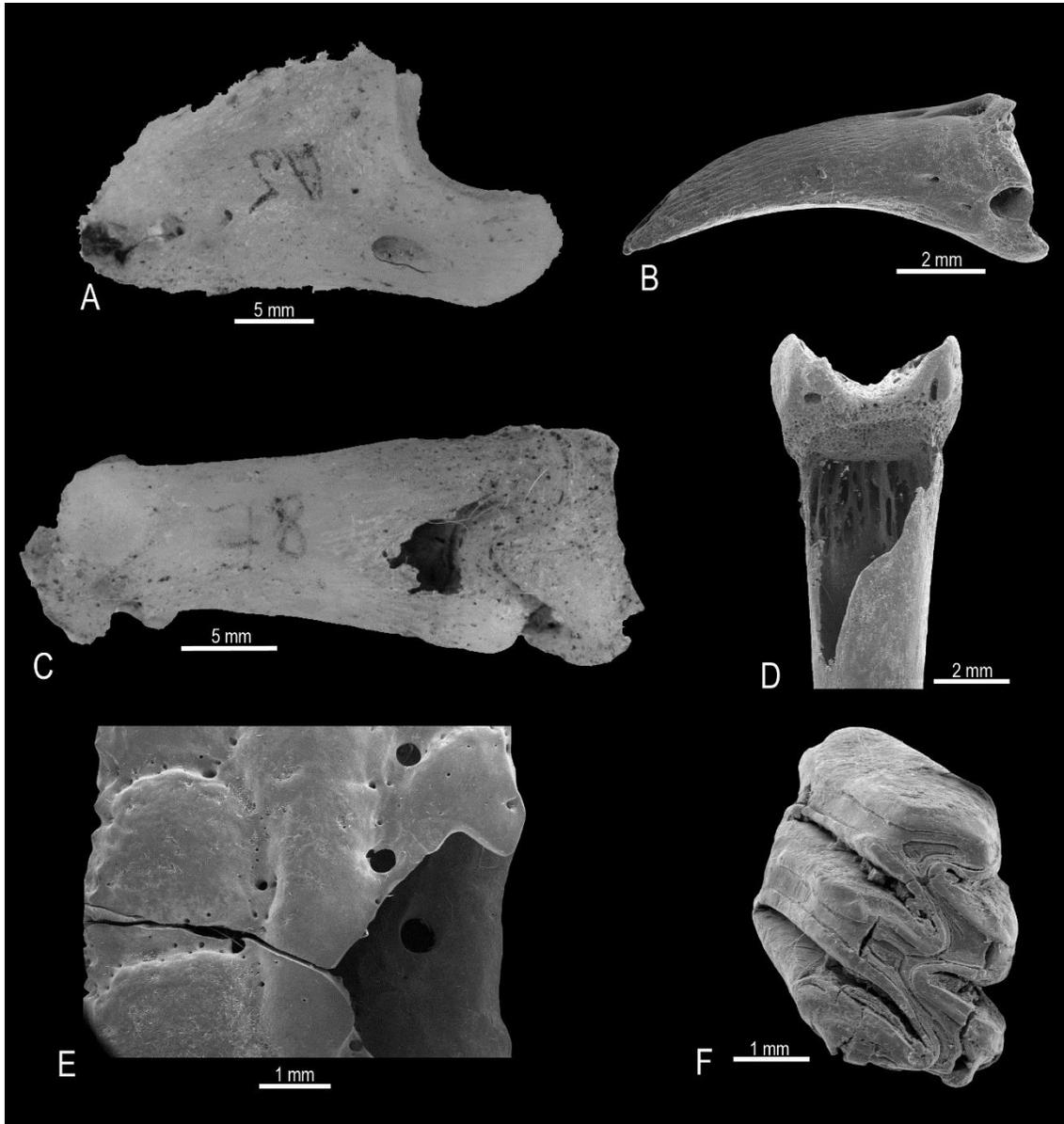


Figura 5.2. Ejemplos de marcas de digestión en diferentes tipos de huesos y taxones. A. Tercera falange de *Ovis aries*; B. MEB. Tercera falange de *Lepus europaeus*, 29X; C. Primer falange de *O. aries*; D. MEB. Primer falange de *L. europaeus*, 10X; E. MEB. Placa de Dasipodidae; F. MEB. Primer molar superior de *Reithrodon auritus* 39X.

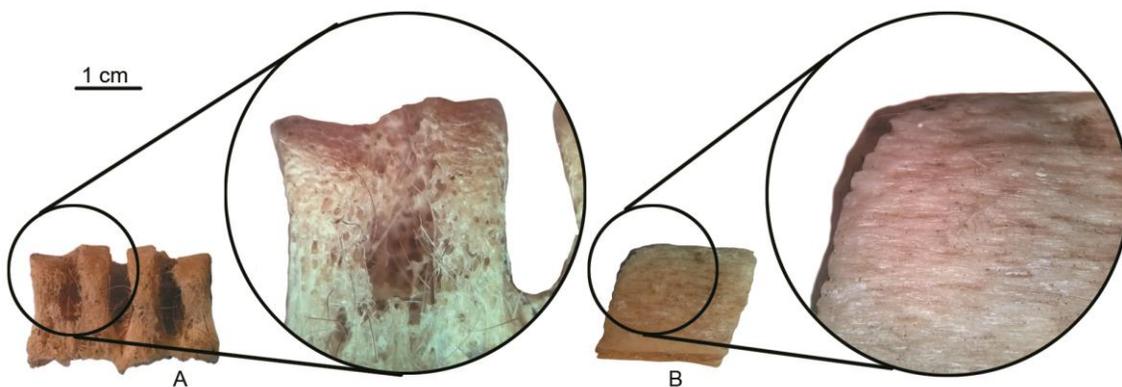


Fig 5.3. Detalle del gado de corrosión gástrica sufrido por restos óseos regurgitados por *Coragyps atratus*. A. Metapodio de *Ovis aries*. B. Fragmento de costilla de *O. aries* cortada con una sierral. Aumentos 4X.

COMPARACIÓN TAFONÓMICA DE LOS RESTOS ÓSEOS DEPOSITADOS POR LOS CATHARTIDAE DEL ÁREA DE ESTUDIO

En los dormideros de *C. aura*, se recolectaron 96 egagrópilas, las cuales contenían un total de 90 elementos óseos y dentarios, de los cuales el 51,1% fueron fragmentos no identificables. Las vértebras de peces fueron los elementos más representativos (50%), seguidos por los de *Lycalopex* sp. (27%). En menor proporción se encontraron los restos óseos de *L. europaeus* (6,8%), aves (6,8%) y *O. aries* (4,5%) (Fig. 5.3). La tabla 5.4 y Figura 5.3b muestran los diferentes grados de corrosión gástrica. El 66.6% de las vértebras de los peces mostraron una corrosión digestiva fuerte. Toda la superficie del hueso estaba afectada, incluyendo la destrucción de los arcos neurales y hemales. El resto de las vértebras presentaron una corrosión digestiva extrema, donde la mayor parte del hueso se encontraba alterada. Los metapodios de *Lycalopex* sp., fueron los elementos más representativos (50%), y mostraron toda su superficie corroída, dejando los bordes del hueso muy delgados o rotos. Las falanges estaban perforadas en la mayoría de los casos y pueden desaparecer sus porciones proximales (33%) o distales (16%). También se encontraron algunos molares de *L. europaeus*, que presentan un grado de digestión fuerte,

con el esmalte reducido a pequeñas islas sobre la dentina e incisivos de *O. aries* con un grado de corrosión moderada con el esmalte removido sólo en partes, principalmente en los bordes (Fig. 5.3), (Tabla 5.4).

En los dormideros de *V. gryphus* se recolectaron 171 egagrópilas, de las cuales sólo tenían 97 elementos óseos y sólo el 51,5% pudieron ser determinados. La mayoría de los elementos determinados pertenecen a *Lepus europaeus* (72%), de los cuales el 50.5% pertenecen a elementos del autopodio. Por otro lado, se encontraron numerosos elementos pertenecientes a *Ovis aries* (30,6%) y algunos elementos de mamíferos no determinados (4%) y de cérvidos (2%).

Las falanges de *L. europaeus* presentaron corrosión a lo largo de toda la superficie del hueso y en el 50% de las mismas se encontraron perforaciones. Los metapodios se encuentran fracturados en sus porciones distales o proximales y con la médula totalmente digerida.

Las vértebras de *L. europaeus* se encontraron muy deterioradas y fragmentadas, con una corrosión extrema en la mayoría de los casos (71,4%). También se encontraron costillas afectadas por la corrosión desde un grado ligero a fuerte.

La mayoría de los elementos de *O. aries* fueron fragmentos de las porciones medias de las costillas con una corrosión que va desde ligera a fuerte. También se encontraron fragmentos del hioides con una corrosión de moderada a extrema (Fig 5.3), (Tabla 5.4).

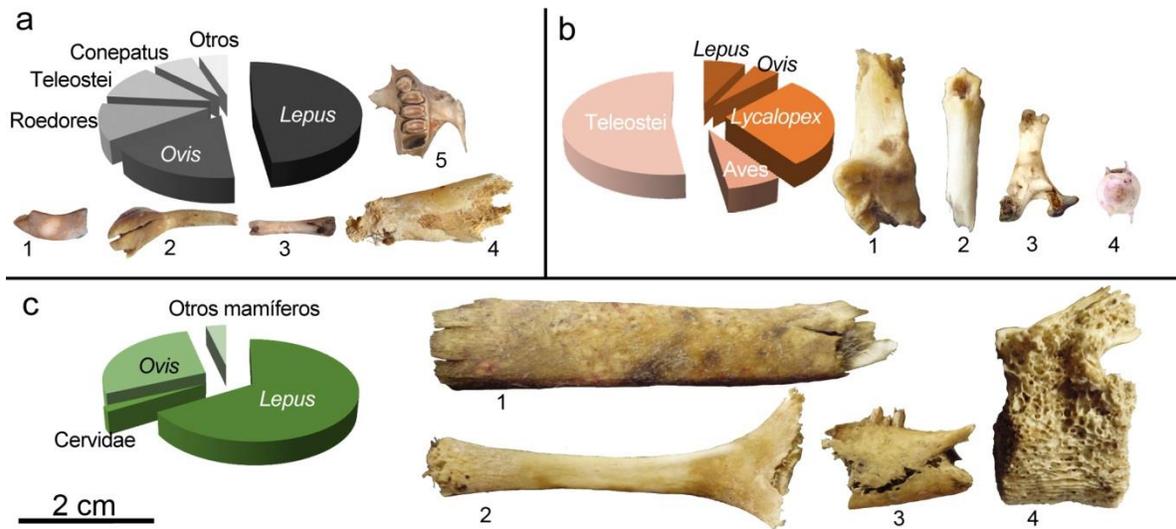


Figura 5.3. Representación de los porcentajes de taxones consumidos (NISP%) y diferentes tipos de alteraciones digestivas sobre restos óseos recuperados de egagrópilas de Cathartidae: A. *Coragyps atratus*, 1 Molar de *Lepus europaeus*, 2. Incisivo de *Ovis aries*, 3. Falange de *L. europaeus*, 4. Falange de *O. aries*, 5, Maxilar de *L. europaeus*; B. *Cathartes aura*, 1. Calcáneo de *Lycalopex* sp., 2 Metapodio de *Lycalopex* sp., 3. Cuadrado de ave, 4. Vértebra de pez; C. *Vultur gryphus*, 1. Costilla de *O. aries*, 2. Hioides de *O. aries*, 3. Mandíbula de *L. europaeus*, 4. Vértebra de *O. aries*.

	<i>Coragyps atratus</i>					<i>Cathartes aura</i>					<i>Vultur gryphus</i>										
	NISP	1	2	3	4	NISP	1	2	3	4	NISP	1	2	3	4						
Cráneo	15	26,7	33,3	33,3	6,7	2	0	0	100	0	0	0	0	0	0						
Hyoide	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	0	20	60	20						
Mandíbula	2	100	0	0	0	1	0	0	0	100	1	0	0	0	100						
Insicivo	4	0	25	50	25	2	0	100	0	0	0	0	0	0	0						
Molar	7	0,0	14,3	71,4	14,3	2	0	0	100	0	0	0	0	0	0						
Vértebra	57	5,3	24,6	49,1	21,1	23	0	0	60,9	39,1	11	0,0	9,1	27,3	63,6						
Costilla	29	55,2	3,4	31,0	10,3	0	0	0	0	0	13	30,8	38,5	30,8	0,0						
Placa ósea	5	0	40	60	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
Escápula	2	0	0	50	50	1	0	0	0	100	1	0	100	0	0						
Húmero	1	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
Cúbito	2	0	50	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
Fémur	4	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
Patella	1	0	100	0	0	0	0	0	0	0	2	0	50	50	0						
Tibia	4	0	0	100	0	0	0	0	0	0	1	0	0	100	0						
Peroné	2	0	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0						
		1	2	3	4	5	6	7	8	9		1	2	3	4	5	6	7	8	9	
Astrágalo	2	0	50	50	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Calcáneo	10	50	20	30	0	0	0	0	0	0	1	0	0	100	0	0	0	0	0	0	0
Tarsal	5	20	80	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Carpal	2	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Metapodio	63	29	35	21	14	1,6	0	0	0	0	6	0	0	0	50	50	0	0	0	0	4
3ª Falange	101	1	33	54	5	3	1	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
2ª Falange	38	13	45	13	7,9	5,3	7,9	0	2,6	5,3	2	0	100	0	0	0	0	0	0	0	2
1ª Falange	76	9,2	25	25	29	6,6	0	5,3	0	0	4	0	0	25	50	25	0	0	0	0	6

Tabla 5.4. Diferentes tipos de alteraciones digestivas sobre restos óseos recuperados de egagrópilas de Cathartidae. Las categorías de digestión (enumeradas gradualmente) están basadas en la metodología de Marín-Arroyo et al. (2009: 288) y Lloveras et al. (2008: 93). Los valores están expresados en porcentajes de cada elemento, con excepción de la columna de NISP que muestra los valores absolutos.

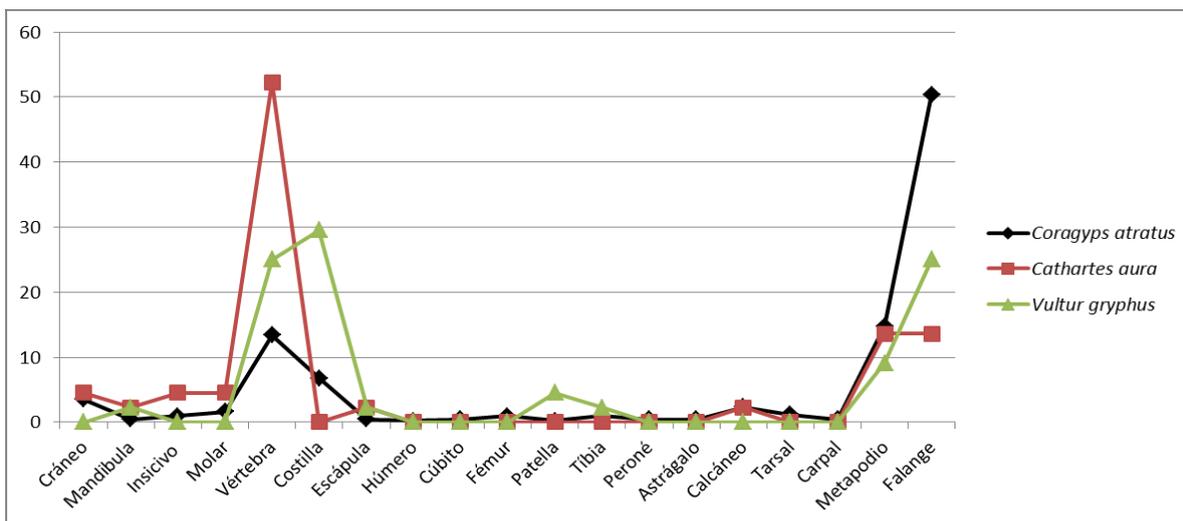


Fig. 5.4. Valores de NISP% de los elementos anatómicos encontrados en las muestras de las tres especies de Cathartidae del área de estudio.

COMPARACIÓN ENTRE ELEMENTOS CUTICULARES Y ÓSEOS

La representación taxonómica de vertebrados difiere cuando se analizan los elementos cuticulares (pelos y escamas), en comparación con el análisis exclusivo de los restos óseos y dentarios en sus egagrópilas. En este sentido, si se analizan sólo los restos óseos y dentarios, se pudieron determinar el 31,5% de los taxones consumidos por *C. aura*; el 50% de los taxones ingeridos por *C. atratus* y el 57,1% por *V. gryphus*. Esto señala un sesgo en la representación taxonómica en sitios arqueológicos ya que los restos cuticulares no suelen sobrevivir a los procesos diagenéticos (Fig 5.5).

TAXONES	<i>Cathartes</i>		<i>Coragyps</i>		<i>Vultur</i>	
	Ec	Eo	Ec	Eo	Ec	Eo
Teleostei	-	+	-	+	-	-
Reptilia	+	-	-	+	-	-
Ave indet.	+	+	+	+	+	-
Galliformes	+	-	+	-	-	-
Cathartidae	+	-	+	-	-	-
Passeriformes indet.	+	+	-	-	-	-
<i>Carduelis</i> sp.	-	-	+	-	-	-
Mammalia indet.	+	-	+	+	+	+
Ungulata indet.	+	-	+	-	-	-
<i>Bos taurus</i>	+	-	+	-	+	-
<i>Equus caballus</i>	-	-	+	-	-	-
<i>Ovis aries</i>	+	+	+	+	+	+
<i>Cervus elaphus</i>	+	-	+	+	+	+
<i>Sus scrofa</i>	+	-	+	-	+	-
<i>Lama guanicoe</i>	+	-	-	-	-	-
Felidae	+	-	-	-	-	-
<i>Canis familiaris</i>	+	-	+	-	-	-
<i>Lycalopex</i> sp.	+	+	-	-	-	-
<i>Conepatus chinga</i>	+	-	-	+	-	-
<i>Zaedyus pichiy</i>	-	-	-	+	-	-
<i>Lepus europaeus</i>	+	-	+	+	-	-
Cricetidae	-	-	+	+	-	-
<i>Reithrodon auritus</i>	-	-	+	+	-	-
<i>Myocastor coypus</i>	-	-	-	+	-	-

Tabla 5.5. Taxones determinados por sus elementos cuticulares (Ec) o por sus elementos óseos (Eo) encontrados en las egagrópilas de tres especies de Cathartidae.

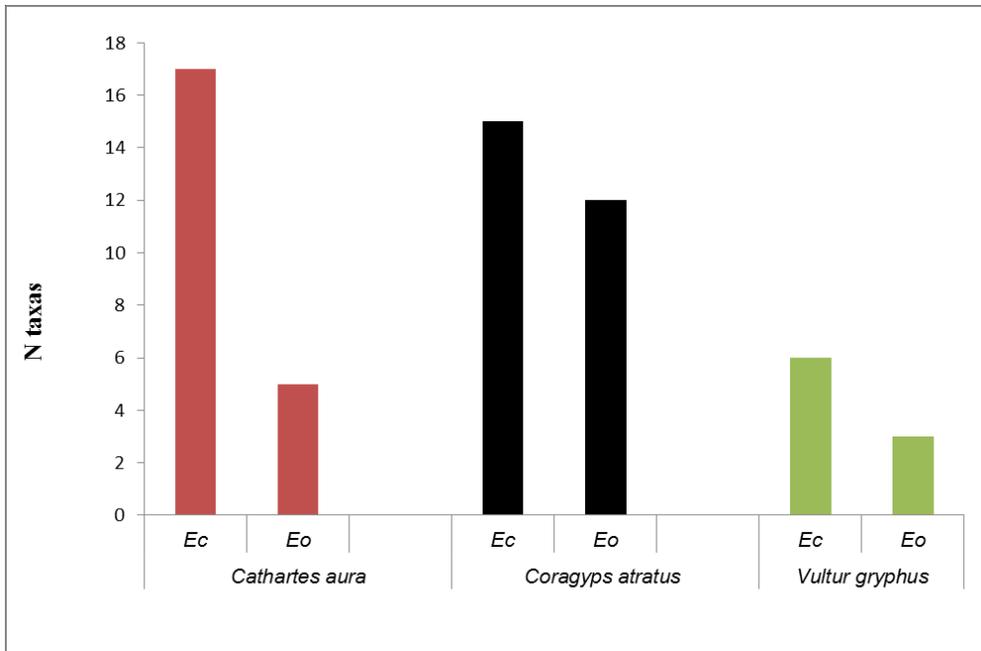


Figura 5.5. Comparación entre elementos cuticulares y óseos encontrados en las egagrópilas de Cathartidae.

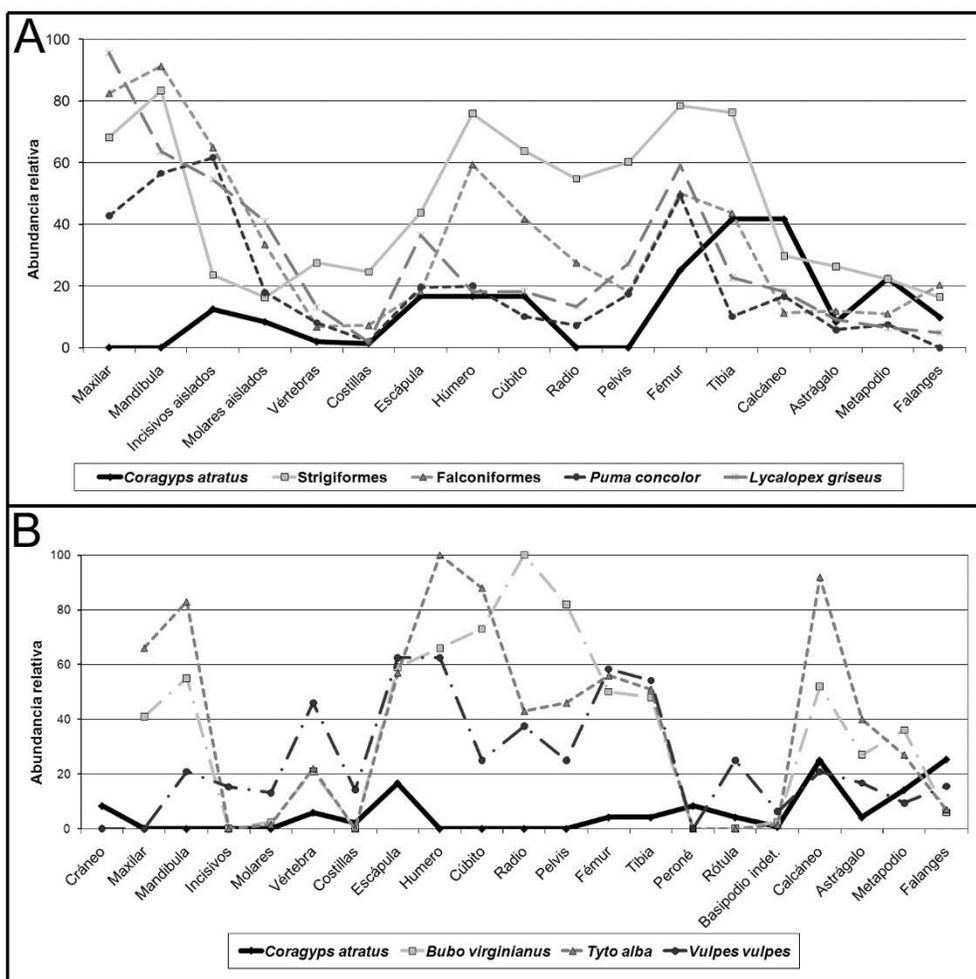


Figura 5.6. Valores de abundancia relativa de varios elementos anatómicos de mamíferos chicos (A) y mamíferos medianos (B), comparando las muestras de *Coragyps atratus* obtenidas en Dina Huapi y Chacabuco con otros depredadores: A [Promedios de aves Stringiformes y Falconiformes (Andrews, 1990); *Puma concolor* (Montalvo et al. 2007); *Lycalopex griseus* (Gómez y Kaufmann, 2007)], B [*Tyto alba* y *Bubo virginianus* (Hockett, 1995 y Lloveras, 2011); *Vulpes vulpes* (Lloveras, 2008)].

DISCUSIÓN

Se han analizado tafonómicamente una gran cantidad de muestras depositadas por las tres especies de Cathartidae. Las egagrópilas de *C. atratus* acumuladas durante

aproximadamente un año en Dina Huapi y Chacabuco han tenido diferencias en los taxones ingeridos, pero no así en los elementos depositados, ya que en ambos casos los elementos pertenecientes al autopodio fueron los más representativos. Por otro lado, han sufrido importantes alteraciones producto de los ácidos gástricos.

Se infiere que las marcas de corrosión sobre los huesos son producto de los ácidos gástricos de las aves que los regurgitaron, sin embargo las fracturas no necesariamente pudieron ser producidas por estas aves; una evidencia de esto es el hecho de haber encontrado un fragmento de costilla cortado por herramientas antrópicas (Fig. 5.3B). Este descubrimiento abre la posibilidad de que se encuentren este tipo de casos en contextos arqueológicos, por lo que el ave podría acumular restos con marcas de corte en zonas alejadas del sitio arqueológico de donde los obtuvo; por lo que es necesario plantear la posibilidad de que esto ocurra cuando se analizan este tipo de elementos.

Se encontraron diferencias importantes en los taxones consumidos en estos dos dormideros estudiados, lo que influye sobre las abundancias relativas de los elementos recuperados (Tabla 5.1 y 5.2) En este sentido, el posadero de Dina Huapi cuenta principalmente con conjuntos óseos de *O. aries*, que debido a su gran tamaño, dificulta la ingestión de partes esqueléticas; razón por la cual, los elementos de menor tamaño (i.e., autopodio), son los más representativos en esa muestra. El posadero de la estancia Chacabuco no cuenta con elementos óseos de mamíferos grandes, la especie mejor representada fue *L. europaeus*, incorporando al registro elementos pertenecientes a las porciones más proximales de los miembros. Esto se observó en mayor proporción en mamíferos chicos, donde se cuentan, entre otros, elementos del estilopodio y zeugopodio.

Las figura 5.6 representan los valores promedios de abundancia relativa de mamíferos chicos y medianos, comparados con los datos obtenidos de otros depredadores, cuyas presas coinciden con las categorías de tamaño consideradas (Andrews, 1990; Gómez y Kaufmann, 2007; Hockett, 1995; Lavoie y Grasman, 2005; Lloveras et al., 2011, 2008; Montalvo et al., 2007). En tal sentido, la abundancia relativa de partes esqueléticas de las dos muestras de mamíferos chicos y medianos depositados por *C. atratus* presentaron patrones particulares que las diferencian de otros depredadores.

En principio, los agregados óseos generados por las aves en estudio, se diferencian de los producidos por la acción humana porque éstos presentan marcas de corte, una alta frecuencia de huesos quemados, altos niveles de fractura y alteración por ácidos gástricos y alta concentración de huesos de las especies de mayor tamaño (Lyman 1994).

Por otro lado en las muestras, se observaron similitudes en los niveles de corrosión digestiva con ensambles generados por mamíferos carnívoros como el puma, las cuales presentan evidencias de corrosión digestiva fuerte (Martin y Borrero, 1997; Montalvo et al. 2007). Sin embargo, la elevada abundancia de elementos del autopodio de los mamíferos medianos y grandes acumulados por *C. atratus* (Tabla 5.3) es semejante a los agregados óseos de artiodáctilos generados por *L. culpaeus* y *L. griseus* (Mondini, 1995). No obstante, una diferencia importante entre los restos óseos acumulados por *C. atratus* y aquellos depositados por mamíferos carnívoros, radica en que éstos últimos ocasionan crenulaciones y orificios en los huesos por la acción masticatoria (Martin y Borrero 1997).

Los estudios tafonómicos realizados con los restos óseos de mamíferos recuperados en egagrópilas de cuervos (*Corvus corax*) en Polonia (Laudet y Selva, 2005) muestran notables diferencias con los generados por *C. atratus*. En este sentido, *C. corax* genera acumulaciones de microvertebrados con niveles bajos de corrosión, con altos números de cráneos, pelvis y escápulas fracturados y con una baja presencia de elementos de los miembros.

También se realizaron estudios tafonómicos con *Neophron percnopterus* (buitre egipcio) (Lloveras et al., 2014; Sanchis Serra et al., 2013), ya que anida en cuevas y aleros; lugares donde también son frecuentes los asentamientos humanos. A diferencia de lo expuesto anteriormente, esta ave genera acumulaciones óseas que contienen un número muy reducido de elementos que presentan signos de digestión. Esta especie transporta los restos sin ingerir al nido, por lo que los daños sobre los mismos consisten en perforaciones generadas por el pico. Sin embargo, produce agregados óseos con una amplia diversidad taxonómica y una representación anatómica diferencial en relación al tamaño de la presa. En este sentido, los animales domésticos y los lagomorfos están representados sólo por sus cráneos y miembros, mientras que todos los elementos óseos de aves y mamíferos pequeños pueden estar presentes.

Los resultados arribados en este trabajo muestran similitudes con aquellos realizados con egagrópilas de *G. barbatus* recuperadas en diferentes lugares del oeste europeo (Marín Arroyo y Margalida, 2012; Marín Arroyo et al., 2009; Robert y Vigne, 2002a, 2002b). En líneas generales esta ave presenta hábitos alimenticios similares a *C. atratus*, consumiendo principalmente carroña de diversos animales de mediano y gran porte, aunque con la diferencia que su dieta incluye una alta cantidad de huesos (70% a 90%), de donde obtienen sustancias orgánicas, especialmente lípidos. Sin embargo, presentan una diferencia comportamental que está dada por la habilidad de esta ave en fracturar los huesos previamente a la ingestión arrojándolos desde el aire a las rocas (Houston, 1994). Robert y Vigne (2002 a) analizaron 871 elementos óseos obtenidos de egagrópilas de *G. barbatus* y describieron las acumulaciones óseas generadas por estas aves en cuatro rasgos: 1) la muestra está dominada por ungulados de tamaño mediano; 2) las frecuencias de las partes esqueléticas están altamente desbalanceadas a favor de la tercer falange y secundariamente a la segunda y primera falange, además de la escápula y huesos sesamoideos; 3) marcas de digestión fuerte afectan a la mayor parte de la porción proximal de la segunda y tercer falange; 4) escasos fragmentos óseos indeterminados.

La representación de los ungulados en las acumulaciones óseas generadas por *C. atratus*, si bien no dominan las muestras, presentan un porcentaje considerable (17%). En este sentido, los elementos óseos de vertebrados de tamaño mediano como *L. europaeus* son los más representativos al considerar el total de las muestras (46,5%). Sin embargo, se observó una importante variabilidad entre los posaderos estudiados. En Dina Huapi, los restos pertenecientes a *O. aries* (37,5%) fueron los más representados, mientras que en El Cóndor y Chacabuco los restos de *L. europaeus* (30,5% y 40,9% respectivamente) fueron los más abundantes.

Por otro lado, la representación de falanges en las muestras es notable. Como ocurre con otras aves depredadoras y carroñeras tales como *G. barbatus* y *C. plancus*, la alta representación de elementos del autopodio de fauna mediana y grande, podría relacionarse con una mejor preservación por su tamaño y densidad ósea, por la selección del ave al ingerir ciertas porciones y descartar otras o por el aprovechamiento nutritivo de las médulas óseas (Montalvo y Tallade, 2009; Robert y Vigne, 2002a, 2002b). Esto está evidenciado

por los altos porcentajes de elementos con la médula totalmente digerida encontrados en esta muestra. Asimismo, el grado menor de digestión en las terceras falanges de mamíferos medianos respecto de los mamíferos grandes, posiblemente se deba a que las mismas se encontraron dentro de los estuches córneos, favoreciendo su protección.

En este trabajo se abordaron distintos atributos sobre huesos principalmente de mamíferos medianos y grandes generados por un ave estrictamente carroñera (*C. atratus*) las cuales nunca habían sido consideradas en nuestro país a la hora de analizar un conjunto arqueofaunístico, a pesar de que existen varias especies de aves incluidas en este gremio [e.g., *Vultur gryphus* (cóndor andino), *Cathartes burrovianus* (jote cabeza amarilla), *C. aura* (jote cabeza colorada), *Sarcoramphus papa* (jote real)], que podrían producir acumulaciones de huesos y posteriormente incorporarse al registro arqueológico y paleontológico.

Por el contrario, se han realizado numerosos trabajos actualísticos en mamíferos carnívoros, generadores de restos de mediano y gran tamaño (Andrews y Evans, 2009; Borrero et al., 2005; Mondini y Muñoz, 2008; Mondini, 1995; Montalvo et al., 2007) y la participación de estos depredadores en la formación del registro arqueológico ha sido demostrada (Fernández, 2011; Lyman, 1994; Martín y Borrero, 1997).

La cantidad de restos óseos encontrados en las egagrópilas de *C. aura* y *V. gryphus* es muy escasa, lo que dificulta realizar estudios comparativos. De todas maneras, se puede concluir que las tres especies de aves carroñeras acumulan preferentemente restos óseos de taxones de tamaño mediano, como *L. europaeus* y *Lycalopex* sp. Sin embargo, las egagrópilas de *C. atratus* y *V. gryphus* presentaron una mayor cantidad de restos óseos de taxones de gran tamaño, en comparación con *C. aura*, cuyas egagrópilas contenían restos de tamaño mediano a chico. Esto es congruente con el análisis de su dieta, cuyos resultados fueron expuestos en el capítulo IV de esta tesis, como también fue sugerido en trabajos previos (Hiraldo et al., 1991). Por otro lado, la representación anatómica de estas acumulaciones es similar en las tres especies, ya que priman los elementos del autopodio, principalmente las falanges, como así también algunos elementos del esqueleto axial, como vértebras y costillas (Fig. 5.4).

El escaso contenido de restos óseos encontrados en las egagrópilas de *C. aura* y *V. gryphus*, como la mayor diferencia entre los taxones determinados por los elementos cuticulares en relación a los taxones representados por sus huesos (Fig. 5.5), sugiere que estas especies ingieren los restos óseos de los cadáveres que consumen en una proporción menor que *C. atratus*. Este hecho es más notable en *V. gryphus*, ya que de 542 egagrópilas sólo se encontraron 97 elementos óseos.

En síntesis, *C. atratus* genera acumulaciones caracterizadas por los siguientes rasgos: 1) las muestras están dominadas por vertebrados de mediano tamaño; 2) hay una alta representación de elementos del autopodio; 3) se evidencian marcas de digestión fuerte sobre las falanges que van desde porosidades superficiales, perforaciones y hasta fracturas y 4) existen diferencias en el grado de digestión entre los huesos de los distintos tipos de presas. Estos atributos permiten diferenciar estos agregados óseos generados de aquellos generados por el hombre, como también por animales carnívoros. Por otro lado, si bien la mayoría de los especímenes analizados en este trabajo pertenecen a especies de mamíferos introducidos que no se encuentran en el registro arqueológico prehispánico, los resultados obtenidos pueden ser comparados con especies autóctonas de tamaños similares.

La congregación de *C. atratus* en aleros, roquedales o árboles cercanos a zonas de actividad humana nos exige a prestar especial atención a la interferencia que pueden causar como acumuladoras de restos óseos en sitios arqueológicos. A pesar que los elementos del autopodio no se caracterizan por ser aprovechados nutritivamente por los grupos humanos, dichas partes del miembro facilitan el acarreo de las porciones con mayor aporte nutritivo, además suelen quedar asociadas en el proceso de cuereo e incluso pueden ser trasladadas para su posterior uso como herramientas (Lyman, 1994; Politis et al., 2011). En este sentido, resulta importante considerar la abundancia relativa de los elementos óseos recuperados y el grado de digestión de los mismos antes de hacer interpretaciones sobre el posible consumo por parte de mamíferos carnívoros o grupos humanos.

CAPITULO VI

TAFONOMÍA Y DISPERSION DE CADÁVERES CONSUMIDOS POR AVES CARROÑERAS EN EL NOROESTE PATAGÓNICO: IMPLICANCIAS EN LA FORMACIÓN DE SITIOS ARQUEOLÓGICOS



Cóndor andino. Técnica: acuarelas. Fernando Ballejo

RESUMEN

Las aves carroñeras pueden comer vertebrados de diferentes tamaños y pueden contribuir a la formación de sitios arqueológicos. Se analizaron muestras de ovejas adultas, juveniles y liebres, con el objetivo de evaluar las modificaciones mecánicas y los patrones de dispersión que generan las aves carroñeras sobre los restos óseos en el noroeste patagónico. Todas las muestras fueron consumidas rápidamente. En base a los patrones tafonómicos encontrados se sugiere dos tipos de acumulaciones potenciales: 1) Sitios de cielo abierto, con la mayoría de los elementos pertenecientes a vertebrados grandes y medianos, con un radio de dispersión de 7 m, las mandíbulas, los miembros y la escápula fueron los elementos con mayor dispersión. A su vez pueden presentar algunos huesos fracturados (en su mayoría pertenecientes al esqueleto axial); muchos elementos con surcos superficiales; escápulas con surcos profundos y muescas; cráneos, mandíbulas y escápulas con perforaciones 2) Sitios en refugios rocosos o cuevas con un alto porcentaje de elementos óseos de pequeños vertebrados, que muestran altos niveles de fractura y una fuerte corrosión digestiva. En su mayoría costillas y vertebras fracturadas y corroídas, como también elementos del autopodio con porosidad alrededor de las superficies articulares o incluso en todo el hueso, dejando la cavidad medular abierta o completamente digerida. A su vez, con pocos elementos de grandes mamíferos, en su mayoría falanges con un grado fuerte de corrosión digestiva

INTRODUCCIÓN

Los sitios arqueológicos, con mucha frecuencia contienen restos óseos pertenecientes a la fauna que interactuó con el hombre en el pasado de diferentes formas. Estos animales eran utilizados como animales de carga; o asistían a los cazadores en la captura de las presas; también eran utilizados para defender los campamentos de los depredadores; pero tal vez la más importante es que siempre fueron un recurso alimenticio (Lyman, 1994). Sin embargo, la presencia de acumulaciones faunísticas en sitios arqueológicos no necesariamente signifique que fueron depositadas por los humanos, ya que seguramente hubo períodos de tiempo en que el sitio no fue ocupado por el mismo, sino por otros animales, que lo utilizaron para construir madrigueras o nidos (Andrews 1990; Mondini 1995, 2004; entre otros). Por lo que es muy importante poder discriminar el potencial agente acumulador de los restos óseos, para lograr una adecuada interpretación de la relación de los humanos con la fauna en el pasado. En este sentido, los estudios tafonómicos cobran relevancia porque permiten entender los procesos que sufren los restos óseos y dentarios desde la muerte del animal hasta su recuperación por parte de los investigadores (Lyman 1994).

Muchos autores han analizado los procesos de desarticulación ósea que sufren los restos de diferentes especies en ambientes naturales, donde quedan expuestos a agentes meteorológicos y agentes faunísticos que los transportan y modifican (Behrensmeyer, 1978; Lyman, 1994). Sin embargo, dichos estudios están focalizados en la acción de animales carnívoros (Binford, 1981; Borrero et al., 2005; Cáceres et al., 2009; Yravedra y Bárcena, 2012).

Los animales carroñeros y depredadores pueden dispersar las distintas partes de un cadáver por largas distancias desde el sitio de muerte hasta donde quedan depositadas (Hill, 1979; Martín y Borrero, 1997; Mondini, 1995). Ellos pueden reducir las concentraciones óseas originales y generar concentraciones secundarias, compuestas por restos de diferentes individuos (Hill 1979). Los patrones de dispersión pueden reflejar diferentes historias tafonómicas. Por ejemplo, la desarticulación puede exponer las porciones terminales de los huesos a las inclemencias climáticas y separar el esqueleto en un gran número de porciones que son más fáciles de transportar y dispersar (Hill 1979). Además, los factores que

influyen sobre las acumulaciones óseas pueden afectar la proporción relativa de los diferentes elementos en un sitio arqueológico (Hill 1979). Carnívoros como *Puma concolor* (puma) pueden transportar segmentos de los huesos de sus presas desde el lugar de matanza hasta refugios rocosos y generar acumulaciones óseas con un grado de corrosión digestiva característica (Martín y Borrero, 1997). Respecto a las aves carroñeras, existen numerosos estudios que analizan estos tópicos, pero la gran mayoría son trabajos realizados con los buitres del viejo mundo (Attard y Reumer, 2009; Benson et al., 2004; Lloveras et al., 2014; Marín Arroyo y Margalida, 2012; Marín Arroyo et al., 2009; Robert y Vigne, 2002a, 2002b; Sanchis Serra et al., 2013). Sin embargo, hay muy pocos estudios que examinen el transporte y las modificaciones producidas sobre los huesos por parte de los catártidos o también llamados buitres del nuevo mundo (Dabbs y Martin, 2013; Reeves, 2009; Spradley et al., 2012).

Las aves carroñeras se alimentan de grandes ungulados, pero también pueden incluir vertebrados más pequeños a sus dietas (Houston, 1994). Estas aves pueden transportar porciones de los cadáveres a sus dormideros o nidos ubicados en acantilados rocosos y árboles, bajo los cuales se acumulan y pueden mezclarse con conjuntos producidos por carnívoros o humanos (Marín-Arroyo y Margalida 2012). Por lo que la adecuada interpretación de los agentes acumuladores puede evitar interpretaciones paleoeconómicas incorrectas (Marín-Arroyo y Margalida 2012).

El objetivo de este estudio es investigar cómo las aves carroñeras afectan a la deposición y recuperación de los restos óseos de *Ovis aries* (ovejas) y *Lepus europaeus* (liebres) en el noroeste de la patagonia. Para realizar un modelo actualístico, se examinó las potenciales variables tafonómicas que afectan el registro zooarqueológico y la dispersión espacial de los restos de ovejas adultas, juveniles y liebres. Por otro lado, los resultados se compararon con los agregados óseos producidos por egagrópilas de *Coragyps atratus* analizadas en el capítulo anterior.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio se encuentra dentro de la estancia El Cóndor, en la provincia de Río Negro (44°11'55.7" S, 71°05'43.1" W, Fig. 6.1), la misma está dentro del distrito Occidental de la Provincia Patagónica. La cual está caracterizada por la presencia de una estepa arbustiva y gramínea, que cubre el 50% de la superficie (Leon et al., 1998). Además de presentar extensos mallines que son aprovechados por especies domésticas introducidas como *Bos taurus* (vacas), *Equus caballus* (caballos), y especialmente *Ovis aries* (ovejas). Además de *Lepus europaeus* (liebres) y *Cervus elaphus* (ciervos colorados) (Navas, 1987; Novillo y Ojeda, 2008).

En esta área, los animales que murieron por enfermedad o vejez son encontrados y consumidos rápidamente por un número substancial de aves carroñeras que anidan dentro de la estancia o en los cerros aledaños, evitando así la participación de otros depredadores que frecuentan el área. Todos los cadáveres analizados se encontraban dentro del mallín de la estancia; el cual consiste en una extensa área sin pendiente, cubierta de coirones y gramíneas forrajeras; con numerosos y pequeños cauces de agua o zonas levemente inundadas.

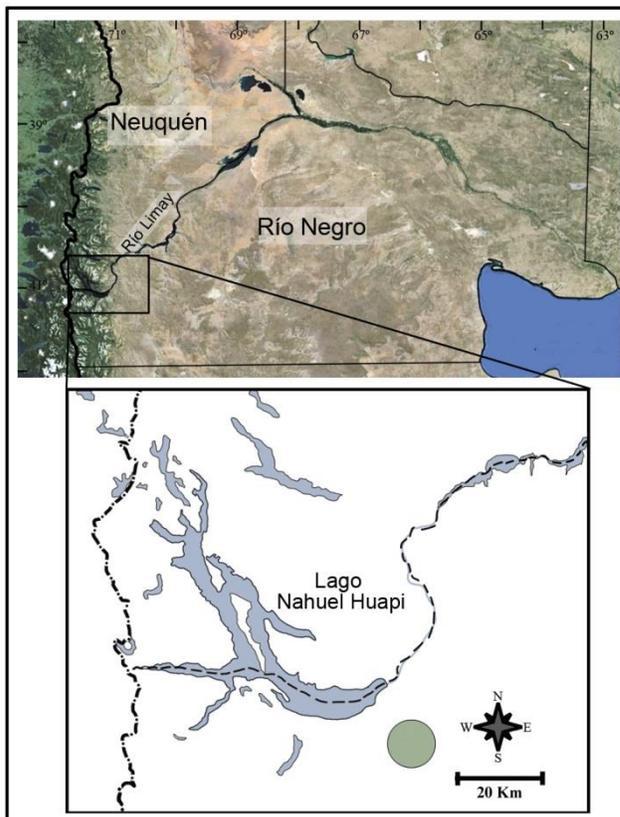


Figura 6.1 Mapa de Neuquén y Río Negro, donde se detalla el área de estudio con un círculo de color verde. En dicha área se encontraron los cadáveres analizados

AVES CARROÑERAS ESTUDIADAS

Se analizó la participación de *V. gryphus* que es una especie que anida y forma dormideros comunales en áreas montañosas, pero busca comida en áreas abiertas y planas (Houston, 1994; Lambertucci et al., 2013).

En el área también se encuentra *C. atratus*, especie que presenta dos dormideros en el área descrita, denominados Cóndor I y Cóndor II (Fig. 2.1, 6 y 7). Como también *C. aura*, sin embargo no se encontraron dormideros en las inmediaciones.

Por otro lado, en el noroeste patagónico se encuentran dos especies de aves rapaces de la familia Falconidae (*Caracara plancus* y *Milvago chimango*), cuya dieta incluye la carroña en un importante porcentaje (Wallace y Temple 1987).

El *C. plancus* (carancho) es un ave de gran tamaño (49-59 cm y 0.83 kg) que habita en llanuras abiertas y semi-abiertas, en praderas, pastizales y márgenes de ríos, también en los valles patagónicos, estepas y colinas. Se alimenta en grupos y forma dormideros comunales en árboles. Se alimentan de carroña, en su mayoría de animales muertos en las rutas, de peces muertos en las costas y de carroña de ganado, pero también caza pequeños vertebrados (Grzimek's, 2002; Vargas y Bó, 2007)

M. chimango (chimango) es un ave de tamaño mediano (37-43 cm y 0.25-0.30 kg), habita diversos ambientes, que incluyen áreas urbanas y rurales desde Paraguay hasta el extremo sur de Chile y Argentina (Houston, 1994). Sus dormideros se ubican en acantilados, aleros rocosos y árboles. Es un raptor generalista diurno (Biondi et al., 2005; Bó et al., 2007; Yáñez et al., 1982).

OBSERVACIÓN Y ANÁLISIS DE LOS RESTOS ÓSEOS CARROÑADOS

Se observó y registró el número y las especies de aves carroñeras, como también los efectos tafonómicos generados al alimentarse de cadáveres de ovejas adultas (5 en el verano, 3 en el otoño, y 2 en la primavera del 2013); ovejas juveniles (2 en primavera del 2014), y una liebre (en la primavera del 2014). La observación se realizó a una distancia de ca. 150-300 m a ojo desnudo o con el uso de binoculares.

Los cadáveres se observaron registrando: 1) el tiempo transcurrido de consumo, 2) el número y las especies de aves carroñeras participantes y 3) la dispersión y los daños producidos sobre los restos óseos remanentes.

Los cadáveres estudiados se separaron en dos categorías: los *Perimortem*, consisten en una oveja adulta y una liebre adulta que fueron depositados inmediatamente después de muertos; y los *Posmortem* que fueron nueve ovejas adultas y dos juveniles que murieron naturalmente en el campo. Se contabilizó el tiempo transcurrido entre el inicio de las observaciones hasta que ya no quedaban aves sobre el cadáver. En el caso de las ovejas *Posmortem*, el inicio de las observaciones no necesariamente coincidió con el momento en que se inició su consumo; ya que si bien, las observaciones comenzaron en las primeras horas de la mañana, algunas de las ovejas pudieron haber empezado a ser consumidas momentos antes de que se observe actividad de aves carroñeras sobre el cadáver.

Una vez que las aves se esparcían, se registró la dispersión y orientación de las partes esqueléticas, medidas desde el punto de depositación (ovejas *perimortem*) y desde la localización del cadáver (ovejas *posmortem*), hasta donde se encontraban dichas partes.

CUANTIFICACIÓN Y ANÁLISIS ESTADÍSTICO

Se calculó el número de especímenes identificados (NISP), el mínimo número de elementos (MNE), el mínimo número de unidades anatómicas (MAU), como también el MAU estandarizado (MAU%), el mínimo número de individuos (MNI) y la abundancia relativa de los elementos esqueléticos (Andrews, 1990; Grayson, 1984).

Los restos óseos fueron observados a simple vista y bajo lupa, registrando la integridad ósea, fracturas, perforaciones, surcos y muescas causadas por las aves (Binford, 1981; Lloveras et al., 2014; Martín y Borrero, 1997; Reeves, 2009)

Con los datos obtenidos se calculó el coeficiente de correlación de Spearman (r_s) utilizando el software estadístico PAST (PAleontological STatistics) Versión 3.02 a $\alpha=0.05$, comparando los valores de NISP de ovejas adultas obtenidos en este estudio con los datos obtenidos de las egagrópilas de *C. atratus* (dormideros Dina Huapi, Cóndor I y Cóndor II) y *V. gryphus* (dormideros Fg. Grande, Pipilcurá, Condorerita, La buitrea y Chaqueñita). A su vez, se utilizaron estos mismos valores para realizar un test de χ^2 con el objetivo de determinar si existe independencia entre el tipo de elemento y su consumo.

RESULTADOS

TIEMPOS DE CONSUMO Y PATRONES DE DISPERSIÓN

Los cadáveres de las ovejas adultas, juveniles y la liebre fueron consumidos por todas las aves carroñeras del área, con excepción de *C. aura*.

	Ovejas adultas										Ovejas juveniles		Liebre
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	1
Tiempo de consumo													
Inicio de consumo	12:00	11:00	10:00	11:00	10:00	10:45	10:40	13:05	15:00	12:25	10:23	10:10	10:00
Fin de consumo	13:00	14:00	15:23	13:00	14:00	15:00	15:00	16:15	16:00	16:35	14:17	11:26	13:23
Aves carroñeras (número de individuos)													
<i>Vultur gryphus</i>	5	2	3	4	11	5	14	5	3	29	3	25	6
<i>Coragyps atratus</i>	50	10	20	6	48	68	27	88	3	10	82	41	0
<i>Caracara plancus</i>	0	4	0	0	4	30	4	3	5	12	2	4	6
<i>Milvago chimango</i>	0	4	0	0	2	0	0	0	0	4	2	9	7
Dispersión del cadáver desde el lugar de depositación													
	-	-	-	-	-	-	-	-	-	7	-	-	13
Dispersión de huesos desde el cadáver													
Mandíbulas (articuladas)	0	5.82	0	11.8	7.5	0	1	8.75	2.7	6.36	-	0	-
Mandíbula izquierda	0	0	3.1	0	0	0	0	0	0	0	-	11.2	-
Mandíbula derecha	0	0	12	0	0	0	0	0	0	0	-	12	-
Nasales	0	-	0	0	0	0	0	3	0	0	0	-	-
Costillas y vértebras	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3.9	-
Vértebra cervical	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10.4	-
Vértebra torácica	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	6	-
Vértebra lumbar	0	0	2.7	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
Escápula derecha	0	5.2	0	0	0	0	-	8	0	0	0	0	-
Escápula izquierda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	31.6	6.67	-
Pelvis	0	0	11.8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-
Miembro ant. derecho y cintura	8.5	0	0	0	0	0	0	0	4	0	5.75	0	-
Miembro ant. izquierdo y cintura	1.82	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	-
Miembro anterior izquierdo	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30	0	-
Miembro posterior izquierdo	20.5	0	4.75	0	0	0	0	0	0	0	0	0	-

Tabla 6.1 Datos de campo sobre el tiempo de consumo (en horas) de aves carroñeras en el noroeste patagónico transcurrido en esqueletizar un cadáver, el número de individuos de cada especie, dispersión del cadáver y de los restos óseos desde el lugar de depositación y desde el cadáver, respectivamente (en metros).

En la Tabla 6.1 se muestran los datos obtenidos de la observación de cada una de las especies de aves carroñeras alimentándose del cadáver (tiempo de consumo, número de aves carroñeras, y la distancia en que fueron transportados las distintas partes esqueléticas). En general, se encontraron que todos los elementos esqueléticos carroñados estaban desprovistos de tejido blando, exceptuando la presencia de restos de ligamentos y cuero (Fig 6.3a).

A continuación se describen las interacciones de las aves carroñeras sobre la oveja adulta *perimortem* #10 durante 4 h 10 min y la dispersión de sus partes esqueléticas resultante:

- Luego de 3 h 35 min de su depositación, arribó el primer chimango y comenzó a consumir los ojos.
- Luego de 4 h 1 min de su depositación, arribó el primer cóndor, seguido de 28 individuos que desplazaron al chimango. Esta especie fue la principal consumidora.
- Minutos después, un grupo numeroso de jotes cabeza negra aparecieron sobrevolando el cadáver, pero sólo 10 de ellos descendieron a consumir, aprovechando los momentos en que los cóndores no lo hacían.
- Por último, 12 caranchos y 4 chimangos se alimentaron del cadáver, tomando porciones descartadas por las otras aves carroñeras. Estas especies fueron las últimas en irse.

Durante todo el proceso, el cadáver se desplazó 7 m desde el lugar de depositación hasta una depresión en el terreno que consiste en un pequeño surco por donde pasa agua, a pesar que en el momento de las observaciones se encontraba seco (Fig. 6.2). Con excepción de la nombrada depresión, el área no presentaba pendientes. Las mandíbulas fueron desarticuladas y desplazadas 6,35 m del cadáver y 13,35 m desde el lugar de depositación. Las escápulas y los miembros anteriores estaban desarticuladas, pero no fueron desplazados porque se mantenían unidos al resto del cuerpo por el cuero. El miembro posterior derecho y la pelvis se mantenían unidos por ligamentos, mientras que el miembro posterior izquierdo estaba desarticulado de la pelvis, pero al igual que los miembros anteriores, se mantenía unido al cuerpo por el cuero.

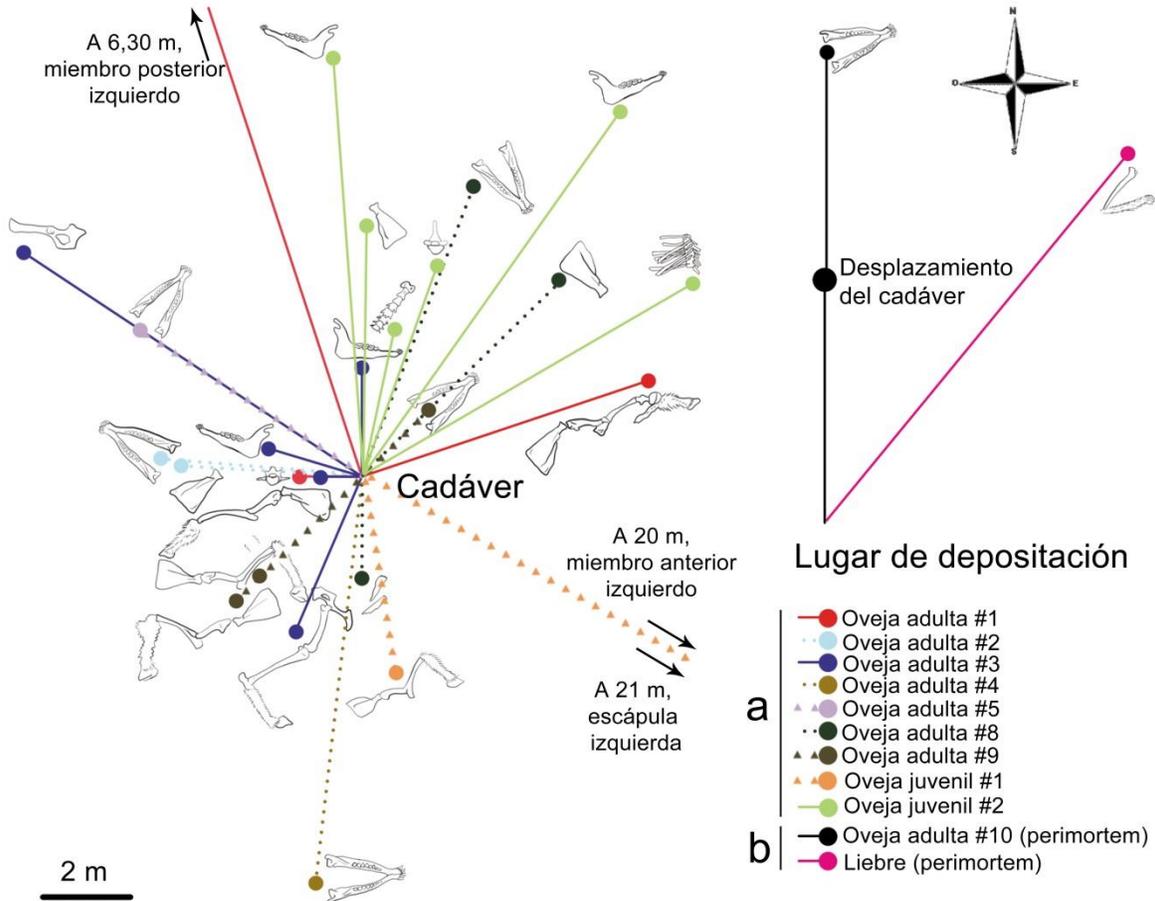


Fig. 6.2. **a.** Dispersión de los elementos óseos desde el cadáver (Ovejas adultas #1-9 y ovejas juveniles #1 y 2); **b.** Dispersión de los elementos óseos desde el lugar de depositación del cadáver (Ovejas Oveja #10 y liebre).

A continuación se describen las interacciones de las aves carroñeras sobre la liebre adulta *perimortem* durante 3 h 23 min y la dispersión de sus partes esqueléticas resultante:

- Luego de 50 min de su depositación arribó el primer chimango.
- Cuando transcurrieron 2 h 50 min de su depositación, arribó el primer carancho, seguido de otros. Individuos de esta especie fueron vistos repetidas veces llevando partes esqueléticas en el pico.
- Luego de 2 h 50 min de su depositación, arribó el primer cóndor, seguido de otros 5 individuos de esta especie.

Un total de siete chimangos, seis caranchos y seis cóndores se alimentaron del cadáver, el cual quedó representado sólo por el miembro posterior izquierdo, cuyos elementos se

mantuvieron unidos por ligamentos. Esta porción anatómica fue desplazada 13 m del lugar de depositación.

Las aves carroñeras consumieron las ovejas *postmortem* (ovejas #1-9) en un tiempo medio de 3 h 16 m. *C. atratus* fue la especie más abundante (74,8%), seguida de *V. gryphus* (12,2%), *C. plancus* (11,7%) y *M. chimango* (1,4%).

El 77% de las mandíbulas estaban desarticuladas y los elementos de los miembros se encontraron mayormente separados de las cinturas. El radio máximo de dispersión ósea fue de 20 m y se trataba del miembro posterior izquierdo, el radio de dispersión promedio fue de 6,47 m.

Respecto a las ovejas *posmortem* juveniles (#1 y #2), fueron consumidas en un tiempo promedio de 2 h 55 m. El ave carroñera más representativa fue *C. atratus* (73,2%), seguida *V. gryphus* (16,6%), *M. chimango* (6,5%) y por último *C. plancus* (3,6%). Las mandíbulas de la oveja juvenil #1 estaban ausentes, mientras que aquellas pertenecientes a la oveja juvenil #2 estaban desplazadas 12 m del cadáver. El radió medio de dispersión de los elementos de las dos ovejas juveniles fue de 13,05 m. El rádio máximo de dispersión fue de la escápula izquierda, que se encontró a 31 m del cadáver.

La tabla 6.2 muestra los valores de MNE, MAU y MAU% de los elementos recuperados de las ovejas adultas, juveniles y la liebre. El valor del MNE es coincidente con el NISP porque la mayoría de los fragmentos fracturados no se encontraron. La actividad de las aves carroñeras sobre los cadáveres de ovejas (juveniles y adultas) tuvo como resultado una abundancia relativa media entre el 51,90-100%. Por otro lado, sólo se recuperaron la tibia y los elementos del autopodio de la liebre.

Elementos	Ovejas adultas			Ovejas juveniles			Liebre		
	MNE	MAU	MAU%	MNE	MAU	MAU%	MNE	MAU	MAU%
Cráneo	10	10	100	2	2	100	0	0	0
Nasal	18	9	90	2	1	50	0	0	0
Mandíbula	20	10	100	2	1	50	0	0	0
Vértebra cervical	70	10	100	14	2	100	0	0	0
Vértebra torácica	130	10	100	26	2	100	0	0	0
Vértebra lumbar	54	9	90	12	2	100	0	0	0
Vértebra caudal	70	7	70	12	1.2	60	0	0	0
Sacro	9	9	90	1	1	50	0	0	0
Costilla	259	9.96	99.6	41	1.57	78.84	0	0	0
Esternón	10	10	100	1	1	50	0	0	0
Escápula	19	9.5	95	4	2	100	0	0	0
Húmero	20	10	100	4	2	100	0	0	0
Radio/Ulna	20	10	100	4	2	100	0	0	0
Carpal	20	10	100	4	2	100	0	0	0
Metacarpal	20	10	100	24	2	100	0	0	0
Pelvis	20	10	100	4	2	100	0	0	0
Fémur	20	10	100	4	2	100	0	0	0
Tibia	20	10	100	4	2	100	1	0.5	100
Tarsal	100	10	100	20	2	100	6	0.5	100
Metatarsal	20	10	100	4	2	100	4	0.5	100
Falange	240	10	100	48	2	100	12	0.5	100

Tabla 6.2. Mínimo número de elementos (MNE), Mínimo número de unidades anatómicas (MAU), MAU estandarizado (MAU%), obtenidos en los cadáveres de ovejas adultas, juveniles y liebres

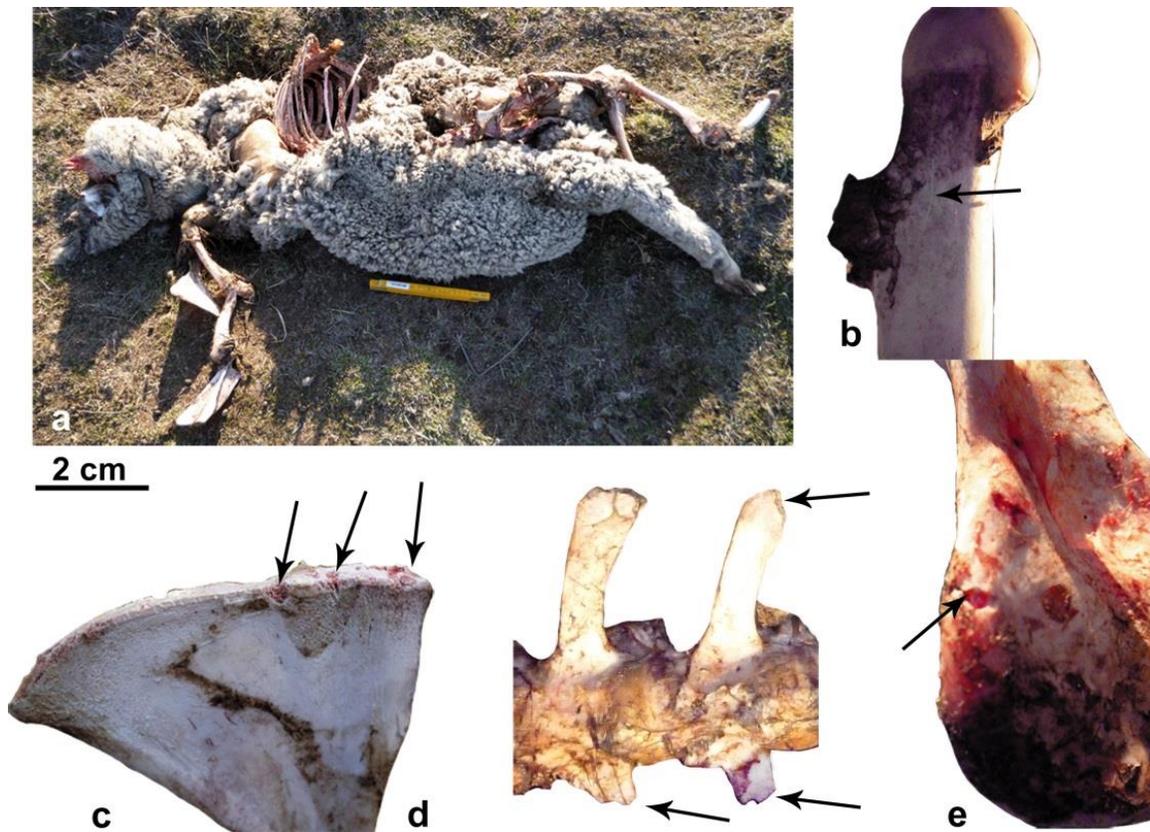


Figura 6.3. Modificaciones óseas encontradas en los cadáveres de ovejas. A. Oveja experimental perimortem #10, luego de ser consumida por aves carroñeras. B. Surco superficial en fémur (oveja #10); muescas (2-3 mm) en el borde posterior de la escápula (oveja #7); d. Fracturas en las apófisis transversa de vértebras lumbares (oveja #10); e. perforaciones (3-5 mm) en el proceso angular de la mandíbula (oveja #10).

Fracturas y modificaciones óseas

El examen de los restos óseos carroñados de la liebre mostro una ausencia de modificaciones.

En términos generales, las aves carroñeras produjeron un daño leve en los restos óseos recuperados de las ovejas adultas y juveniles (Tabla 6.3). Las modificaciones óseas encontradas en los huesos de todos estos cadáveres fueron fracturas (5,6%), muescas (1,5%), surcos superficiales (1,2%), surcos profundos (0,3%) y perforaciones (0,3%) (Fig. 7.3)

Elementos	Oveja adulta #10						Oveja adulta #1-9						Oveja juvenil #1-2						
	C	F	SS	SP	M	P	C	F	SS	SP	M	P	C	F	SS	SP	M	P	
Cráneo	1	0	3	0	0	0	5	4	10	0	0	0	0	4	0	0	0	0	2
Mandíbulas	1	1	1	0	0	1	18	0	0	1	4	0	2	3	0	0	0	0	2
Vértebra cervical	7	0	0	0	0	0	63	0	0	0	0	0	14	0	0	0	0	0	0
Vértebra torácica	13	0	0	0	0	0	129	1	0	0	0	0	14	12	0	0	0	0	0
Vértebra lumbar	3	3	0	0	3	0	29	19	0	0	0	0	3	19	0	0	0	0	0
Vértebra caudal	10	0	0	0	0	0	60	0	0	0	0	0	12	0	0	0	0	0	0
Sacro	1	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Costilla	26	0	0	0	0	0	218	15	0	0	2	0	16	25	0	0	3	0	0
Esternón	1	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
Escápula	2	0	9	16	0	0	17	0	11	3	13	1	3	1	0	0	7	0	0
Húmero	2	0	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	4	0	1	0	0	0	0
Radio/Ulna	2	0	0	0	0	0	18	0	1	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Carpal	12	0	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Metacarpal	2	0	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0	0
Pélvis	2	0	1	0	0	0	18	0	5	0	5	0	4	0	1	0	5	0	0
Fémur	2	0	2	0	0	0	18	0	6	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Tibia	2	0	0	0	0	0	18	0	2	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Tarsal	10	0	0	0	0	0	90	0	0	0	0	0	20	0	0	0	0	0	0
Metatarsal	2	0	0	0	0	0	18	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0
Falange	24	0	0	0	0	0	216	0	0	0	0	0	48	0	0	0	0	0	0
Total	125	4	16	16	3	1	1006	39	35	4	24	1	186	64	2	0	15	4	0

Tabla 6.3. Representación de los distintos tipos de modificaciones óseas observadas en los distintos tipos de cadáver: F = fractura; SS = surco superficial; SP = surco profundo; M = muesca; P = perforación.

Los restos óseos recuperados de la oveja *perimorem* adulta #10, mostraron que el 80% de sus modificaciones eran surcos (superficiales y profundos), en su mayoría en la escápula (Tabla 6.3). También se encontraron fracturas en los procesos transversales y neurales de las vértebras, muescas en las vértebras y perforaciones en el proceso angular de la mandíbula (Tabla 6.3).

Los restos óseos recuperados de las ovejas *postmortem* adultas (#1-9), mostraron que las fracturas se concentraron en el esqueleto axial, principalmente en los huesos nasales, en las porciones distales de las costillas y apófisis transversas de las vértebras. El 37,9% de las modificaciones fueron surcos, en su mayoría en las cinturas, en el cráneo y en los fémures.

Se encontraron muescas en los bordes posteriores de las escápulas y en los cóndilos mandibulares (23%) y se encontró una única perforación en una escápula.

Por último, los elementos óseos de las ovejas juveniles *posmortem* (#1 y #2) mostraron que el 75,3% de las modificaciones fueron fracturas que en su mayoría estaban concentradas en el cráneo y mandíbulas, principalmente en los procesos angulares y coronoides. Uno de los cráneos estaba muy dañado, ya que toda la región del rostro (incluyendo los nasales, parietales y maxilares) estaba ausente. Sumado a esto, se encontraron fracturas en las costillas y en los apófisis vertebrales, como también surcos en las cinturas (17,6%); perforaciones en cráneos y mandíbulas (4,7%) y surcos superficiales en el húmero (2,4%)

Al comparar los resultados obtenidos en este trabajo con las frecuencias óseas encontradas en las egagrópilas descritas en el capítulo anterior, se puede observar que dichas muestras presentan valores de NISP altos para los falanges, metapodios, vértebras y costillas (Tabla 5.2) (Fig. 5.4). Estos resultados son, en parte congruentes con los elementos faltantes en los cadáveres de ovejas, donde muchos fragmentos de vértebras y costillas no pudieron ser encontrados. Sin embargo, se encontraron todas las falanges de los cadáveres de ovejas, ya que en todos los casos las aves no llegaron a desarticular los elementos de los miembros.

El resultado del coeficiente de correlación de Spearman sugiere una correlación positiva entre el NISP de los elementos faltantes de los cadáveres de ovejas de este estudio, con los elementos presentes en las egagrópilas de jotes y cóndores ($r_s = 0.53$, $p = 0.037$). Por otro lado, el test de Chi2 dio como resultado que existe relación entre el elemento y su consumo $\text{Chi}^2=96,82$ (Gl:8; $\alpha=0,050$).

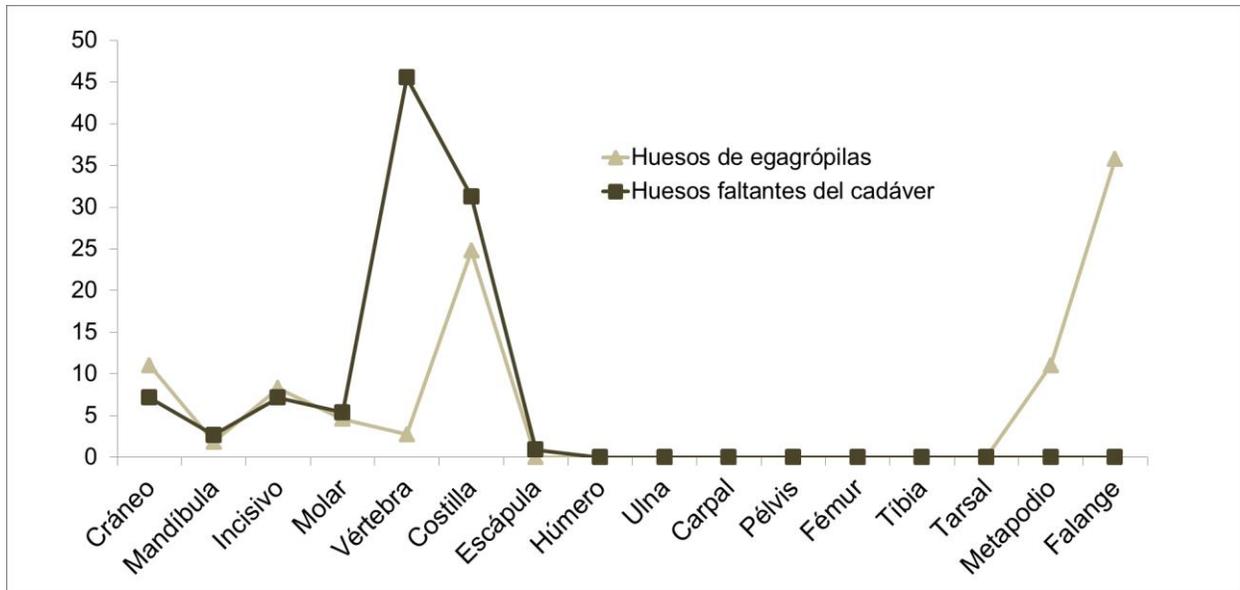


Figura 6.4. Comparación de los valores porcentuales de representación anatómica de los especímenes (NISP%) pertenecientes a *Ovis aries* (ovejas) encontrados en las egagrópilas de *Coragyps atratus* (Dormideros de Dina Huapi, Cóndor I y Condor II) y *Vultur gryphus* (dormideros de Fg. Grande, Pipilcurá, Condorerita, La buitreira y Chaqueñita), con los fragmentos faltantes en las ovejas adultas y juveniles analizadas en este trabajo.

DISCUSIÓN

Los patrones de dispersión, la abundancia relativa de los elementos y las modificaciones óseas encontradas en los restos no ingeridos de los taxones estudiados, presentan una serie de características que se las puede atribuir a diferentes factores. Uno de los más importantes es la abundancia y diversidad de las aves carroñeras participantes, como también el tamaño del cadáver. En este sentido, los cadáveres de pequeño tamaño, como el de la liebre, fue el que presentó la mayor cantidad de pérdidas de elementos óseos, seguido de los cadáveres de medio tamaño, como los de ovejas juveniles. Probablemente, el menor tamaño de los cadáveres facilita que las aves rapaces (Chimangos y caranchos), transporten sus elementos a distancias que no permitieron ser encontrados, reduciendo los valores de abundancia relativa. Además, los cadáveres de ovejas juveniles mostraron una mayor cantidad de

fracturas, principalmente en el cráneo, esto probablemente se deba a la falta de osificación que es tan frecuente en los individuos inmaduros.

No se registraron especímenes de *C. atratus* sobre la carroña, su ausencia se debe a que es una especie cuya densidad demográfica es menor que el resto de las aves carroñeras en el área (Bellati, 2000). A pesar de esto, la abundancia de especies e individuos sobre la carroña fue variable y el rol que jugó cada una de ellas en la dispersión y la modificación ósea es difícil de determinar, ya que las observaciones se realizaron a 150-300 m para evitar intimidar a las aves. Sin embargo, en algunos casos se pudo observar tanto a jotes como a cóndores desplazar los restos algunos metros “caminando”, para consumirlos de forma individual. Del mismo modo, se observó en algunas oportunidades a caranchos levantar vuelo con porciones del esqueleto de la liebre. Esta distinción de transportar los restos “caminando” o volando coincide con observaciones publicadas por otros autores (Montalvo y Tallade 2010, Reeves 2009). A pesar de que no se pudo sistematizar esta distinción, se considera que la interacción entre las distintas especies de aves sobre el cadáver es parte de un contexto natural y un buen modelo para interpretar contextos naturales en el pasado.

Uno de los sesgos que se presentan en los análisis realizados con las ovejas denominadas *postmortem* es que no se puede asegurar que el tiempo de consumo coincida con el tiempo de observación; por otro lado, tampoco se puede asegurar que estos especímenes no fueron consumidos con anterioridad por otro depredador presente en el área como el puma, ya que estos cadáveres se encontraron una vez que se observaba a las aves descender sobre él, de modo que las casusas de muerte, como los daños y alteraciones sufridos por el cadáver no se lograban distinguir en detalle desde la distancia donde se realizaron las observaciones. Sin embargo, las características del área, asociadas a una inmediata actividad de aves carroñeras, como la falta de evidencias sobre los restos óseos de acciones de carnívoros (Martin y Borrero 1999); permiten inferir que si existió otro agente tafonómico, distinto a las aves estudiadas, el grado de alteración sobre los restos óseos fue mínimo.

COMPARACIÓN CON OTRAS AVES CARROÑERAS

Los patrones tafonómicos y de dispersión de cadáveres consumidos por aves carroñeras han sido presentados en algunos trabajos de Norteamérica (Dabbs y Martin, 2013; Reeves, 2009; Spradley et al., 2012). Reeves (2009) realizó un estudio tafonómico analizando cadáveres de *Sus scrofa* (cerdos) y *Capra hircus* (cabras) que fueron consumidos por *C. atratus* y *C. aura*. Sus resultados difieren de los presentados en este estudio en que el tiempo de inicio de consumo fue notablemente mayor, ya que no descendió a comer ningún ave hasta que no transcurrieron 24 horas luego de la depositación del cadáver. A su vez, el tiempo medio de consumo fue de 16 horas y presentaron un caso en que el tiempo de consumo alcanzó las 24 horas. Por otro lado, la desarticulación de los cadáveres inició con las mandíbulas, seguidas del cráneo, escápula y miembros anteriores. En general, los restos óseos recuperados presentaron pocos daños, representados por surcos superficiales en las mandíbulas y en los cráneos.

Dabbs y Martin (2013) realizaron un estudio tafonómico sobre restos de cerdos consumidos por *C. atratus* en diferentes ambientes en un período de un año. Los autores observaron que los efectos tafonómicos varían con la región y el clima. En este caso, los jotes tardaron entre 3 horas y 28 días en arribar al cadáver. Los mismos lo hacían en grupos reducidos (no más de 7 individuos) y presentaban tiempos de consumo más cortos (entre 14 y 40 minutos) y por lo tanto un período de tiempo más largo para alcanzar la completa esqueletización del cadáver (entre 7 días a 2 meses). Por otro lado, no encontraron marcas o modificaciones sobre los restos óseos recuperados.

Spradley et al. (2012) examinaron un cadáver humano consumido por *C. atratus* y *C. aura*. En comparación con este estudio, las aves carroñeras tardaron 37 días en comenzar a consumir el cadáver, pero sólo 5 horas para alcanzar la esqueletización completa. Las aves dispersaron los restos óseos dentro de un área de 83,6 m² desplazándolos desde las áreas más altas a las más bajas. Además los autores observaron que las aves carroñeras volvían al cadáver durante los días siguientes, lo que causó que los restos óseos quedaran tan dispersos.

En el estudio presentado en esta tesis, se encontraron menores distancias de dispersión de los restos óseos. Además, de un menor tiempo en que los cadáveres son localizados, lo que es atribuido al *local enhancement* (Buckley, 1996; Rabenold, 1987), ya que la presencia casi inmediata de *M. chimango* puede servir como atrayente para las otras aves

carroñeras. Otros factores importantes que disminuye el inicio del consumo, son las características del área, la cual se encuentra alejada de construcciones antrópicas, no presenta perturbaciones humanas, y consiste en una región plana rodeada de elevaciones. Estas características tienen una influencia positiva en las actividades de estas aves carroñeras (Lambertucci et al., 2009; Lambertucci et al., 2014; Speziale et al., 2008) También la mayor cantidad de especies de aves carroñeras participantes, como a su importante demografía (Bellati 2000) puede influir en disminuir los tiempos de consumo. A su vez, en el presente estudio se observó una mayor cantidad de modificaciones en los huesos, en comparación con los reportados por los nombrados autores. Frente a esto, se podría inferir que las diferencias encontradas pueden estar causadas por la presencia de *V. gryphus* en el ensamble de aves carroñeras. En este sentido, cabe destacar que el importante tamaño corporal, junto con la morfología del pico, son atributos que le permiten a esta especie abrir las regiones abdominales de los cadáveres, dejando expuestas las vísceras y disponibles para las aves más pequeñas. (Houston, 1988; Wallace y Temple, 1987), las cuales, en ausencia de *V. gryphus*, sólo acceden a ellas introduciendo la cabeza en la boca o en el ano (Dabbs y Martin, 2013). Este hecho, sería el que acelera los tiempos de consumo.

Se sugiere que las modificaciones óseas descriptas sobre los restos no ingeridos de ovejas adultas, juveniles y la liebre, recuperados en áreas abiertas representan un atributo de la acción de aves carroñeras del noroeste patagónico. Los resultados obtenidos en esta tesis, muestran una alta representación de los elementos del esqueleto de cadáveres de animales grandes y una menor representación de esqueletos de cadáveres más pequeños. A su vez, se evidencian pocos daños en los huesos y una ausencia de marcas de corrosión digestiva. De manera similar, estos atributos fueron encontrados en los cadáveres consumidos por el alimoche común o buitre egipcio (*Neophron percnopterus*, Accipitridae) (Sanchis Serra et al. 2014; Lloveras et al. 2014). Esta ave carroñera transporta los restos óseos de mayor tamaño a sus nidos, los cuales pueden estar localizados en cuevas y refugios rocosos y les produce perforaciones con su pico mientras consume los tejidos blandos. De manera que esta ave, al igual que el carancho (Montalvo y Tallade, 2009), produce acumulaciones representadas por huesos con marcas de corrosión digestiva, producto de la regurgitación y huesos con perforaciones sin dichas marcas.

Las aves carroñeras del noroeste patagónico pueden potencialmente contribuir a la formación de sitios arqueológicos, como se ha propuesto con otros agentes tafonómicos (e.g. mamíferos carnívoros y humanos). En este caso, el rápido consumo de los cadáveres deja expuesto los restos óseos a los agentes meteorológicos, acelerando los procesos de meteorización; a su vez la dispersión diferencial de sus elementos óseos, las mandíbulas y los miembros anteriores, fueron los que principalmente se desarticulan; junto con los escasos daños sobre los huesos (descritos previamente); son atributos que permiten inferir la acción de aves carroñeras sobre el cadáver y ayudan a lograr una acertada reconstrucción de la historia tafonómica de los especímenes estudiados.

CAPITULO 7

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES



Jote cabeza colorada. Técnica: acrílicos y retoque digital. Fernando Ballejo

Los capítulos anteriores se desarrollaron en respuesta a los objetivos planteados en el inicio de esta tesis. Cada uno de los mismos presenta una discusión particular, sin embargo, a continuación se expondrá una discusión general que integra la información de todos los capítulos, corroborando a su vez cada una de las hipótesis planteadas.

H1- El consumo de carroña difiere en relación a los distintos tipos de ambientes,

Se espera encontrar diferencias en la selección del tipo de alimento en los ambientes rurales y urbanos.

La disponibilidad de cadáveres depende de diversos factores, tales como enfermedades, incendios, accidentes y hambre, en ambientes naturales estos factores son muy estocásticos (DeVault et al., 2003). Sin embargo, en ambientes antropizados, el alimento puede estar concentrado en determinados lugares como basurales o mataderos y estar compuesto por una diversidad de taxones relacionados al consumo humano (Cortés-Avizanda et al., 2012). El área de estudio se ve afectada por diversos factores antrópicos, no sólo referidos a la presencia *in-situ* del hombre, o sus construcciones y modificaciones ambientales; sino por la incorporación de numerosas especies exóticas que se han naturalizado en el ambiente. Tal es así que estas especies se han vuelto un factor importante en la dieta de *C. atratus* como de otras aves carroñeras del área (Lambertucci et al., 2009b). Los resultados hallados en esta tesis indican que los individuos de *C. atratus* que se encuentran en zonas rurales se alimentan preferentemente de *L. europaeus* y secundariamente de *C. elaphus*. Sin embargo, los individuos que se encuentran en zonas urbanas se alimentan en mayor medida de *B. taurus* y secundariamente *O. aries*. Estos taxones corresponden a especies introducidas que se diferencian en sus fines comerciales: las primeras son utilizadas para la caza deportiva y las segundas para el consumo y peletería, por consiguiente se diferencian en el ambiente donde se pueden encontrar sus cadáveres, ya que si bien, todas coinciden en encontrarse en áreas rurales, el procesamiento de los animales consumidos por los humanos, junto con los desperdicios de los mismos, ocurren preferentemente en áreas antrópicas. La selección de estos taxones se mantiene uniforme durante todo el año, por lo que son un factor clave para su dieta, de modo que cualquier acción aplicada sobre el manejo de especies introducidas y domésticas podría afectar el desarrollo de esta ave carroñera. De este modo se llega a la

misma conclusión obtenida por Lambertucci et al. (2009) para la dieta de *V. gryphus*, donde el 98% de su dieta consiste en especies introducidas. Estos autores alertan sobre las implicancias que tiene el manejo de este tipo de fauna en la biología de esta ave carroñera, ya que las mismas se ven sujetas a fluctuaciones no naturales de su recurso alimenticio. En este sentido, el precio de la carne, el uso de drogas y antibióticos sobre el ganado, como también el uso de cadáveres envenenados destinados a mamíferos carnívoros, tienen un impacto directo en estas aves (Lambertucci et al., 2009b).

H2- El solapamiento de nicho trófico es mayor entre *Coragyps atratus* y *V. gryphus* que entre *C. atratus* y *Cathartes aura*

Se espera encontrar diferencias en la selección de presas con relación al tamaño de las mismas, ya que hay evidencias de que *Cathartes aura* es capaz de localizar ítems presa de menor tamaño, gracias al mejor desarrollo del sentido del olfato

Las tres especies de aves carroñeras obligadas del área de estudio se alimentan de diversos taxones en común. *O. aries* y *L. europaeus* (41,1% y 22,1% de las egagrópilas), seguidos de *B. taurus* y *C. elaphus* (24% y 13% de las egagrópilas) estas especies las que se que comparten en mayor medida. Sin embargo, la frecuencia en que aparecen en sus egagrópilas difiere levemente y *O. aries* es el taxón más consumido por *C. atratus* y *V. gryphus*; y las aves por *C. aura*. Por otro lado, esta especie, a pesar de que ocupa áreas simpátricas con *C. atratus*, incorpora otros taxones que no están presentes en las otras dos carroñeras, tales como teleósteos, reptiles, paseriformes, félidos, zorros y zorrinos. También es notable el número de artrópodos encontrados en las egagrópilas de las aves carroñeras (el 9% de las egagrópilas), las cuales pertenecían en su gran mayoría a *C. atratus*.

C. atratus y *C. aura* son aves oportunistas, que se alimenta de diversos taxones, sus poblaciones forman dormideros en áreas rurales y naturales, como también en áreas antrópicas. Por otro lado, *V. gryphus*, no ocupa este último tipo de áreas y su distribución se ve restringida a áreas naturales, alejadas de asentamientos humanos. En éstas áreas es donde ocurre el mayor solapamiento de nicho trófico con *C. atratus* como se discutió en el

Capítulo IV, lo que puede traer como consecuencia un impacto negativo en las poblaciones de *V. gryphus*.

Todos los organismos presentan un nicho trófico que incluye una serie de adaptaciones conductuales y morfológicas específicas. La selección natural favorece una estrategia en relación directa con el ambiente, lo que determina el grado de sensibilidad a los cambios en ese ambiente: especies especializadas son más susceptibles que las generalistas a la pérdida o disturbio del hábitat, las especies que tienen un repertorio más elástico pueden aprovechar otros recursos. No obstante, aún la adopción de estrategias más elásticas de forrajeo puede no ser suficientes para sobrevivir en ciertos ambientes, debiendo recurrir a la expresión de otras conductas como la migración, hibernación, o el almacenamiento de comida (Gutiérrez, 1998).

C. atratus, es un ave, al igual que *C. corax*, muy tolerante a la presencia humana (Marzluff y Neaherlin, 2006), de la cual puede sacar ventaja alimentándose de los desperdicios generados por las actividades urbanas como quedó evidenciado en el análisis de sus egagrópilas. Como se mencionó anteriormente, en el noroeste patagónico *C. atratus* cohabita con otras especies de la misma familia (*C. aura* y *V. gryphus*) y es considerado una especie que responde positivamente a las transformaciones humanas (Carrete et al., 2009). Si bien los estudios históricos que hacen referencia a su distribución en el pasado son escasos, se cree que en un principio sus poblaciones estaban limitadas a hábitats tropicales, pero que fue avanzando progresivamente hacia el norte y sur del continente (Carrete et al. 2010 y bibliografía allí citada). Esta expansión se vio influenciada gracias al carácter oportunista de la especie y su plasticidad para aprovechar los recursos alimenticios que brindan las actividades humanas. Apoyando esta idea, en el noroeste patagónico se encuentra en mayor número en áreas cercanas a los asentamientos humanos (Barbar et al., 2015) y su número parece estar creciendo (Bellati, 2000; Donazar et al., 1993).

En este sentido, Barbar et al. (2015) realizaron un estudio donde observaron la abundancia de distintas rapaces en relación a estructuras y asentamientos humanos en el noroeste patagónico. Los autores encontraron que la abundancia de *C. atratus* disminuye con la distancia a las ciudades, en este sentido, la variable denominada por ellos “distancia a las ciudades” fue la más significativa para esta especie.

Por otro lado, los jotes cabeza negra, al igual que el ejemplo del cuervo mencionado anteriormente, no son territoriales, sino que forma grandes dormitorios comunales de los cuales obtienen un beneficio, ya que se cree que pueden funcionar como centros de información (Buckley, 1997; Rabenold, 1987; Ward y Zahavi, 1973). Por otro lado, el regreso diario de los carroñeros al dormitorio, induce a una concentración de carroñeros en el espacio, lo que permite que los individuos puedan explotar más eficientemente los cadáveres encontrados por otros individuos por *local enhancement* (Buckley, 1996).

Con esto es posible inferir que los suministros adicionales de alimento que estas aves obtienen de las actividades antrópicas, proveerían una ventaja a las poblaciones de esta especie, contribuyendo a aumentar su fecundidad expresada y por lo tanto su demografía. Si bien esto no ha sido demostrado para las aves carroñeras estudiadas en esta tesis, los suministros alimenticios de origen antrópico como los basurales han afectado positivamente la demografía de otras especies de aves como la cigüeña blanca (*Ciconia ciconia*) (Tortosa et al., 2003), la gaviota cocinera (*L. dominicanus*) (Frixione et al., 2012), entre otras (Oro et al., 2013). Este alimento adicional les brindaría una ventaja competitiva frente a otras especies de aves carroñeras que no utilizan este tipo de recursos. En este sentido, una de las especies que se ve afectada por el creciente número de *C. atratus* es *V. gryphus*, ya que es una especie muy sensible a la presencia del hombre, por lo que sus poblaciones evitan anidar e incluso alimentarse en lugares cercanos a estructuras antrópicas (Speziale et al. 2008; Lambertucci et al. 2009a; Barbar et al. 2015). Por otro lado, en esta tesis se demostró que *V. gryphus* tiene un solapamiento de nicho trófico muy importante con *C. atratus* y es una especie que a pesar de su importante tamaño, es desplazada agonísticamente de los cadáveres por *C. atratus*, cuando éste se presenta en grandes números (Carrete et al., 2010). Del mismo modo, *C. aura* también es desplazado, pero éste puede diversificar su dieta incorporando cadáveres de animales más pequeños (Hiraldo et al., 1991).

Otro aspecto que resulta perjudicial cuando el número de *C. atratus* es muy alto, es su carácter depredador. Se ha observado que esta especie es capaz de depredar sobre animales domésticos y también produce daños en las propiedades, rasgando la tapicería de coches y desgarrando las tejas de los techos con sus picos (Lowney, 1999). Por otro lado, esta especie es portadora de enfermedades infecciosas como la toxoplasmosis, micoplasmosis y

el ántrax (Ocando et al., 1991), que según los estudios realizados por Houston y Cooper (1975) con *Gyps africanus* (buitre africano), las aves carroñeras pueden diseminar patógenos por las secreciones, egagrópilas, heces o ser transportados por las plumas y las patas.

Catalogar a *C. atratus* como un invasor nativo es muy difícil, para ello hay que realizar una serie de estudios que aún no se han llevado a cabo. Por ejemplo, es importante saber cuál es la tasa de crecimiento de la población en áreas rurales y áreas antrópicas. Para ello no sólo bastan los censos de animales adultos, sino que habría que medir el éxito reproductivo, contabilizando los nidos y los pichones que llegan a estado adulto. También es importante conocer sus desplazamientos; marcando y siguiendo animales; o colocándoles transmisores, para corroborar si las aves que se alimentan en los basureros son las mismas que luego se alimentan en áreas rurales (simpátricas con el cóndor). A su vez, es relevante profundizar los conocimientos de su distribución histórica, ya que las evidencias de que esta especie ha llegado de manera relativamente reciente a esta área es muy pobre (Carrete et al., 2010). A pesar de esto existen pruebas, publicadas en esta tesis como en trabajos previos discutidos previamente donde se registran en gran número en zonas antrópicas, lo cual hace que se alimenten de desperdicios producidos por el hombre y provocan daños a las propiedades y desplazan a otras especies del gremio.

H3-El grado de pérdida, fragmentación y corrosión gástrica en los elementos óseos y dentarios digeridos, varía de fuerte a extremo y se espera la existencia de marcas identificables sobre los restos no ingeridos.

Diversos estudios tafonómicos demostraron que las aves carroñeras son agentes activos en la acumulación de restos óseos en sitios arqueológicos y paleontológicos del “viejo mundo” (Robert y Vigne 2002a, 2002b; Marín-Arroyo et al. 2009; Robert y Reumer 2009; Marín-Arroyo y Margalida 2012). Sin embargo no se han encontrado evidencias de la acción de aves carroñeras en la acumulación de restos óseos en sitios americanos, a pesar que las aves carroñeras americanas generan acumulaciones óseas y muchas de ellas están asociadas a asentamientos humanos. En esta tesis se realizó un análisis integral actualístico de representación anatómica, patrones de dispersión y modificación ósea generados por *C.*

atratus en conjunto con otras especies de aves carroñeras del noroeste patagónico, con el fin que se tenga en consideración la posibilidad de que este gremio pueda ser responsable del aporte de restos óseos en los sitios arqueológicos y paleontológicos.

Como nexo entre los dos grandes tópicos de esta tesis: dieta y tafonomía, se puede destacar que la dieta de *C. atratus* tiene una relación directa con las acumulaciones óseas que genera. Tal es así que al analizar su dieta, se puede esperar que acumulen los restos óseos de unas especies y no de otras. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, esta especie consume una amplia gama de taxones que no están representados en los huesos recuperados de las egagrópilas. A su vez, tampoco se encontraron como “restos no digeridos”, los cuales suelen acumularse debajo de los dormideros de otras especies de aves carroñeras (Montalvo et al., 2011). Esta información es importante porque son taxones cuyos restos óseos potencialmente pueden presentarse en las acumulaciones óseas generadas por aves carroñeras.

Durante la desarticulación de los cadáveres, el humano realiza una selección de los elementos que transportará al campamento y cuáles son los que deja en el lugar de matanza (Lyman, 1994). Considerando que una de las causas principales de transporte es la alimentación, es de esperar que traslade aquellos elementos asociados a una mayor cantidad de carne. De esta manera las porciones proximales de los miembros tendrían una mayor probabilidad de ser transportadas en comparación con las porciones distales de los mismos (Lyman, 1994). Sin embargo se ha sugerido que muchos elementos que no presentan valor nutritivo (como los elementos del autopodio), pueden ser trasladados con los anteriores, ya que facilitan el acarreo de las porciones mayores por parte de los humanos (Binford, 1981), por otro lado, pueden ser trasladadas para su posterior uso como herramientas, e incluso quedar asociadas al cuero. En este sentido, Politis et al (2011) pag. 1413 menciona que, “*It is important to mention that, until recent times in Patagonia, during the indigenous practices of guanaco skinning, it was common practice to keep the metapodium and basipodium elements attached to the skin to be able to tie it to the supporting poles of the tents*” (Politis et al., 2011).

Como se evidenció en esta tesis, las aves carroñeras generan depósitos óseos con un importante número de elementos del autopodio de animales de gran tamaño. Estos

elementos en un contexto arqueológico pueden confundir a los investigadores, atribuyendo su presencia a la acción humana, gracias a los factores nombrados anteriormente. Sin embargo, la presencia de elementos con signos de digestión evidencia el traslado de los mismos por un agente diferente al humano.

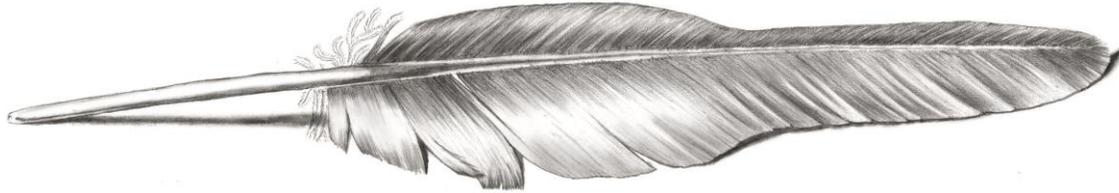
Durante el procesamiento de los cadáveres por parte del humano, la ausencia de ciertos elementos óseos en el lugar de matanza está en relación directa con el uso de los mismos, motivo por el cual, diversos autores han realizado índices de utilidad para cada elemento con diferentes animales. En todos los casos, las costillas, vertebras, pelvis, esternón y elementos del estilopodio son los que presentan valores más altos (Lyman, 1994). En los resultados arribados en esta tesis, se encontró que algunos de estos elementos pueden estar ausentes en los cadáveres examinados, principalmente el estilopodio del miembro anterior, que en la mayoría de los casos fue transportado varios metros del cadáver junto con el resto del miembro. También se documentaron ausencias de costillas, vértebras y de elementos del esternón, pero las mismas se reducen a un número acotado en los cadáveres analizados, esto se debe a que (a diferencia del humano), las aves carroñeras se alimentan del cadáver en el lugar de muerte y el transporte de sus elementos se debe a la ingesta y posterior regurgitación, o por el transporte generado para evitar las interacciones con otras aves carroñeras. Motivo por el cual, la mayoría de los elementos se pueden encontrar a pocos metros, a diferencia de lo que ocurre con la acción humana, cuyo traslado de elementos puede ser por varios kilómetros, hasta el lugar de acampe (Lyman, 1994).

A continuación se brindan dos modelos tafonómicos que pueden asistir a los investigadores con el análisis de los restos óseos:

1. Sitios de cielo abierto. En estos sitios, los investigadores pueden esperar encontrar restos de vertebrados de tamaño grande a mediano, representados por la mayoría de los elementos del esqueleto, dispersos en un radio medio de c.7 m. Los elementos con mayor dispersión son, la mandíbula, la escápula y el miembro anterior articulado. Las modificaciones óseas esperadas incluyen surcos superficiales y profundos; muescas y muy pocas perforaciones en el cráneo, mandíbulas y escápulas.

2. Refugios rocosos o cuevas. En estos sitios, los investigadores pueden encontrar acumulaciones óseas de vertebrados de todos los tamaños, pero representados principalmente por elementos pertenecientes al autopodio (mayormente falanges), aunque también puede haber fragmentos de vértebras y costillas. Todos los elementos presentan signos de una corrosión digestiva fuerte.

BIBLIOGRAFÍA



Pluma de jote cabeza negra. Técnica: grafito. Fernando Ballejo.

- Andrews, P., 1990. Owls, Caves and Fossils: Predation, Preservation and Accumulation of Small Mammal Bones in Caves, with an Analysis of the Pleistocene Cave Faunas From Westbury-Sub-Mendip, Somerset, U.K.
- Andrews, P., Evans, E.M.N., 2009. Small Mammal Bone Accumulations Produced by Mammalian Carnivores. *Paleontol. Soc.* 9, 289-307.
- Arad, Z., Bernstein, M.H., 1988. Temperature regulation in turkey vultures. *The Condor* 90, 913-919.
- Arjo, W.M., Pletscher, D.H., 1999. Behavioral responses of coyotes to wolf recolonization in northwestern Montana. *Can. J. Zool.* 1927, 1919-1927.
- Attard, I.R., Reumer, J.W.F., 2009. Taphonomic reinterpretation of a bone sample of endemic Pleistocene deer from Crete (Greece): osteoporosis versus regurgitation. *Palaeodiversity* 2, 379-385.
- Autian, J., 1973. Toxicity and health threats of phthalate esters: review of the literature. *Environ. Health Perspect.* 4, 3-26. doi:10.1289/ehp.73043
- Avery, M.L., Cummings, J.L., 2004. Livestock depredations by black vultures and golden eagles. *Sheep Goat Res. J.* 19, 58-63.
- Ayesa, J., Barrios, D., Bran, D., López, C., Siffredi, G., Umañan, F., 2002. Relevamiento de los recursos naturales para la planificación del manejo de fauna silvestre establecimiento Collon Cura. Informe Técnico INTA-EEA Bariloche, 30 pp.
- Baigun, C.R.M., Quiros, R., 1985. Introducción de peces expóticos en la república Argentina. Informe Técnico INIDEP N° 2, 90 pp.
- Ballejo, F., De Santis, L.J.M., 2013. Dieta estacional del jote cabeza negra (*Coragyps atratus*) en un área rural y una urbana. *Hornero* 28, 7-14.

- Ballejo, F., Fernández, F.J., de Santis, L.J.M., 2012. Tafonomía de restos óseos provenientes de egagrópilas de *Coragyps atratus* (jote de cabeza negra) en el Noroeste de la Patagonia argentina. *Rev. del Mus. Antropol.* 5, 213-222.
- Ballejo, F., Fernández, F.J., Montalvo, C.I., De Santis, L.J.M., 2015. Taphonomy and dispersion of bones scavenged by New World vultures and caracaras in Northwestern Patagonia: implications for the formation of archaeological sites. *Archaeol. Anthropol.* 8, (2): 305-315 Sci. doi:10.1007/s12520-015-0277-9
- Bang, B.G., 1964. The Nasal Organs of the Black and Turkey Vultures ; A Comparative Study of the Cathartid Species *Coragyps atratus septentrionalis* (with Notes on *Cathartes aura falklandica*, *Pseudogyps bengalensis*, and *Neophron percnopterus*). *J. Morphol.* 115, 153-184.
- Barbar, F., Werenkraut, V., Morales, J.M., Lambertucci, S.A., 2015. Emerging ecosystems change the spatial distribution of top carnivores even in poorly populated areas. *PLoS One* 10 (3), 1-12. doi:10.1371/journal.pone.0118851
- Barton, P.S., Cunningham, S. a, Lindenmayer, D.B., Manning, A.D., 2013. The role of carrion in maintaining biodiversity and ecological processes in terrestrial ecosystems. *Oecologia* 171, 761-72. doi:10.1007/s00442-012-2460-3
- Beauchamp, G., 1999. The evolution of communal roosting in birds: origin and secondary losses. *Behav. Ecol.* 10, 675-687.
- Behrensmeyer, A.K., 1978. Taphonomic and ecologic information on bone weathering. *Paleobiology* 4, 150-162.
- Behrensmeyer, A.K., Kidwell, S.M., 1985. Taphonomy's Contributions to Paleobiology. *Paleontol. Soc.* 11, 105-119.
- Bellati, J., 2000. Comportamiento y abundancia relativa de rapaces de la Patagonia Extrandina Argentina. *Ornitol. Neotrop.* 11, 207-222.
- Benson, P.C., Plug, I., Dobbs, J.C., 2004. An analysis of bones and other materials collected by Cape Vultures at the Kransberg and Blouberg colonies, Limpopo Province, South Africa. *Ostrich* 75, 118-132. doi:10.2989/00306520409485423
- Binford, L.R., 1981. *Bones: ancient men and modern myths.* Academic Press, New York.
- Biondi, L.M., Bó, M.S., Favero, M., 2005. Dieta del Chimango (*Milvago chimango*) durante el periodo reproductivo en el sudeste de la provincia de Buenos Aires. *Ornitol. Neotrop.* 15, 31-42.
- Blanco, G., Hornero-Méndez, D., Lambertucci, S.A., Bautista, L.M., Wiemeyer, G., Sanchez-Zapata, J.A., Garrido-Fernández, J., Hiraldo, F., Donázar, J.A., 2013. Need and Seek for Dietary Micronutrients: Endogenous Regulation, External Signalling and Food Sources of Carotenoids in New World Vultures. *PLoS One* 8 (6). doi:10.1371/journal.pone.0065562

- Blázquez, M., Sánchez-Zapata, J. a., Botella, F., Carrete, M., Eguía, S., 2009. Spatio-temporal segregation of facultative avian scavengers at ungulate carcasses. *Acta Oecologica* 35, 645-650. doi:10.1016/j.actao.2009.06.002
- Blázquez, M.C., Delibes-Mateos, M., Vargas, J.M., Granados, A., Delgado, A., Delibes, M., 2016. Stable isotope evidence for Turkey Vulture reliance on food subsidies from the sea. *Ecol. Indic.* 63, 332-336. doi:10.1016/j.ecolind.2015.12.015
- Bó, M.S., Baladrón, A. V, Biondi, L.M., 2007. Ecología trófica de Falconiformes y Stringiformes: tiempo de síntesis. *Hornero* 22, 97-115.
- Bochenski, Z.M., Tomek, T., 1997. Preservation of birds bones: erosion versus digestion by owls. *Int. J. Osteoarchaeol.* 7, 372-387.
- Bochensky, Z.M., Huhtala, K., Sulkaba, S., Tornberg, R., 1999. Fragmentation and preservation of birds bones in food remains of the golden eagle *Aguila chrysaetos*. *Archaeofauna* 8, 31-39.
- Bochensky, Z.M., Korovin, V.A., Nekrasov, A.E., Tomek, T., 1997. Fragmentation of birds bones in food remains of imperial eagles (*Aguila heliaca*). *Int. J. Osteoarchaeol.* 7, 165-171.
- Bonino, N.A., 2006. Estado actual del conocimiento sobre la Liebre Europea y el Conejo Europeo introducidos en la Argentina. Comunicación Técnica N° 61. INTA. Bariloche 29 pp.
- Borrero, L.A., Martin, F.M., Vargas, J., 2005. Tafonomía de la interacción entre pumas y guanacos en el parque nacional Torres del Painé, Chile. *Magallania (Punta Arenas)*. 33, 95-114. doi:10.4067/S0718-22442005000100007
- Broughton, J.M., Cannon, V.I., Arnould, S., Bogiatto, R.J., Dalton, K., 2006. The taphonomy of owl-deposited fish remains and the origin of the Homestead Cave ichthyofauna. *J. Taphon.* 4, 69-95.
- Buckley, N.J., 1997. Experimental tests of the information-center hypothesis with black vultures (*Coragyps atratus*) and turkey vultures (*Cathartes aura*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41, 267-279. doi:10.1007/s002650050388
- Buckley, N.J., 1996. Food finding and the influence of information, local enhancement, and communal roosting on foraging success of North American vultures. *The Auk* 113, 473-488.
- Butterfield, J., Coulson, J.C., Kearsey, S.V., Monaghan, P., McCoy, J.H., and Spain, G.E., 1983. The herring gull *Larus argentatus* as a carrier of salmonella. *Epidemiol. Infect.* 91, 429-436.
- Cabrera, A.L., 1976. Regiones fitogeográficas argentinas, en: *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*. ACME, Buenos Aires, p. 85.
- Cabrera, A.L., Willink, A., 1973. *Biogeografía de América Latina*. The General Secretariat

of the Organization of American States, Washington.

- Cáceres, I., Estaban Nadal, M., Bennásar, L., Fernández Jalvo, Y., 2009. Disarticulation and Dispersal Processes of Cervid Carcass at the Bosque de Riofrío (Segovia, Spain). *J. Taphon.* 7, 133–145.
- Campbell, M.O.N., 2014a. Fascinating Example for Convergent Evolution : Endangered Vultures. *J. Biodivers. Endanger. Species* 2, 2-4. doi:10.4172/2332-2543.1000132
- Campbell, M.O.N., 2014b. The impact of urbanization and agricultural development on vultures in El Salvador. *Vulture News* 66, 16-28.
- Carey, M.P., Sanderson, B.L., Barnas, K. a, Olden, J.D., 2012. Native invaders – challenges for science, management, policy, and society. *Front. Ecol. Environ.* 10, 373-381. doi:10.1890/110060
- Carrete, M., Lambertucci, S.A., Speziale, K., Ceballos, O., Travaini, A., Delibes, M., Hiraldo, F., Donázar, J. a., 2010. Winners and losers in human-made habitats: interspecific competition outcomes in two Neotropical vultures. *Anim. Conserv.* 13, 390-398. doi:10.1111/j.1469-1795.2010.00352.x
- Carrete, M., Tella, J.L., Blanco, G., Bertellotti, M., 2009. Effects of habitat degradation on the abundance, richness and diversity of raptors across Neotropical biomes. *Biol. Conserv.* 142, 2002-2011. doi:10.1016/j.biocon.2009.02.012
- Carvalho, L.R., Farias, L.M., Nicoli, J.R., Clara, M., Silva, F., César, P., Ferreira, P., Elizabeth, M., Margutti, B., 2003. Dominant culturable bacterial microbiota in the digestive tract of the American Black Vulture (*Coragyps atratus*, Bechstein 1793) and search for antagonistic substances. *Brazilian J. Microbiol.* 34, 218-224.
- Chamberlain, C.P., Waldbauer, J.R., Fox-Dobbs, K., Newsome, S.D., Koch, P.L., Smith, D.R., Church, M.E., Chamberlain, S.D., Sorenson, K.J., Risebrough, R., 2005. Pleistocene to recent dietary shifts in California condors. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 102, 16707-16711. doi:10.1073/pnas.0508529102
- Chehébar, C., Martín, S., 1989. Guía para el reconocimiento microscópico de los pelos de los mamíferos de la Patagonia. *Acta Vertebr.* 16 (2), 247-291.
- Christie, M.I., 1984. Informe preliminar del relevamiento de fauna de los Parques Nacionales Lanín y Nahuel Huapi. Volumen III: Mamíferos. Administración de Parques Nacionales, Bariloche, 71 p.
- Coleman, J.S., Fraser, J.D., 1987. Food Habits of Black and Turkey Vultures in Pennsylvania and Maryland. *J. Wildl. Manage.* 51, 733-739.
- Coleman, J.S., Fraser, J.D., 1989. Habitat Use and Home Ranges of Black and Turkey Vultures. *J. Wildl. Manage.* 53 (3), 782-792.
- Coleman, J.S., Fraser, J.D., Pringle, C. a, 1985. Salt-eating by Black and Turkey Vultures. *The Condor* 87, 291-292.

- Coleman, J.S., Fraser, J.D., Scanlon, P.F., 1988. Hematocrit and protein concentration of Black Vulture and Turkey Vulture blood. *The Condor* 90, 937-938.
- Cortés-Avizanda, A., Carrete, M., Donázar, J.A., 2010. Managing supplementary feeding for avian scavengers: Guidelines for optimal design using ecological criteria. *Biol. Conserv.* 143, 1707-1715. doi:10.1016/j.biocon.2010.04.016
- Cortés-Avizanda, A., Jovani, R., Carrete, M., Donázar, J.A., 2012. Resource unpredictability promotes species diversity and coexistence in an avian scavenger guild: A field experiment. *Ecology* 93, 2570-2579. doi:10.1890/12-0221.1
- Cortés-Avizanda, A., Selva, N., Carrete, M., Donázar, J. a., 2009. Effects of carrion resources on herbivore spatial distribution are mediated by facultative scavengers. *Basic Appl. Ecol.* 10, 265-272. doi:10.1016/j.baae.2008.03.009
- Courty, M.A., Goldberg, P., Macphail, R., 1989. *Soil and micromorphology in archaeology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Crivelli-Montero, A.E., Pardiñas, U.F.J., Fernández, M.M., Bogazzi, M., Chauvin, A., Fernández, M. V, Lezcano, M.J., 1996. La Cueva Epullán Grande (Provincia del Neuquén, Argentina) Informe de avance. *Prehistoria* 2, 185-240.
- Cuesta, M.R., 2000. *Memorias de la Primera Reunión Internacional de Especialistas en Cóndor Andino (Vultur gryphus)*. WWF y Fund. Bioandina.
- Dabbs, G.R., Martin, D.C., 2013. Geographic variation in the taphonomic effect of vulture scavenging: the case for Southern Illinois. *J. Forensic Sci.* 58, 20-25. doi:10.1111/1556-4029.12025
- Day, M.G., 1966. Identification of hair and feather remains in the gut and faeces of stoats and weasels. *J. Zool.* 146, 201-217.
- De Marinis, A.M., Asprea, A., 2006. Hair identification key of wild and domestic ungulates from southern Europe. *Wildlife Biol.* 12, 305-320. doi:10.2981/0909-6396(2006)12[305:HIKOWA]2.0.CO;2
- Houston D.C. 1994. Family Cathartidae. En del Hoyo J., A. Elliott & J. Sargatal (eds.). *Handbook of the Birds of the World*. Vol. 2, pp. 24-41. Lynx Editions, Barcelona.
- DeVault, T.L., Brisbin, I.L., Rhodes, O.E., 2004. Factors influencing the acquisition of rodent carrion by vertebrate scavengers and decomposers. *Can. J. Zool.* 509, 502-509. doi:10.1139/Z04-022
- DeVault, T.L., Reinhart, B.D., Brisbin, I.L., Rhodes, O.E., 2004. Home ranges of sympatric black and turkey vultures in South Carolina. *The Condor* 106, 706-711.
- DeVault, T.L., Rhodes, O.E., Shivik, J.A., 2003. Scavenging by vertebrates : and evolutionary on an important perspectives in terrestrial transfer energy pathway ecosystems. *Oikos* 102, 225-234.
- Donázar, J. a., Cortés-Avizanda, A., Carrete, M., 2010. Dietary shifts in two vultures after

- the demise of supplementary feeding stations: consequences of the EU sanitary legislation. *Eur. J. Wildl. Res.* 56, 613-621. doi:10.1007/s10344-009-0358-0
- Donazar, J.A., Ceballos, O., Travaini, A., Hiraldo, F., 1993. Roadside raptor surveys in the Argentinean Patagonia. *J. Raptor Res.* 27, 106-110.
- Dove, C.J., Peurach, S.C., 2002. Microscopic Analysis of Feather and Hair Fragments Associated With Human Mummified Remains From Kagamil Island , Alaska. *Smithsonian* 20, 51-62.
- Duke, G.E., Jegers, A.A., Loff, G., Evanson, O.A., 1975. Gastric digestion in some raptors. *Comp. Biochem. Physiol. A. Comp. Physiol.* 50, 649-656. doi:10.1016/0300-9629(75)90121-8
- Easdale, M., Madariaga, M.C., 2009. Zonas Agroeconómicas Homogéneas Patagonia Norte Neuquén y Río Negro. INTA, Bariloche.
- Efremov, I.A., 1940. Taphonomy, a New Branch of Paleontology. *Pan-American Geologist* 74, 81-93..
- Emslie, S.D., 1988. The fossil history and phylogenetic relationships of condors (Ciconiiformes: Vulturidae) in the New World. *J. Vertebr. Paleontol.* doi:10.1080/02724634.1988.10011699
- Ericson, P.G.P., Anderson, C.L., Britton, T., Elzanowski, A., Johansson, U.S., Källersjö, M., Ohlson, J.I., Parsons, T.J., Zuccon, D., Mayr, G., 2006. Diversification of Neoaves: integration of molecular sequence data and fossils. *Biol. Lett.* 2, 543-7. doi:10.1098/rsbl.2006.0523.
- Errington, L. 1930. The pellet analysis method of raptor habits study. *The Condor* 32, 292-296.
- Ferguson-Lee, J., Christie, D.A., 2001. *Raptors of the World*. Christopher Helm, London.
- Fernández, F.J., 2011. Small mammal remains recovered from two archaeological sites in the middleand lower Rio Negro valley (Late Holocene, Argentina). *Quat. Int.* 245, 136-147.
- Fernández, G., Rossi, S., 1998. Medular type and cuticular scale patterns of hairs of rodents and small marsupials from the Monte scrubland (San Luis province, Argentina). *Mastozool. Neotrop.* 5, 109-116.
- Fernández, J.F., Ballejo, F., Moreira, G.J., Tonni, E.P., De Santis, L.J.M., 2011. Roedores cricétidos de la Provincia de Mendoza. *Sociedad Argentina de Antropología y Universitas*, Córdoba.
- Fernández Jalvo, Y., Andrews, P., 1992. Small Mammal Taphonomy of Gran Dolina. *J. Archaeol. Sci.* 19, 407-428.
- Fernández Jalvo, Y., Sánchez Chillón, B., Andrews, P., Fernández López, S., Martínez

- Alcalá, L., 2002. Morphological taphonomic transformations of fossil bones in continental environments, and repercussions on their chemical composition. *Archaeometry* 3, 353-361.
- Fernandez López, R.S., 2000. Temas de Tafonomía. Departamento de Paleontología, Universidad Complutense de Madrid, Madrid.
- Fernández-Jalvo, Y., Andrews, P., 2003. Experimental effects of water abrasion on bone fragments. *J. Taphon.* 1, 147-163.
- Frelik, L.F., 2007. The hind limb skeleton and cursorial adaptations of the Plio – Pleistocene rabbit *Hypolagus beremendensis*. *Acta Palaeontol. Pol.* 52, 447-476.
- Fritzsche McKay A. y Hoye, B. J. 2016. Are Migratory Animals Superspreaders of Infection?. *Interative and Comparative Biology.* 56 (2), 260-267.
- Frixione, M.G., Casaux, R., Villanueva, C., and Alarcón, P.A. (2012). A recently established Kelp Gull colony in a freshwater environment supported by an inland refuse dump in Patagonia. *Emu* 112, 174–178.
- Gavuzzo, A.B., P, G., Bernardos, J., Pedrana, J., De Lamo, D., Von Thungen, J., 2015. Distribución y densidad de guanacos (*Lama guanicoe*) en la Patagonia. Informe relevamiento 2014- 2015. INTA. Bariloche 37 pp.
- Giacosa, R.E., Afonso, J.C., Nemesio Heredia, C., Paredes, J., 2005. Tertiary tectonics of the sub-Andean region of the North Patagonian Andes, southern central Andes of Argentina. *J. South Am. Earth Sci.* 20, 157-170. doi:10.1016/j.jsames.2005.05.013
- Giacosa, R.E., Marquez, M.J., 1999. Jurásico y Cretácico de la Cordillera Patagónica septentrional y Precordillera Patagónica., en: Caminos, R. (Ed.), *Geología argentina*. SEGEMAR, Buenos Aires, pp. 444-459.
- Gifford-Gonzalez, D., 2007. Thoughts on a method for zooarchaeological study of quotidian life. *Treballs d'Arqueologia* 13, 5-27.
- Gifford-Gonzalez, D., 1991. Bones are not enough: Knowledge, and interpretative strategies in Zooarchaeology. *J. Anthr. Archaeol.* 19, 215-254.
- Goldstein, M.I., Hibbits, T.J., 2004. Summer roadside raptor surveys in the Western Pampas of Argenina. *J. Raptor* 38, 152-157.
- Gómez, G.N. 2007. Predators categorization based on taphonomic analysis of micromammal bones: a comparison to proposed models. En M.A. Gutierrez, G. Barrientos, G. Mengoni Goñalons, L. Miotti y M. Salemme (Eds.), *Taphonomy and Zooarchaeology in Argentina*. BAR International Series, Oxford, 89-103
- Gómez, G.N., 2000. Análisis tafonómico y paleoecológico de los micro y mesomamíferos del sitio arqueológicos Arroyo Seco 2 (Buenos Aires, Argentina) y su comparación con la fauna actual. Facultad de Ciencias Biológicas. Universidad Complutense de Madrid, Madrid.

- Gómez, G.N., Kaufmann, C.A., 2007. Taphonomic Analysis of *Pseudalopex griseus* (Gray, 1837) Scat Assemblages and their Archaeological Implications. *J. Taphon.* 5, 59-70.
- Goodrich, L.J. and J.P. Smith. 2008. Raptor Migration in North America. En K.L. Bildstein, J.P. Smith, E. Ruelas I., and R.R. Veit (Eds). *State of North Americas Birds of Prey*. Nuttall Ornithological Club and American Ornithologists. Union Series in Ornithology No. 3. Cambridge, Massachusetts, and Washington, D.C Gould, S.J., 1965. Is Uniformitarianism necessary? *Am. J. Sci.* 263, 223-228.
- Grayson, D.K., 1984. *Quantitativa Zooarchaeology: topics in the analysis of archaeological fauna*. Academic Press, Orlando.
- Grzimek's, B., 2002. Birds, en: Jackson, I., Bock, J.A., Olendorf, W.J. (Eds.), *Animal life encyclopedia*. Gale Group, United state.
- Gutiérrez, G., 1998. Estrategias de forrajeo, en: Ardila, R., López, W., Pérez, A.M., Quiñones, R., Reyes, F. (Eds.), *Manual de Análisis Experimental del Comportamiento*. Librería Nueva, Madrid, pp. 359-381.
- Hackett, S. J., Kimball, R.T., Reddy, S., Bowie, R.C.K., Braun, E.L., et al., 2008. A phylogenomic study of birds reveals their evolutionary history. *Science* 320, 1763–1768.
- Hairston, Jr., N.G., Hairston, Sr., N.G., 1993. Cause-Effect Relationships in Energy Flow, Trophic Structure, and Interspecific Interactions. *Am. Nat.* doi:10.1086/285546
- Hajduk, A., Albornoz, A., Lezcano, M.J., 2004. El «Mylodon» en el patio de atrás. Informe preliminar sobre los trabajos en el sitio El trébol, Ejido urbano de San Carlos de Bariloche, provincia de Río Negro, en: Civalero, T.M., Fernández, M.P., Guráieb, G.A. (Eds.), *Contra viento y marea*. Sociedad Argentina de Antropología, Buenos Aires, pp. 715-731.
- Hausman, L.A., 1930. Recent studies of hair structure relationships. *Sci. Mon.* 30, 258-277.
- Hernández, L., Rodríguez, R., Hiraldo, F., Delibes, M., 1987. Caracterización del sistema de vertebrados necrófagos en la reserva de la biósfera de la Michilia, Dgo. (México). *Acta Zool. Mex.* 22, 17-32.
- Hertel, F., 1994. Diversity in Body Size and Feeding Morphology within Past and Present Vulture Assemblages. *Ecology* 75, 1074-1084.
- Hill, A.P., 1979. Disarticulation and Scattering of Mammal Skeletons. *Paleobiology* 5, 261-274.
- Hiraldo, F., Delibes, M., Bustamante, J., Estrella, R.R., 1991. Overlap in the diets of diurnal raptors breeding at the Michilia Biosphere Reserve, Durango, Mexico. *J. Raptor Res.* 25 (2), 25-29.
- Hiraldo, F., Delibes, M., Donazar, J.A., 1991. Comparison of Diets of Turkey Vultures in Three Regions of Northern Mexico. *J. F. Ornithol.* 62 (3), 319–324.
- Hockett, B.S., 1995. Comparison of leporid bones in raptor pellets, raptor nests, and

- archaeological sites in the Great Basin. *North Am. Archaeol.* 16, 223-238.
- Hoffman, R., 1988. The Contribution of Raptorial Birds to Patterning in Small Mammal Assemblages. *Paleobiology* 14 (1), 81-90.
- Hopkins, C.E., Hamm, T.E., Leppart, G.L., 1970. Atlas of Goat anatomy. Part 1:Osteology. Edgewood arsenal Tech. Rep. Maryland.
- Houston, D.C., 1988. Competition for food between Neotropical vultures in forest. *Ibis*. 130, 402-417.
- Houston, D.C., 1985. Evolutionary ecology of Afrotropical and Neotropical vultures in forests. *Am. Ornithol. Union Monogr.* 36, 856-864.
- Houston, D.C., Cooper, J.E., 1975. The digestive tract of the whiteback griffon vulture and its role in disease transmission among wild ungulates. *J. Wildl. Dis.* 11 (3), 306-313.
- Iglesias, A.C., 2009. Tafonomía de pequeños vertebrados depredados por *Buteo polyosoma* (Aves, Falconiformes). Tesis. Universidad Nacional de La Pampa.
- Iñigo Elías, E.E., 1987. Feeding habits and ingestion of synthetic products in a black vulture population from Chiapas, Mexico. *Acta Zool. Mex.* 22, 1-15.
- Jiménez, J., Jaksic, F., 1990. Historia natural del águila *Geranoaetus melanoleucus*: una revisión. *El hornero* 013 (2), 97-110.
- Jobbágy, E.G., Paruelo, J.M., León, R.J.M. 1995. Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral.* 5(1), 47-53.
- Kane, A., Jackson, A. L., Monadjem, A., Colomer, M. A., Margalida, A. 2015. Carrion ecology modelling for vulture conservation: Are vulture restaurants needed to sustain the densest breeding population of the African white-backed vulture?. *Animal Conservation* 18 (3), 279-286.
- Kelly, N.E., Sparks, D.W., DeVault, T.L., Rhodes, O.E., 2007. Diet of Black and Turkey Vultures in a Forested Landscape. *Wilson J. Ornithol.* 119, 267-270. doi:10.1676/05-095.1
- Kendall, C.J., 2014. The early bird gets the carcass: Temporal segregation and its effects on foraging success in avian scavengers. *The Auk* 131, 12-19. doi:10.1642/AUK-13-201.1
- Kendall, C.O.K., Virani, M.Z., Kirui, P., Thomsett, S., Githiru, M., 2012. Mechanisms of Coexistence in Vultures: Understanding the Patterns of Vulture Abundance at Carcasses in Masai Mara National Reserve, Kenya. *The Condor* 114, 523-531. doi:10.1525/cond.2012.100196
- Krebs, C.J., 1989. *Ecological methodology*. University of British Columbia, Harper y Row Publishers, New York.

- Kristan, W.B., Boarman, W.I., 2007. Effects of anthropogenic developments on common Raven nesting biology in the west Mojave Desert. *Ecol. Appl.* 17 (6), 1703-1713. doi:10.1890/06-1114.1
- Kruuk, H., 1967. Competition for food between vultures in East Africa. *Ardea* 55, 171-193.
- La Sala, L.F., Petracci, P.F., Randazzo, V., and Fernández-Miyakawa, M.E., 2013. Enteric bacteria in Olrog's Gull (*Larus atlanticus*) and Kelp Gull (*Larus dominicanus*) from the Bahía Blanca Estuary, Argentina. *El Hornero* 28, 59–64.
- Lambertucci, S. A., Alarcón, P., Hiraldo, F., Sanchez-Zapata, J.A., Blanco, G., Donázar, J.A. 2014. Apex scavenger movements call for transboundary conservation policies. *Biol. Conserv.* 170:145–150.
- Lambertucci, S., Morales, J.M., Wiemeyer, G., Riva, M. De, Donázar, J., Hiraldo, F., 2013. Tras los pasos del cóndor andino. *Difundiendo saberes* 10 (16), 2-10.
- Lambertucci, S.A., 2010. Size and spatio-temporal variations of the Andean condor *Vultur gryphus* population in north-west Patagonia, Argentina: communal roosts and conservation. *Oryx*. doi:10.1017/S0030605310000451
- Lambertucci, S.A., 2007. Biología y conservación del Cóndor Andino. *Hornero* 22 (2), 149-158.
- Lambertucci, S.A., Donazar, J.A., Huertas, A.D., Jiménez, B., Sáez, M., Sanchez-Zapata, J.A., Hiraldo, F., 2011. Widening the problem of lead poisoning to a South-American top scavenger: Lead concentrations in feathers of wild Andean condors. *Biol. Conserv.* 144 (5), 1464-1471. doi:10.1016/j.biocon.2011.01.015
- Lambertucci, S.A., Luis Jácome, N., Trejo, A., 2008. Use of communal roosts by Andean Condors in northwest Patagonia, Argentina. *J. F. Ornithol.* 79 (5), 138-146. doi:10.1111/j.1557-9263.2008.00155.x
- Lambertucci, S.A., Ruggiero, A., 2013. Cliffs used as communal roosts by Andean condors protect the birds from weather and predators. *PLoS One* 8 (6), e67304. doi:10.1371/journal.pone.0067304
- Lambertucci, S.A., Speziale, K.L., Rogers, T.E., Morales, J.M., 2009a. How do roads affect the habitat use of an assemblage of scavenging raptors? *Biodivers. Conserv.* 18 (8), 2063-2074. doi:10.1007/s10531-008-9573-3
- Lambertucci, S.A., Trejo, A., Di Martino, S., Sánchez-Zapata, J.A., Donázar, J.A., Hiraldo, F., 2009b. Spatial and temporal patterns in the diet of the Andean condor: ecological replacement of native fauna by exotic species. *Anim. Conserv.* 12 (4), 338-345. doi:10.1111/j.1469-1795.2009.00258.x
- Larochelle, J., Delson, J., Schmidt-Nielsen, K., 1982. Temperature regulation in the Black Vulture. *Can. J. Zool.* 60, 491-494. doi:10.1139/z82-073
- Laudet, F., Selva, N., 2005. Ravens as small mammal bone accumulators: First taphonomic

- study on mammal remains in raven pellets. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 226, 272-286. doi:10.1016/j.palaeo.2005.05.015
- Lavoie, E.T., Grasman, K. a, 2005. Isolation, cryopreservation, and mitogenesis of peripheral blood lymphocytes from chickens (*Gallus domesticus*) and wild herring gulls (*Larus argentatus*). *Arch. Environ. Contam. Toxicol.* 48, 552-8. doi:10.1007/s00244-004-0128-7.
- Leon, R.J.C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J.M., Soriano, A., 1998. Grandes unidades de vegetación de la Patagonia extra andina. *Ecol. Austral* 8 (2), 125-144.
- Levau, L.M. y Levau C.M. 2004. Comunidades de aves en un gradiente urbano. *Hornero* 19(1), 13-21.
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2008. Taphonomic study of leporid remains accumulated by the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Geobios* 41, 91-100. doi:10.1016/j.geobios.2006.11.009
- Lloveras, L., Moreno-García, M., Nadal, J., 2011. Feeding the foxes: An experimental study to assess their taphonomic signature on leporid remains. *Int. J. Osteoarchaeol.* doi:10.1002/oa.1280.
- Lloveras, L., Nadal, J., Moreno-García, M., Thomas, R., Anglada, J., Baucells, J., Martorell, C., Vilasís, D., 2014. The role of the Egyptian Vulture (*Neophron percnopterus*) as a bone accumulator in cliff rock shelters: an analysis of modern bone nest assemblages from North-eastern Iberia. *J. Archaeol. Sci.* 44, 76-90. doi:10.1016/j.jas.2014.01.018
- Lowney, M.S., 1999. Damage by Black and Turkey Vultures in Virginia. *Wildl. Soc. Bull.* 27, 715-719.
- Lyman, R.L., 1994. *Vertebrate Taphonomy*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Mack, R.N., Simberloff, C.D., Lonsdale, M.W., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F., 2000. Invasiones Biológicas: Causas, Epidemiología, Consecuencias Globales y Control. *Tópicos en Ecol.* 5, 1-19.
- Mahmood, M.T., McLenachan, P. a, Gibb, G.C., Penny, D., 2014. Phylogenetic position of avian nocturnal and diurnal raptors. *Genome Biol. Evol.* 6, 326-32. doi:10.1093/gbe/evu016
- Mansilla, J., Bosch, P., Menéndez, M.T., Pijoan, C., Flores, C., López, M.C., Skywalker, L., Leboireiro, I., 2011. Archaeological and contemporary human hair composition and morphology. *Chungara, Rev. Antropol. Chil.* 43, 293-302.
- Marzluff J.M., Bowman R. y Donnelly. R., 2001. A historical perspective on urban bird research: trends, terms, and approaches. en: Marzluff J.M., Bowman R. y Donnelly. R. (eds). *Avian ecology and conservation in an urbanizing world*. Kluwer Academic, Norwell Pp. 1-17.

- Margalida, A., Colomer, M.À., 2012. Modelling the effects of sanitary policies on European vulture conservation. *Sci. Rep.* 2, 1-7. doi:10.1038/srep00753
- Margalida, A., Mañosa, S., Bertran, J., García, D., 2007. Biases in Studying the Diet of the Bearded Vulture. *J. Wildl. Manage.* 71, 1621-1625. doi:10.2193/2006-049
- Margalida, A., Margalida, A., Bertran, J., Bertran, J., Boudet, J., Boudet, J., 2005. Assessing the Diet of Nestling Bearded Vultures: A Comparison between Direct Observation Methods/Dieta de los pollos de *Gypaetus barbatus*: comparación entre métodos de observación directa. *J. F. Ornithol.* 76 (1), 40–45.
- Margalida, A., Sánchez-Zapata, J.A., Eguía, S., Marín Arroyo, A.B., Hernández, F.J., Bautista, J., 2009. Assessing the diet of breeding bearded vultures (*Gypaetus barbatus*) in mid-20th century in Spain: a comparison to recent data and implications for conservation. *Eur. J. Wildl. Res.* 55, 443-447. doi:10.1007/s10344-009-0269-0
- Marín Arroyo, a. B., Margalida, A., 2012. Distinguishing Bearded Vulture Activities within Archaeological Contexts: Identification Guidelines. *Int. J. Osteoarchaeol.* 22, 563-576. doi:10.1002/oa.1279
- Marín Arroyo, A.B., Fosse, P., Vigne, J.-D., 2009. Probable evidences of bone accumulation by Pleistocene bearded vulture at the archaeological site of El Mirón Cave (Spain). *J. Archaeol. Sci.* 36, 284-296. doi:10.1016/j.jas.2008.09.007
- Martín, F.M., Borrero, L.A., 1997. A Puma Lair in Southern Patagonia: Implications for the Archaeological Record. *Curr. Anthropol.* 38, 451-466.
- Marzluff, J.M., Neatherlin, E., 2006. Corvid response to human settlements and campgrounds: Causes, consequences, and challenges for conservation. *Biol. Conserv.* 130, 301-314. doi:10.1016/j.biocon.2005.12.026
- Massoia, E., 1982. Restos de mamíferos recolectados en el paraje Paso de los Molles, Pilcaniyeu, Río Negro. *Rev. Investig. Agropecu. INTA* 7, 39-53.
- Matejczyk, M., Plaza, G.A., Nalęcz Jawecki, G., Ulfig, K., and Markowska Szczupak, A. 2011. Estimation of the environmental risk posed by landfills using chemical, microbiological and ecotoxicological testing of leachates. *Chemosphere* 82, 1017–1023.
- Mayer, W. V., 1952. The hair of California mammals with keys to the dorsal guard hairs of California mammals. *Am. Midl. Nat.* 48, 480-490.
- Menégaz, A., 1996. Análisis del material faunístico precedente del sitio Piedra del Águila II (Neuquén, Argentina). *Prehistoria* 2, 147-171.
- Mengoni Goñalons, G.L., 2010. Zooarqueología en la práctica: algunos temas metodológicos. *Xama* 19, 83-113.
- Mondini, M., 1995. Artiodactyl prey transport by foxes in Puna rock shelters. *Curr. Anthropol.* 36, 520-525.

- Mondini, M., Muñoz, a. S., 2008. Pumas as taphonomic agents: A comparative analysis of actualistic studies in the Neotropics. *Quat. Int.* 180, 52-62.
doi:10.1016/j.quaint.2007.08.013
- Monsarrat, S., Benhamou, S., Sarrazin, F., Bessa-Gomes, C., Bouten, W., Duriez, O., 2013. How Predictability of Feeding Patches Affects Home Range and Foraging Habitat Selection in Avian Social Scavengers? *PLoS One* 8, 1-11.
doi:10.1371/journal.pone.0053077
- Monserrat, A.L., Funes, M.C., Novaro, A.J., 2005. Dietary response of three raptor species to an introduced prey in Patagonia. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 78, 425-439.
doi:10.4067/S0716-078X2005000300006
- Montalvo, C.I., Bisceglia, S., Kin, M.S., Sosa, R. a., 2012. Taphonomic analysis of rodent bone accumulations produced by Geoffroy's cat (*Leopardus geoffroyi*, Carnivora, Felidae) in Central Argentina. *J. Archaeol. Sci.* 39, 1933-1941.
doi:10.1016/j.jas.2012.02.024
- Montalvo, C.I., Fernández, F.J., Galmes, M.A., Santillán, M.A., Cereghetti, J., 2015. Crowned solitary eagle (*Buteogallus coronatus*) as accumulator of armadillo osteoderms in the archaeological record? An actualistic taphonomic study for central Argentina. *Quat. Int.* 391, 90-100. doi:10.1016/j.quaint.2015.08.017
- Montalvo, C.I., Fernández, F.J., Liébana, M.S., Santillán, M., Sarasola, J.H., 2014. Taphonomic analysis of rodent bone accumulations produced by the White-tailed Kite (*Elanus leucurus*, Accipitriformes) in Central Argentina. *J. Archaeol. Sci.* 52, 354-362. doi:10.1016/j.jas.2014.09.003
- Montalvo, C.I., Pessino, M.E.M., Bagatto, F.C., 2008. Taphonomy of the bones of rodents consumed by Andean hog-nosed skunks (*Conepatus chinga*, Carnivora, Mephitidae) in central Argentina. *J. Archaeol. Sci.* 35, 1481-1488. doi:10.1016/j.jas.2007.10.011
- Montalvo, C.I., Pessino, M.E.M., González, V.H., 2007. Taphonomic analysis of mammals remains eaten by pumas (*Puma concolor*, Carnivora, Felidae) in Central Argentina. *J. Archaeol. Sci.* 34, 2151-2160.
- Montalvo, C.I., Tallade, P.O., 2009. Taphonomy of the Accumulations Produced by *Caracara plancus* (Falconidae). Analysis of Prey Remains and Pellets. *J. Taphon.* 7, 235-248.
- Montalvo, C.I., Tallade, P.O., Fernández, F.J., Moreira, G.J., Rafuse, D.J., De Santis, L.J.M., 2011. Bone damage patterns found in the avian prey remains of crested caracara *Caracara plancus* (Aves, Falconiformes). *J. Archaeol. Sci.* 38, 3541-3548. doi:10.1016/j.jas.2011.08.021
- Montalvo, C.I., Tejerina, O., 2010. Análisis tafonómico de los huesos de anfibios y roedores depredados por *Athene cunicularia* (Stringiformes, Strigidae) en La Pampa, Argentina., en: Berón, M., Luna, L., Bonomo, M., Montalvo, C.I., Aranda, C., Carrera Aizpitarte, M. (Eds.), *Mamül Mapu: pasado y presente desde la arqueología*

- pampeana. Editorial Libros del Espinillo, Buenos Aires, pp. 323-334.
- Moore, J.C., Berlow, E.L., Coleman, D.C., Ruitter, P.C., Dong, Q., Hastings, A., Johnson, N.C., McCann, K.S., Melville, K., Morin, P.J., Nadelhoffer, K., Rosemond, A.D., Post, D.M., Sabo, J.L., Scow, K.M., Vanni, M.J., Wall, D.H., 2004. Detritus, trophic dynamics and biodiversity. *Ecol. Lett.* 7, 584-600. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00606.x
- Moore, J.C., William Hunt, H., 1988. Resource compartmentation and the stability of real ecosystems. *Nature* 333, 261-263. doi:10.1038/333261a0
- Narosky, T., Yzurieta, D., 2010. Guía de indentificación de aves de Argentina y Uruguay, 16 ed. ed. Velazquez Mazzini Editores, Buenos Aires.
- Navas, J., 1987. Los vertebrados exóticos introducidos en la Argentina. *Rev. del Mus. Argentino Ciencias Nat.* 14, 7-38.
- Novaes, W.G., Cintra, R., 2013. Factors influencing the selection of communal roost sites by the black vulture *Coragyps atratus* (Aves: Cathartidae) in an urban area in central amazon. *Zoologia* 30, 607-614. doi:10.1590/S1984-46702013005000014
- Novillo, A., Ojeda, R. a., 2008. The exotic mammals of Argentina. *Biol. Invasions* 10, 1333-1344. doi:10.1007/s10530-007-9208-8
- Ocando, D.C., Rivera Pirela, S.E., Ajjam, E., Salas Auvert, R., 1991. Caracterización proteica del suero del ave *Coragyps atratus* (Zamuro de cabeza negra) y algunos estudios inmunoserológicos. *Rev. Científica, FCV LUZ.* 1(2), 57-70.
- Ogada, D.L., Torchin, M.E., Kinnaird, M.F., Ezenwa, V.O., 2012. Effects of vulture declines on facultative scavengers and potential implications for mammalian disease transmission. *Conserv. Biol.* 26, 453-60. doi:10.1111/j.1523-1739.2012.01827.x
- Oro, D., Genovart, M., Tavecchia, G., Fowler, M.S., Martínez Abraín, A., 2013. Ecological and evolutionary implications of food subsidies from humans. *Ecol. Lett.* 16, 1501-1514. doi:10.1111/ele.12187
- Oro, D., Margalida, A., Carrete, M., Heredia, R., Donázar, J.A., 2008. Testing the goodness of supplementary feeding to enhance population viability in an endangered vulture. *PLoS One* 3, e4084. doi:10.1371/journal.pone.0004084
- Pardiñas, U.F.J., 1999. Los roedores muroideos del Pleistoceno Tardío-Holoceno en la Región Pampeana (Sector Este) y Patagonia (República Argentina): aspectos taxonómicos, importancia bioestratigráfica y significación paleoambiental. Tesis Doctoral inédita, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional La Plata.
- Pardiñas, U.F.J., Teta, P., 2008. Small mammals and paleoenvironments around the Pleistocene-Holocene boundary in Patagonia. *Curr. Res. Pleistocene* 25, 30-32.
- Parmenter, R.R., MacMahon, J.A., 2009. Carrion decomposition and nutrient cycling in a

- semiarid shrub–steppe ecosystem. *Ecol. Monogr.* 79, 637-661.
- Paruelo, J.M., Beltran, A., Jobbagy, E., Sala, O.E., Golluscio, R.A., 1998a. The climate of Patagonia: General patterns and controls on biotic processes. *Ecol. Austral* 8, 85-101.
- Paruelo, J.M., Jobbagy, E.G., Sala, O.E., 1998b. Biozones of Patagonia (Argentina). *Ecol. Austral* 8, 145-153.
- Paterson, R.L., 1984. High incidence of plant material and small mammals in the autumn diet of Turkey Vultures in Virginia. *Wilson Bull.* 396, 467-469.
- Pearson, O., 1987. Mice and postglacial history of the Trafal valley of Argentina. *J. Mammal.* 68, 469-478.
- Pearson, O., Pearson, A.K., 1993. La fauna de mamíferos pequeños de Cueva Tragul I, Argentina: pasado y presente. *Prehistoria* 1, 211-224.
- Pearson, O.P., 1995. Annotated keys for identifying small mammals living in or near Nahuel Huapi National Park or Lanín National Park, southern Argentina. *Mastozoología Neotrop.* 2, 99-148.
- Pennycuik, C.J., 1972. Soaring behaviour and performance of some east african birds, observed from a motor-glider. *Ibis* 114, 178-218. doi:10.1111/j.1474-919X.1972.tb02603.x
- Pérez, A., Batres, D., 2008. Los otros cazadores. Explotación de cérvidos en la localidad arqueológica Meliquina, Parque Nacional Lanín, República Argentina., en: Carlos Diéz, J. (Ed.), *Zooarqueología hoy. Encuentros hispano-argentinos*. Universidad de Burgos, Burgos, pp. 89-108.
- Pérez, A., Smith, M., Grillo, E., 2008. Implicancias tafonómicas de la composición faunística en la localidad arqueológica Meliquina, Parque Nacional Lanín, Pcia de Neuquén, Argentina. *RUNA* 29, 79-99.
- Perrin, J.A., Campbell, B.S., 1980. Key to the mammals of the Andries Vosloo kudu reserve, based on their hair morphology for predator scat analyses. *Sud African J. Wildl. reserch* 10, 1-14.
- Pianka, E.R., 1985. *Ecología evolutiva*. Omega, Barcelona.
- Pianka, E.R., 1973. The structure of lizard communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4, 53-74.
- Piantanida, M., Petriella, A.M., 1976. Estudios morfológicos de los pelos de algunas especies de roedores de la provincia de Buenos Aires con el microscopio electrónico de barrido. *Physis* 90, 87-104.
- Politis, G.G., Prates, L., Merino, M.L., Tognelli, M.F., 2011. Distribution parameters of guanaco (*Lama guanicoe*), pampas deer (*Ozotoceros bezoarticus*) and marsh deer (*Blastocerus dichotomus*) in Central Argentina: Archaeological and paleoenvironmental implications. *J. Archaeol. Sci.* 38, 1405-1416.

- Prates, L., Ballejo, F., Brasi, A. 2016. Analysis of hair remains from a hunter-gatherer grave from Patagonia: Taxonomic identification and archaeological implications. *J. Archaeol. Sci.* 8, 142-146.
- Prior, K.A., Weatherhead, P.J., 1991. Competition at the carcass: opportunities for social foraging by turkey vultures in southern Ontario. *Can. J. Zool.* 69, 1550-1556. doi:10.1139/z91-218
- Prum, R.O., Berv, J., Dornburg, A., Field, D.J., Townsend, J.P., et al. 2015. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature.* 526: 569-573.
- Rabenold, P.P., 1987. Recruitment to food in black vultures: evidence for following from communal roosts. *Anim. Behav.* 35, 1775-1785. doi:10.1016/S0003-3472(87)80070-2
- Rafuse, D.J., González, M.E., Kaufmann, C.A., Álvarez, M.C., Gutiérrez, M.A., Massigoge, A., 2014. Análisis comparativo de los patrones de modificaciones óseas de dos carnívoros sudamericanos: El gato montés (*Leopardus geoffroyi*) y el zorro pampeano (*Lycalopex gymnocercus*). *Magallania* 42, 165-184.
- Ramos, V.A., 1999. Las provincias geológicas del territorio argentino, en: Caminos, R. (Ed.), *Geología Argentina. Anales*, Buenos Aires, pp. 41-96.
- Reeves, N.M., 2009. Taphonomic effects of vulture scavenging. *J. Forensic Sci.* 54, 523-8. doi:10.1111/j.1556-4029.2009.01020.x
- Ringuelet, R.A., 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía Argentina. *Physis* 22 (63), 151-170. doi:10.1016/j.jaridenv.2005.07.003
- Robert, I., Vigne, J.-D., 2002a. Bearded Vulture *Gypaetus barbatus* contributions to the constitution of two different bone assemblages: Modern reference data and an archaeological example in Corsica. *Acta zoologica cracoviensia* 45, 319-329.
- Robert, I., Vigne, J.-D., 2002b. The Bearded Vulture (*Gypaetus barbatus*) as an Accumulator of Archaeological Bones. Late Glacial Assemblages and Present-day Reference Data in Corsica (Western Mediterranean). *J. Archaeol. Sci.* 29, 763-777. doi:10.1006/jasc.2001.0778.
- Rooney, N., McCann, K., Gellner, G., Moore, J.C. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442, 265-9.
- Rudzik, S.M., Fernández, F.J., Carrera, J.D., 2015. Taphonomic Analysis of Micromammal Remains from Striped Owl (*Pseudoscops clamator*) Pellets in Northeastern Buenos Aires Province, Argentina: Implications for Archaeological Sites Formation. *Int. J. Osteoarchaeol.* 25, 550-563. doi:10.1002/oa.2327
- Ruxton, G.D., Houston, D.C., 2004. Obligate vertebrate scavengers must be large soaring fliers. *J. Theor. Biol.* 228 (3), 431-436. doi:10.1016/j.jtbi.2004.02.005

- Sánchez, R., Margalida, A., González, L.M., Oria, J., 2008. Biases in diet sampling methods in the Spanish Imperial Eagle *Aquila adalberti*. *Ornis Fenn.* 85, 82-89.
- Sanchis Serra, A., Real Margalef, C., Morales Pérez, J. V., Pérez Ripoll, M., Tormo Cuñat, C., Carrin Marco, Y., Pérez Jordá, G., Ribera Gómez, A., Bolufer Marqués, J., Villaverde Bonilla, V., 2013. Towards the identification of a new taphonomic agent: An analysis of bone accumulations obtained from modern Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) nests. *Quat. Int.* 1-14. doi:10.1016/j.quaint.2013.10.047
- Sazima, I., 2010. Black Vultures (*Coragyps atratus*) pick organic debris from the hair of a domestic dog in southeastern Brazil. *Rev. Bras. Ornitol.* 18, 45-48.
- Sazima, I., 2007. From carrion-eaters to bathers' bags plunderers: How Black Vultures (*Coragyps atratus*) could have found that plastic bags may contain food. *Rev. Bras. Ornitol.* 15, 617-620.
- Schlatter, R., Reinhardt, G., Burchard, L., 1978. Estudios del jote (*Coragyps atratus foetens*, Lichtenstein) en Valdivia: etología carroñera y rol en diseminación de agentes patógenos. *Arch. Med. Vet.* 10, 111-127.
- Seibold, I., Helbig, a J., 1995. Evolutionary history of New and Old World vultures inferred from nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 350, 163-78. doi:10.1098/rstb.1995.0150
- Selva, N., Fortuna, M. a, 2007. The nested structure of a scavenger community. *Proc. Biol. Sci.* 274, 1101-8. doi:10.1098/rspb.2006.0232
- Shelton, M. 2004. Predation and Livestock Production-Perspective and Overview. En Mason, R., Rodgers, M., Shelton, M (Eds). Sheeo and Goat Research Journal. American Sheep Industry association. Vol 19, 2-5.
- Shepard, E.L.C., Lambertucci, S.A., 2013. From daily movements to population distributions: Weather affects competitive ability in a guild of soaring birds. *J. R. Soc. Interface* 10: 20130612. doi:10.1098/rsif.2013.0612
- Shepard, E.L.C., Wilson, R.P., Rees, W.G., Grundy, E., Lambertucci, S.A., Vosper, S.B., 2013. Energy landscapes shape animal movement ecology. *Am. Nat.* 182, 298-312. doi:10.1086/671257
- Sibley, C.G., Ahlquist, J.E., 1990. *Phylogeny and classification of birds*. Yale University Press, New Heaven.
- Simpson, G., 1970. Uniformitarianism. An inquiry into principle, theory and method in history, en: Hecht, M.K., Steere, W.C. (Eds.), *Essays in Evolution and Genetics in Honor of Theodosius Dobzhansky*. Appleton-Century-Grofts, New York, pp. 43-96.
- Speziale, K.L., Lambertucci, S. a., Carrete, M., Tella, J.L., 2012. Dealing with non-native species: what makes the difference in South America? *Biol. Invasions* 14, 1609-1621. doi:10.1007/s10530-011-0162-0

- Speziale, K.L., Lambertucci, S.A., 2013. The Effect of Introduced Species on Raptors. *J. Raptor Res.* 47, 133-144. doi:10.3356/JRR-12-00003.1
- Speziale, K.L., Lambertucci, S.A., Olsson, O., 2008. Disturbance from roads negatively affects Andean condor habitat use. *Biol. Conserv.* 141, 1765-1772. doi:10.1016/j.biocon.2008.04.017
- Spradley, M.K., Hamilton, M.D., Giordano, A., 2012. Spatial patterning of vulture scavenged human remains. *Forensic Sci. Int.* 219, 57-63. doi:10.1016/j.forsciint.2011.11.030
- Stalh, P.W., 1996. The recovery and interpretation of microvertebrate bone assemblages from archaeological contexts. *J. Archaeol. Method Theory* 3, 31-75.
- Stolen, E.D., 2000. Foraging behavior of vultures in central Florida. *Florida F. Nat.* 28, 173-181.
- Sulzner, K., Kelly, T., Smith, W., Johnson, C.K., 2014. Enteric pathogens and antimicrobial resistance in turkey vultures (*Cathartes aura*) feeding at the wildlife-livestock interface. *J. Zoo Wildl. Med.* 45, 931-934. doi:10.1638/2012-0217.1
- Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J.M., 1979. *Decomposition in terrestrial Ecosystems.* University of California Press, Berkeley.
- Teta, P., Andrade, A., Pardiñas, U.F.J., 2005. Micromamíferos (Didelphiomorpha y Rodentia) y paleoambientes del Holoceno tardío en la Patagonia noroccidental extraandina (Argentina). *Archaeofauna* 11, 183-197.
- Thomaidis, C., Valdez, R., Reid, W.H., Raitt, R.J., 1989. Food habits of turkey vultures in West Texas. *J. Raptor Res.* 23, 42-44.
- Torres, V.R.P., Altamirano Encio, A., Guerra Porras, E.S., 1986. *The Osteology of South American Camelids.* Archaeological Research Tools, Los Angeles.
- Tortosa, F.S., Caballero, J.M., and Reyes-López, J. 2002. Effect of rubbish dumps on breeding success in the White Stork in southern Spain. *Waterbirds* 25, 39–43.
- Travaini, a., Donázar, J. a., Ceballos, O., Hiraldo, F., 2001. Food habits of the Crested Caracara (*Caracara plancus*) in the Andean Patagonia: the role of breeding constraints. *J. Arid Environ.* 48, 211-219. doi:10.1006/jare.2000.0745
- Travaini, A., Donázar, J.A., Rodríguez, A., Ceballos, O., Funes, M., Delibes, M., Hiraldo, F., 1998. Use of European hare (*Lepus europaeus*) carcasses by an avian scavenging assemblage in Patagonia. *J. Zool.* 246, 175-181. doi:10.1017/S0952836998010061
- Travaini, A., Rodríguez, A., Ceballos, O., Donázar, J. a, Hiraldo, F., 1995. Roadside raptor surveys in Central Argentina. *Hornero* 014, 64-66.
- Ubelaker, D.H., 1997. Taphonomic Applications in Forensic Anthropology. En Sorg, M. H., Haglund, W.D. (Eds). *Forensic Taphonomy: The Postmortem Fate of Human*

- Remains. CRC Press. Florida. 77-90. doi:doi:10.1201/9781439821923.ch5
- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J.-C., Simberloff, D., 2009. Invasive species can also be native. *Trends Ecol. Evol.* 24, 585-585. doi:10.1016/j.tree.2009.07.003
- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J.-C., Simberloff, D., 2008. In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biol. Invasions* 10, 1345-1351. doi:10.1007/s10530-007-9209-7
- Vargas, R.J., Bó, M.S., 2007. Diet of the Southern Caracara (*Caracara plancus*) in Mar Chiquita Reserve, Southern Argentina. *J. Raptor Res.* 41, 113-121.
- Vázquez, D.E., Perovic, P.G., De Olsen, A.A., 2000. Patrones cuticulares y medulares de pelos de mamíferos del Noroeste Argentino (Carnivora y Artiodactyla). *Mastozoología Neotrop.* 7, 131-147.
- Wallace, M.P., Temple, S.A., 1987. Competitive interactions within and between species in a guild of avian scavengers. *The Auk* 104, 290-295.
- Walters, J.R., Derrickson, S.R., Fry, M.D., Haig, S.M., Marzluff, J.M., Wunderle, J.M., 2010. Status of the California Condor (*Gymnogyps californianus*) and efforts to achieve its recovery. *The Auk* 127, 969-1001.
- Ward, J., McCafferty, D.J., Houston, D.C., Ruxton, G.D., 2008. Why do vultures have bald heads? The role of postural adjustment and bare skin areas in thermoregulation. *J. Therm. Biol.* 33, 168-173. doi:10.1016/j.jtherbio.2008.01.002
- Ward, P., Zahavi, A., 1973. The importance of certain assemblages of birds as «information-centres» for food-finding. *Ibis* 115, 517-534. doi:10.1111/j.1474-919X.1973.tb01990.x
- Williams, C.S., 1938. Aids to the identification of mole and shrew hairs with general comments on hair structure and hair determination. *J. Wildl. Manag.* 2, 239-250.
- Wilmers, C.C., Stahler, D.R., Crabtree, R.L., Smith, D.W., Getz, W.M., 2003. Resource dispersion and consumer dominance: scavenging at wolf- and hunter-killed carcasses in Greater Yellowstone, USA. *Ecol. Lett.* 6, 996-1003. doi:10.1046/j.1461-0248.2003.00522.x
- Wilson, E.E., Wolkovich, E.M., 2011. Scavenging: how carnivores and carrion structure communities. *Trends Ecol. Evol.* 26, 129-35. doi:10.1016/j.tree.2010.12.011
- Wink, M., 1995. Phylogeny of Old and New World vultures (Aves: Accipitridae and Cathartidae) inferred from nucleotide sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. *Z. Naturforsch.* 50, 868-882.
- Wink, M., Sauer-Gürth, H., 2004. Phylogenetic relationships in diurnal raptors based on nucleotide sequences of mitochondrial and nuclear marker genes, en Chancellor, R. D. Meyburg, B. U. (Eds) *Raptors worldwide*. WWGBP/MNE. Berlin, 483-498.

- Wright, A., Yahner, R., Storm, G.L., 1986. Roost-tree characteristics and abundance of wintering vultures at a communal roost in south central Pennsylvania. *J. Raptor Res.* 20, 102-107.
- Yahner, R.H., Storm, G.L., Wrigth, A.L., 1990. Winter diets of vultures in Pennsylvania and Maryland. *Wilson Bull.* 102, 320-325.
- Yáñez, J.L., Núñez, H., Jaksic, F.M., 1982. Food habits and weight of Chimango Caracara in central Chile. *The Auk* 99, 170–171.
- Yravedra, J., Bárcena, F., 2012. The Wild Wolf (*Canis lupus*) as a Dispersal Agent of Animal Carcasses in Northwestern Spain. *J. Taphon.* 12, 219-238.
- Zeder, M. a., Lapham, H. a., 2010. Assessing the reliability of criteria used to identify postcranial bones in sheep, Ovis, and goats, Capra. *J. Archaeol. Sci.* 37, 2887-2905. doi:10.1016/j.jas.2010.06.032
- Zeder, M.A., Pilaar, S.E., 2010. Assessing the reliability of criteria used to identify mandibles and mandibular teeth in sheep, Ovis, and goats, Capra. *J. Archaeol. Sci.* 37, 225-242.