



Universidad de Concepción  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas



Filogenia, bioacústica y modelamiento de nicho ecológico de *Strix rufipes* (King, 1828) (Aves: Strigidae) en Chile: implicancias para su clasificación subespecífica.

Seminario de Título presentado a la  
Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas  
Para optar al título de Bióloga

**Constanza Belén Martínez Quintana**

Concepción, marzo de 2026



Este Seminario de Título ha sido desarrollado en el Departamento de Zoología, Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción.



Prof. Guía  
Dra. Lucila Moreno

Prof. Co-guía  
Dr. Heraldo Norambuena

Prof. Evaluadores  
Dr. José Valdebenito

Dr. Claudio Correa

Prof. Coordinador Seminario de Título  
Dr. Víctor Hernández Santander

Concepción, marzo de 2026

## AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mis padres, Leonel y Berta, quienes me han colmado de amor y apoyo en cada proceso en el que me he enfrentado. A mis hermanos, Angelo y Gissela, por su amor incondicional. A mi abuelita materna, Berta, que tenía un terror escéptico por los chunchos, ya que “anuncian muerte”, y ahora cuando los escucha vocalizar los reconoce y se alegra. Incluso cuando ni siquiera cantan, los escucha: “ahí anda el chunchito”. A mi abuela paterna, Clementina, quien siempre estuvo presente. A mi tía Gladys y Gisela, que siempre me apoyaron. A Benjamín, que por siempre tiene un pedacito de mi corazón y yo un pedacito del suyo.

A mis profesores guía y co-guía, Dra. Lucila Moreno y Dr. Heraldo Norambuena, a quienes debo el poder cimentar mi camino hacia el estudio de las aves rapaces. Me considero afortunada de haber coincidido con profesionales de tal calidad, especialmente en lo humano. A mis amigos de universidad, Agus, Vicky y en especial a Nacha. A Belén, quien tuvo la paciencia de enseñarme todo el proceso de extracción de ADN. A Dafna, que llegó a mi vida hace poco para ser una maestra y quien me ha enseñado mucho sobre aves. A cada persona mencionada, que tiene un lugar especial en mis pensamientos y recuerdos, por siempre gracias.

A Chiloé Silvestre, CEREFAS Valdivia, Centro de Rehabilitación de Aves Rapaces de Chile (CRAR), Dr. José Valdebenito y Dr. Pablo Oyarzún por cooperar con la obtención de muestras biológicas. Finalmente, a las aves rapaces, por la inspiración desbordante que producen en mí, por acelerarme el corazón cada vez que las veo volar libres.

## INDICE

AGRADECIMIENTOS.....	3
INDICE.....	4
INDICE DE FIGURAS .....	6
INDICE DE TABLAS .....	8
RESUMEN.....	10
ABSTRACT .....	11
INTRODUCCION.....	12
HIPÓTESIS .....	17
Hipótesis 1 .....	17
Hipótesis 2 .....	17
OBJETIVOS.....	18
Objetivo general:.....	18
Objetivos específicos: .....	18
<i>Enfoque filogenético</i> .....	18
<i>Enfoque bioacústico</i> .....	18
<i>Enfoque de nicho ecológico</i> .....	18
METODOLOGÍA.....	19
Muestras.....	19
Enfoque filogenético.....	19
Enfoque bioacústico.....	22
Enfoque de nicho ecológico.....	24
RESULTADOS.....	26
Enfoque filogenético.....	26
Enfoque bioacústico.....	30
<i>Vocalización de contacto.</i> .....	33
<i>Vocalización territorial.</i> .....	34
Enfoque de nicho ecológico.....	35
DISCUSIÓN.....	38
Enfoque filogenético.....	38
Enfoque bioacústico.....	40

Enfoque de nicho ecológico.....	41
CONCLUSIÓN .....	44
BIBLIOGRAFÍA .....	45

## INDICE DE FIGURAS

**Figura 1.** Árbol filogenético inferido a partir de secuencias del gen mitocondrial ND1 para especies del género *Strix*, incluyendo muestras de *S. rufipes*. El árbol corresponde al consenso máximo de credibilidad de clado (MCCT) obtenido a partir de un análisis bayesiano de 100 millones de iteraciones. Los valores de soporte se indican en los nodos. Las longitudes de rama son proporcionales a la divergencia genética (sustituciones por sitio) y el clado correspondiente a *S. rufipes* incluye individuos de distintas localidades de Chile (**Tabla 1**), mostrando baja divergencia interna. *Tyto alba* fue utilizado como grupo externo..... 26

**Figura 2.** Árbol filogenético inferido a partir de secuencias del gen mitocondrial ND1 para la especie *S. rufipes*. El árbol corresponde al consenso máximo de credibilidad de clado (MCCT) obtenido a partir de un análisis bayesiano de 100 millones de iteraciones, incluyendo individuos de distintas localidades de Chile (Tabla 1). Ambas subespecies representadas (*S. r. rufipes* y *S. r. sanborni*) se agrupan en un clado monofilético con escasa divergencia genética interna. *S. varia* aparece como especie hermana de *S. rufipes*, mientras que *S. occidentalis* se posiciona como un linaje cercano a este grupo..... 27

**Figura 3.** Red de haplotipos de *S. rufipes* inferida a partir de secuencias del gen mitocondrial ND1 en el entorno R, utilizando los paquetes Biostrings, ape y pegas. Cada círculo representa un haplotipo y los sectores en escala de grises indican la proporción de individuos provenientes de las distintas localidades (Chiloé, Coñaripe, Lago Peñuelas, Ñuble y Región Metropolitana). ..... 29

**Figura 4.** Distribución geográfica de los haplotipos de *S. rufipes* inferidos a partir de secuencias del gen mitocondrial ND1. El mapa fue generado en RStudio utilizando los paquetes ggplot2, sf y rnatuarearth. Cada punto representa la presencia de un haplotipo en una localidad. Se diferencian en escala de grises (H1 y H2). ..... 29

**Figura 5.** Espectrogramas extraídos de Raven Pro que muestran la comparación de la vocalización de contacto (a) y territorial (b) para ejemplares de ambas subespecies. .... 31

**Figura 6.** Ordenamiento multidimensional no-Métrico (nMDS) de la vocalización de contacto del concón basado en distancia Euclidiana. El gráfico representa la distribución de las muestras de Chiloé (triángulos azules) y del continente (rombos rojos). Elipses muestran niveles de similitud entre áreas. El bajo valor de estrés del modelo (Stress: 0,03) sugiere que el análisis representa de buena forma las relaciones originales de las muestras ..... 32

**Figura 7.** Ordenamiento multidimensional no-Métrico (nMDS) de la vocalización territorial del concón basado en distancia Euclidiana. El gráfico representa la distribución de las muestras de Chiloé (triángulos azules) y del continente (rombos rojos). Elipses muestran niveles de similitud entre áreas. El bajo valor de estrés del modelo (Stress: 0,02) sugiere que el análisis representa de buena forma las relaciones originales de las muestras. .... 33

**Figura 8.** Dendograma llevado a cabo en PRIMER-e, basado en distancia Euclidiana de vocalizaciones de contacto de distintos ejemplares de *S. r. sanborni* y *S. r. rufipes*. .... 34

**Figura 9.** Dendograma llevado a cabo en PRIMER-e, basado en distancia Euclidiana de vocalizaciones territoriales de distintos ejemplares de *S. r. sanborni* y *S. r. rufipes*. .... 35

**Figura 10.** Gráficos asociados a test de equivalencia con resultados no significativos ( $p > 0.05$ ). .... 36

**Figura 11.** Representación del espacio ambiental mediante análisis PCA-env para *S. rufipes*. (A) PCA-env sin background, mostrando únicamente las ocurrencias de *S. r. sanborni* (rojo) y *S. r. rufipes* (azul). (B) PCA-env con background filtrado (gris), donde las ocurrencias se proyectan sobre el espacio ambiental disponible. .... 37

## INDICE DE TABLAS

- Tabla 1.** Muestras de *S. rufipes* utilizadas en el análisis genético. Se indican la subespecie, el código de identificación de cada individuo, la localización geográfica aproximada de origen y el tipo de muestra analizada..... 20
- Tabla 2.** Secuencias de referencia utilizadas en el análisis filogenético, incluyendo especies del género *Strix* y el grupo externo (*Tyto alba*), junto con sus respectivos números de acceso en GenBank. Estas secuencias fueron empleadas para contextualizar filogenéticamente las muestras de *S. rufipes* y evaluar sus relaciones evolutivas dentro del clado..... 20
- Tabla 3.** Matriz de distancias genéticas entre las muestras de *S. rufipes*, calculadas a partir del gen mitocondrial ND1 utilizando el software MEGA11. Los valores representan el número de sustituciones por sitio entre pares de individuos. Se observa una baja divergencia genética entre las muestras, con valores iguales a 0 excepto para la muestra SrCh-1 (=0.002).  
..... 27
- Tabla 4.** Resultados del análisis ANOSIM para vocalizaciones de contacto y territoriales. El valor R nos indica que existe una diferenciación moderada en las vocalizaciones de contacto, mientras que la diferenciación en las vocalizaciones territoriales es menor. No hay diferencias significativas entre la vocalización territorial ( $R = 0,077$ ;  $p > 0,05$ ), ni en la vocalización de contacto ( $R = 0,21$ ;  $p > 0,05$ )..... 30

## INDICE ANEXO

**Anexo 1.** Variables espectrales de vocalización de *contacto* adquiridas del análisis bioacústico en RavenPro. La columna de ubicación indica la referencia de los sectores donde fueron grabados cada uno de los audios, información presente y recopilada desde MaucaulayLibrary, para la data descargada. El código representa una denominación más abreviada de cada ubicación para poder proyectar el análisis cluster de forma más compacta. Se muestra la data para las variables de frecuencia baja, frecuencia alta, frecuencia de máxima amplitud (FMA) y duración del canto. La abreviatura de cada región de Chile se estableció como: LL= Los lagos, BB= Bio bío, VS= Valparaíso, MA= Maule, RM= Región Metropolitana de Santiago, ÑB= Ñuble, MG= Magallanes y Antártica Chilena, OG= Libertador General Bernardo O'Higgins. La abreviatura de cada región de Argentina se estableció como: SC= Santa Cruz, BRC= San Carlos de Bariloche (ubicado en la provincia de Río Negro), TDF= Tierra del Fuego, CH= Chubut, RN= Río Negro. .... 58

**Anexo 2.** Variables espectrales de vocalización *territorial* adquiridas del análisis bioacústico en RavenPro. La columna de ubicación indica la referencia de los sectores donde fueron grabados cada uno de los audios, información presente y recopilada desde MaucaulayLibrary, para la data descargada. El código representa una denominación más abreviada de cada ubicación para poder proyectar el análisis cluster de forma más compacta. Se muestra la data para las variables de frecuencia baja, frecuencia alta, frecuencia de máxima amplitud (FMA) y duración del canto. La abreviatura de cada región de Chile se estableció como: LL= Los lagos, BB= Bio bío, VS= Valparaíso, MA= Maule, RM= Región Metropolitana de Santiago, ÑB= Ñuble, MG= Magallanes y Antártica Chilena, OG= Libertador General Bernardo O'Higgins, AR= Araucanía, LR= Los Ríos. La abreviatura de cada región de Argentina se estableció como: SC= Santa Cruz, BRC= San Carlos de Bariloche (ubicado en la provincia de Río Negro), TDF= Tierra del Fuego, CH= Chubut, RN= Río Negro, NQ= Neuquén. ... 60

## RESUMEN

El orden Strigiformes comprende más de 200 especies distribuidas en una amplia diversidad de hábitats a nivel mundial, aunque muchos de sus taxones han sido escasamente estudiados en términos biológicos, vocales y filogenéticos. Dentro de este grupo, el género *Strix* presenta numerosas subespecies cuya validez ha sido principalmente basada en caracteres morfológicos, lo que hace necesario evaluar su divergencia mediante enfoques integrativos. En este contexto, *Strix rufipes*, una de las especies nativas menos conocidas de Chile, presenta incertidumbre en su clasificación subespecífica, al proponerse la existencia de una forma continental (*S. r. rufipes*) y una insular (*S. r. sanborni*), esta última descrita a partir de un ejemplar juvenil. Mediante un enfoque integrativo, este estudio buscó (1) determinar las relaciones de ancestro-descendencia de especies de *Strix* en América en base a evidencia molecular, evaluando particularmente las divergencias dentro de *S. rufipes*, (2) evaluar las divergencias vocales entre las subespecies descritas mediante análisis bioacústicos y (3) analizar las divergencias ecológicas entre las subespecies descritas mediante modelamiento de nicho. Los resultados no evidencian una diferenciación subespecífica consistente: el análisis filogenético mostró baja divergencia genética, los análisis bioacústicos no detectaron diferencias significativas y el análisis de nicho ecológico indicó un bajo solapamiento aparente, pero sugiriendo que la población insular ocupa un subconjunto del espacio disponible. En conjunto, estos resultados sugieren una baja divergencia evolutiva entre las poblaciones continentales e insulares.

Palabras clave: *Strix*, subespeciación, filogenética, bioacústica.

## ABSTRACT

The order Strigiformes comprises more than 200 species distributed across a wide variety of habitats worldwide, although many of its taxa remain poorly studied in biological, vocal, and phylogenetic terms. Within this group, the genus *Strix* includes numerous subspecies whose validity has been based mainly on morphological characters, making it necessary to evaluate their divergence through integrative approaches. In this context, *Strix rufipes*, one of the least-known native owl species in Chile, presents uncertainty in its subspecific classification, as both a continental form (*S. r. rufipes*) and an insular form (*S. r. sanborni*) have been proposed, the latter having been described from a juvenile specimen. Using an integrative approach, this study aimed to: (1) determine the ancestor–descendant relationships among American *Strix* species based on molecular evidence, with particular attention to divergences within *S. rufipes*; (2) evaluate vocal divergence between the described subspecies through bioacoustic analyses; and (3) analyze ecological divergence between the described subspecies through niche modeling. The results do not support consistent subspecific differentiation: the phylogenetic analysis showed low genetic divergence, the bioacoustic analyses detected no significant differences, and the ecological niche analysis indicated low apparent overlap, while suggesting that the insular population occupies a subset of the available environmental space. Taken together, these results suggest low evolutionary divergence between the continental and insular populations.

Keywords: *Strix*, subspeciation, phylogenetics, bioacoustics.

## INTRODUCCION

El orden Strigiformes contiene más de 200 especies ocupando una gran diversidad de hábitats alrededor del mundo, desde la tundra hasta los bosques densos (Dickinson & Remsen, 2013; Marks *et al.*, 2018). A pesar de que el conocimiento sobre aspectos biológicos, vocales y filogenéticos ha aumentado en las últimas décadas (Weick, 2013; Mikkola, 2013, Espíndola-Hernández *et al.*, 2020), la mayoría de los taxones no han sido estudiados en detalle, lo que contrasta con su amplia distribución y relevancia ecológica (Wink & Sauer-Gürth, 2021).

Dentro del orden se encuentran las familias Tytonidae y Strigidae, cuya separación se estima ocurrió a mediados del Eoceno, aproximadamente entre 40 y 50 Ma (Prum *et al.*, 2015). Desde entonces, la familia Strigidae ha diversificado en 194 especies y 28 géneros (Salter *et al.*, 2020), llevándose a cabo variados estudios filogenéticos para determinar las relaciones de parentesco mediante evidencia molecular en las últimas décadas (Wink *et al.*, 2009; Kang *et al.*, 2018; Salter *et al.*, 2020; Sun *et al.*, 2020; Yu *et al.*, 2021; Wang *et al.*, 2023).

Dentro de Strigidae encontramos al género *Strix*, compuesto aproximadamente por 21 especies a nivel mundial (AviList Core Team, 2025). Sin embargo, muchas son crípticas y su clasificación taxonómica está en constante cambio (Robb *et al.*, 2016). Un filograma de máxima verosimilitud (Wink & Heidrich, 2000) sugiere que las longitudes de las ramas entre linajes de *Strix* son cortas, lo que, según Hull *et al.* (2010), indica una divergencia evolutiva relativamente reciente entre los linajes. Esto coincide con lo indicado por Wang *et al.* (2023), quienes estiman que el ancestro común de *Strix* y *Bubo* se separó completamente entre 3,49 y 5,53 Ma, mientras que entre 2,53 y 4,0 Ma *Strix* inició su divergencia gradual en múltiples especies. A pesar de esto, en listados taxonómicos globales recientes, como la lista unificada mundial de aves de eBird (AviList Core Team, 2025), se reconoce la presencia de 66 subespecies dentro del género *Strix*, aunque la mayoría basadas en características morfológicas (König & Weick, 2008).

En estudios recientes se han evaluado las relaciones filogenéticas del género obteniendo algunas respuestas sobre su diversificación a nivel mundial (Wink & Sauer-Gürth, 2021). Sin embargo, hasta la fecha no se cuenta con un estudio evaluándolo para el continente americano. Es relevante obtener información sobre este aspecto, considerando que las

relaciones filogenéticas para *Strix* en Sudamérica aún son desconocidas y poco claras (Girini *et al.*, 2017). A pesar de que en los estudios filogenéticos mencionados se integran las especies de distribución norteamericana *Strix occidentalis*, *Strix varia* y *Strix nebulosa* (Kang *et al.*, 2018; Sun *et al.*, 2020; Wink & Sauer-Gürth, 2021), representan solo un subconjunto reducido de las especies distribuidas en América (König & Weick, 2008). Dado que se ha postulado que el origen de todos los Strigiformes del grupo basal del Paleógeno ocurrió en el hemisferio norte (Mayr & Kitchener, 2023), comprender su diversificación al resto del continente permitiría explorar nuevas perspectivas, siendo las relaciones filogenéticas entre taxa un requisito previo para estudios de biología evolutiva y de conservación (Delsuc *et al.*, 2005; Yu *et al.*, 2021).

Un ejemplo de incertidumbre en propuestas de especies a nivel general es la evidencia que respalda el reconocimiento del cárabo del desierto *Strix hadorami* (Kirwan *et al.*, 2015), como especie separada de *S. butleri*, estudio que enfatiza la necesidad de integrar múltiples líneas de evidencia para estudiar especies crípticas de búhos (Robb *et al.*, 2016). Asimismo, se demostró que la población del cárabo árabe (*Strix butleri*) descubierta en Omán en 2013 como *Strix omanensis* corresponde en realidad a *Strix butleri* previamente conocida solo por su holotipo, ya que ambas comparten secuencias idénticas de citocromo *b*, lo que refuerza su pertenencia a una misma línea evolutiva y respalda su tratamiento como una única especie (Robb *et al.*, 2016).

Respecto a la divergencia intraespecífica del género, a pesar de que ha sido propuesta la existencia de varias subespecies para algunos taxones, como el cárabo uralense (*Strix uralensis*), que presentaría ocho subespecies clasificadas según características morfológicas, parámetros biométricos y coloración del plumaje (König & Weick, 2008), hay evidencia de que dos de ellas no son válidas: *S. u. macroura* y *S. u. liturata*. La información preexistente sobre sus rangos de peso ya mostraba una amplia superposición morfológica, ausencia de diferenciación genética clara y de estructura filogeográfica congruente con lo que se esperaría para subespecies válidas, es decir, linajes genéticamente diferenciados y agrupados geográficamente (Kohl, 1977; König & Weick, 2008; Hausknecht *et al.*, 2013). A pesar de esto, en listas oficiales ambas se siguen considerando válidas (AviList Core Team, 2025).

Un desafío relevante al momento de determinar límites taxonómicos lo representan las especies crípticas, aquellas morfológicamente indistinguibles, pero genéticamente diferentes (Bickford *et al.*, 2007), lo que refuerza la importancia de utilizar datos moleculares, así como múltiples líneas de evidencia, siguiendo un enfoque de taxonomía integrativa (Robb *et al.*, 2016; Padial *et al.*, 2010). Estas designaciones son importantes para la mayoría de las ramas de la biología y los estudios científicos modernos continúan generando hipótesis sobre procesos de divergencia o de nuevas especies (Sangster, 2009; Sangster & Luksenburg, 2015).

En Sudamérica encontramos a un representante del género que, al igual que sus congéneres de otras partes del mundo, presenta incertidumbre en su clasificación subespecífica. El concón (*Strix rufipes*) es una de las especies nativas de Chile menos conocidas, debido a sus hábitos estrictamente nocturnos y su preferencia por habitar principalmente en remanentes de bosques nativos densos y maduros en el centro y sur de Chile y el sur de Argentina (Martínez, 2005; Muñoz-Pedreros *et al.*, 2019; Figueroa *et al.*, 2017). Se reconocen actualmente dos subespecies descritas: 1) concón o búho de bosque, que corresponde a la subespecie continental (*S. r. rufipes* King, 1828) y 2) concón de Chiloé o Coó (*S. r. sanborni* Wheeler, 1938). Las principales diferencias entre estas dos subespecies radican en la masa y envergadura. La subespecie continental presenta una longitud total de 38 a 40 cm, mientras que la especie de Chiloé es menor en todas sus dimensiones (Johnson & Goodall, 1965), presentando una longitud total de 35 cm (Muñoz-Pedreros *et al.*, 2019). Posee, además, un plumaje más oscuro, donde no se perciben las barras superiores del plumaje que presentaría el concón continental (Wheeler, 1938; Martínez, 2005).

Algunos autores cuestionan la validez de esta propuesta (Marks *et al.*, 1999; König *et al.*, 1999; Muñoz-Pedreros *et al.*, 2019), debido a que, Wheeler (1938) describió *sanborni* basándose únicamente en un espécimen inmaduro (König & Weick, 2008). En su estudio, Wheeler analizó 15 ejemplares, en su mayoría juveniles, que incluían al cárabo chaqueño (*Strix chacoensis*), *S. r. rufipes* y *S. r. sanborni*, los cuales comparó mediante dos aspectos principales, que incluían variación de la coloración del plumaje y 5 medidas morfológicas (longitud del ala, cola, tarso, culmen desde la base y culmen desde el cere) (Wheeler, 1938). A pesar de que Wheeler argumentó que el ejemplar de *sanborni* que había examinado difería

consistentemente en color mediante la comparación directa con especímenes inmaduros de *rufipes*, la falta de diversidad de evidencia que respalde el reconocimiento de esta subcategoría de especie en su investigación mantiene actualmente incertidumbre en su propuesta (König & Weick, 2008; Muñoz-Pedrerros *et al.*, 2019).

König *et al.* (1999) sugieren que *sanborni* podría representar más bien una forma oscura, ya que la especie aparentemente presenta variaciones cromáticas asociadas con las condiciones climáticas y el hábitat, en donde los individuos que habitan el bosque templado austral suelen ser más oscuros que aquellos que viven en bosques esclerófilos o de *Nothofagus* en el centro de Chile (Jaramillo, 2003; Figueroa & Alvarado, 2007; Figueroa *et al.*, 2017). Por otro lado, el espécimen inmaduro de Chiloé analizado por Wheeler (1938) correspondía a un macho, con una descripción que coincide con el dimorfismo sexual que presentaría la especie, en donde los machos adultos tienden a ser más oscuros que las hembras y estas tienden a ser más grandes que los machos, independientemente de la distribución geográfica (Des Murs, 1847; Jaramillo, 2003; König & Weick, 2008). En este contexto, en otras especies del género, específicamente para las subespecies previamente mencionadas: *S. u. macroaura* y *S. u. liturata*, los patrones morfológicos distintos entre las poblaciones del norte y sur no se reflejan en la estructura filogenética de la especie, estableciéndose que al menos la población del sur es morfológicamente extremadamente variable, abarcando desde individuos muy claros hasta completamente oscuros y melánicos (Vrezec, 2009; Hausknecht *et al.*, 2013). Lo que sugiere que la variación morfológica no necesariamente indica diferenciación filogenética, aunque sigue siendo relevante en el marco de la taxonomía integrativa (Padiál *et al.*, 2010).

En términos de sus movimientos, el rango de hogar del concón varía desde 180 ha en bosques continuos hasta 1200 ha en bosques fragmentados (Martínez, 2005), amplitud que sugiere la posibilidad de conexión y de desplazamiento de los ejemplares de Chiloé hacia el continente y viceversa, sin embargo, esto no está comprobado. A su vez, el confinamiento de *sanborni* a la Isla de Chiloé ha sido puesto en duda por König & Weick (2008), quienes señalan que la especie habita en varias otras islas oceánicas en el sur y extremo sur de Chile, como Tierra del Fuego, Hoste y Navarino y con registro de presencia en la isla Las Huichas en Aysén, sin reportarse diferencias aparentes. Sin embargo, estas observaciones no se basan en estudios

comparativos ni en análisis específicos de dichas poblaciones, por lo que la propuesta de ausencia de divergencia sigue siendo una presunción no evaluada.

Considerando la falta de estudios que evalúen filogenéticamente al género *Strix* en América, sumado a la incertidumbre existente en torno a la propuesta de la subespecie insular de Chiloé para *S. rufipes*, surge la necesidad de abordar la historia evolutiva de la especie, a través de diversas líneas de evidencia. En este contexto, además de la evidencia molecular, los estudios de bioacústica han jugado un papel relevante en la sistemática en aves (Fernández-Gómez *et al.*, 2023) y son útiles debido a que alguna de sus características (*e.g.* número de elementos, frecuencia máxima amplitud) presentan alta señal filogenética, por lo tanto, están determinadas por la historia evolutiva del grupo, siendo tan informativas como los caracteres genéticos y morfológicos (McCracken & Sheldon, 1997; Päckert *et al.*, 2003; Tobias *et al.*, 2010; Alström & Ranft, 2003; Norambuena & Muñoz-Pedreras, 2019). Por otro lado, la información geográfica es útil para distinguir la separación de linajes como resultado de aislamiento por distancia (de Queiroz, 1998). En este contexto, los análisis de nicho ecológico en espacio ambiental mediante enfoques multivariados como PCA-env permiten comparar directamente las condiciones ambientales ocupadas por distintas entidades biológicas, cuantificar el solapamiento de nicho y evaluar patrones de divergencia (Broennimann *et al.*, 2012; Guisan *et al.*, 2014).

Mediante un enfoque integrativo buscaremos (1) determinar relaciones de ancestro descendencia de especies de *Strix* en un contexto multiespecífico en base a evidencia molecular, evaluando particularmente las divergencias dentro de *S. rufipes*, (2) evaluar las divergencias vocales entre las subespecies de *S. rufipes* mediante análisis bioacústicos y (3) evaluar las divergencias ecológicas en base a la comparación de nichos ecológicos.

## HIPÓTESIS

### *Hipótesis 1:*

En un contexto multiespecífico dentro del género, *S. rufipes* constituye un linaje monofilético, de modo que las muestras continentales e insulares se agrupan en un solo clado bien soportado. Asimismo, la divergencia genética entre la forma nominal (continental) y *sanborni* (insular) es baja y no es consistente con el nivel esperado para subespecies.

### *Hipótesis 2:*

Las poblaciones continental e insular de *S. rufipes* en Chile no presentan evidencia de divergencia subespecífica, por lo que no se detectarán diferencias significativas en sus patrones bioacústicos ni en la configuración de sus nichos ecológicos.

## OBJETIVOS

### *Objetivo general:*

- (1) Evaluar las subespecies de *S. rufipes* en Chile mediante un enfoque filogenético, bioacústico y de nicho ecológico.

### *Objetivos específicos:*

#### *Enfoque filogenético*

- 1.1 Estimar relaciones de ancestro descendencia entre linajes de *Strix* mediante análisis filogenéticos, con enfoque en *S. rufipes*.
- 1.2 Evaluar el soporte estadístico de las relaciones filogenéticas inferidas e identificar posibles linajes no reconocidos.

#### *Enfoque bioacústico*

- 2.1 Definir los patrones de vocalización característicos de cada población.
- 2.2 Comparar los patrones de vocalización para detectar variaciones bioacústicas significativas.

#### *Enfoque de nicho ecológico*

- 3.1 Caracterizar y comparar el espacio ambiental de las poblaciones continentales e insulares de *S. rufipes* mediante un análisis PCA-env basado en variables bioclimáticas.
- 3.2 Cuantificar la sobreposición del nicho ambiental entre estas poblaciones para evaluar posibles patrones de diferenciación ecológica.

## METODOLOGÍA

### *Muestras*

Este estudio considera un enfoque integrativo con tres fuentes de información. Para el enfoque genético se obtuvieron muestras biológicas correspondientes a sangre o a tejido pectoral, a partir de individuos provenientes de distintos centros de rescate y rehabilitación, tales como Chiloé Silvestre, CEREFAS Valdivia y Centro de Rehabilitación de Aves Rapaces de Chile. Para el enfoque bioacústico se llevó a cabo la descarga de la totalidad audios disponibles de la especie en Macaulay Library de eBird ([search.macaulaylibrary.org/catalog](https://search.macaulaylibrary.org/catalog)), que facilita y recopila grabaciones de vocalizaciones para diversos fines, incluyendo la investigación científica. Finalmente, para el enfoque de nicho ecológico se obtuvieron datos de ocurrencia del Sistema Global de Información de Biodiversidad (GBIF; [www.gbif.org](http://www.gbif.org)), así como de las 19 variables bioclimáticas estándar de la versión 2.1 de WorldClim (Fick & Hijmans, 2017).

### *Enfoque filogenético*

Debido a la limitante respecto a la obtención de muestras, el enfoque permitió abarcar diversas localidades; sin embargo, el tamaño muestral fue reducido ( $n = 6$ ; **Tabla 1**), lo cual es consistente con la baja frecuencia de ingreso de la especie a centros de rescate, asociada a su comportamiento nocturno y baja detectabilidad (Muñoz-Pedreros *et al.*, 2019).

**Tabla 1.** Muestras de *S. rufipes* utilizadas en el análisis genético. Se indican la subespecie, el código de identificación de cada individuo, la localización geográfica aproximada de origen y el tipo de muestra analizada.

Subespecie	Código	Locación	Tipo de muestra
<i>S. r. rufipes</i>	SrC-1	Coñaripe	Sanguínea
<i>S. r. rufipes</i>	SrN-1	Región del Ñuble	Músculo pectoral
<i>S. r. rufipes</i>	SrUFAS-1B	Región Metropolitana*	Sanguínea
<i>S. r. rufipes</i>	SrCRAR-1A	Lago Peñuelas	Sanguínea
<i>S. r. sanborni</i>	SrCh-1	Chiloé	Sanguínea
<i>S. r. sanborni</i>	SrCh-2	Chiloé	Músculo

\*No se especifica procedencia. Ejemplar proveniente de UFAS (Unidad de Rehabilitación de Fauna Silvestre).

El ADN genómico fue extraído utilizando el kit E.Z.N.A. Tissue DNA (D3396-02) y posteriormente cuantificado mediante un espectrofotómetro NanoDrop 2000 (Thermo Scientific). Ensayos preliminares utilizando el gen *cytb* no produjeron amplificaciones consistentes, por lo que se optó por el gen mitocondrial ND1 (*NADH deshidrogenasa subunidad 1*). Este último fue seleccionado debido a su conservación estructural y utilidad en la resolución de relaciones evolutivas (Liu *et al.*, 2014). A su vez, fueron descargadas todas las secuencias disponibles para NAD1 en GenBank, lo que permitió darle más robustez a los análisis (**Tabla 2**).

**Tabla 2.** Secuencias de referencia utilizadas en el análisis filogenético, incluyendo especies del género *Strix* y el grupo externo (*Tyto alba*), junto con sus respectivos números de acceso en GenBank y ubicaciones de origen. Estas secuencias fueron empleadas para contextualizar filogenéticamente las muestras de *S. rufipes* y evaluar sus relaciones evolutivas dentro del clado.

<b>Especie</b>	<b>GenBank</b>	<b>Localidad</b>
<i>Strix uralensis</i>	NC_038218.1	China
<i>Strix uralensis</i>	MG681082.1	China
<i>Strix uralensis</i>	MG681081.1	China
<i>Strix nebulosa</i>	CM120152.1	USA: California (43.63° N, 79.56° W)
<i>Strix leptogrammica</i>	KC953095.1	China
<i>Strix occidentalis</i>	CM060991.1	USA, California (37.97° N, 122.53° W)
<i>Strix occidentalis caurina</i>	MF431746.1	USA, California (37.93° N, 122.54° W)
<i>Strix aluco</i>	NC_072569.1	China (26.82° N, 104.73° E)
<i>Strix aluco</i>	OP850567.1	China
<i>Strix aluco</i>	MN122823.1	No especificado
<i>Strix varia varia</i>	MF431745.1	USA, Ohio (39.08° N, 84.35° W)
<i>Tyto alba</i>	MN356151.1	No especificado

La amplificación se realizó mediante reacción en cadena de polimerasa (PCR) utilizando los partidores ND1 MET (5'-ACCAACATTTTCGGGGTATGGG-3') y ND1 16 DR (5'-CTACGTGATCTGAGTTCAGACCGGAG-3'). Si bien el tamaño esperado del fragmento fue de ~959 pb, las secuencias obtenidas (~1200 pb) fueron editadas y recortadas mediante ProSeq y CodonCode Aligner para estandarizar su longitud. El alineamiento de secuencias se realizó en MUSCLE con 100 iteraciones (Edgar, 2004), lo que produjo una longitud de alineamiento final de 959 pb para 18 muestras.

Utilizamos métodos de inferencia bayesiana (IB) para la reconstrucción filogenética mediante el programa BEAST v. 1.10.4 (Drummond *et al.*, 2012), con el modelo de especiación de Yule como distribución a priori del árbol. Identificamos el modelo de sustitución de nucleótidos que mejor se ajustaba mediante jModeltest 2 (Darriba *et al.*, 2012), que indicó TN93 + I como el modelo que mejor se ajustaba a ND1. Ejecutamos todos los análisis durante 100 millones de generaciones y muestreamos cada 1000 pasos; el primer 25 % de los datos se descartó como fase de calentamiento. La convergencia del análisis MCMC se examinó visualmente en Tracer v1.6 (Rambaut y Drummond, 2009). Posteriormente, los árboles generados fueron resumidos mediante el programa TreeAnnotator, descartando un 10% inicial de las muestras como burn-in, con el objetivo de eliminar la fase inicial de la cadena en la que no se ha alcanzado la convergencia. A partir de los árboles restantes, se obtuvo un árbol de máxima credibilidad de clados (*maximum clade credibility tree, MCC*).

Para complementar la construcción del árbol filogenético, se calculó distancia genética mediante la función *Compute Pairwise Distance* de MEGA11, que generó una matriz comparativa. Sumado a la generación de una red de haplotipos, ejecutada mediante RStudio en base a los paquetes: *Biostrings*, *ape*, *ggplot2*, *sf*, *rnaturalearth*, *rnaturalearthdata*.

### *Enfoque bioacústico*

Se recopilaron 129 grabaciones de vocalizaciones de ejemplares desde el catálogo de Macaulay Library de eBird, que abarcan gran parte de la distribución continental de la especie. Estos fueron filtrados en función de la calidad de audio y la coherencia con la distribución de la especie, quedando una totalidad de 81 audios, 2 de ellos correspondientes a la subespecie insular (**Anexo 1 y 2**).

Para complementar los escasos datos recopilados de la subespecie insular, se realizó un muestreo de cuatro días en la isla Grande de Chiloé en el mes de octubre de 2024, que coincide con el período reproductivo del concón, que se extiende desde octubre a enero (Medrano *et al.* 2018). Fueron seleccionados dos grandes sitios de muestreo en Ancud y Chonchi, con disponibilidad de parches de bosque nativo compuestos principalmente por Coigüe de Chiloé (*Nothofagus nitida*), Tapa (*Laureliopsis philippiana*), Olivillo (*Aetoxicon punctatum*) y Tineo (*Weinmannia trichosperma*), donde se reprodujeron playbacks mediante

un parlante en diferentes puntos de un transecto, con una distancia aproximada mínima de ~400 m entre cada uno de ellos para evitar el doble conteo, que corresponde a un sesgo del método de muestreo (Norambuena & Muñoz-Pedrerros, 2017). Fueron grabados 8 individuos en Ancud y 18 en Chonchi (N = 26 grabaciones totales). Las grabaciones se llevaron a cabo con un equipo ZOOM H4 pro y un micrófono condensador Sennheiser MKE600, en formato WAV, a 24 bits, con una frecuencia de muestreo de 44,1 kHz (Norambuena & Muñoz-Pedrerros, 2017).

Se identificaron los tipos de vocalizaciones siguiendo a Martínez (2005), quien describió tres vocalizaciones: (1) llamada de contacto de pareja *coo-coo-coo*; (2) llamada de contacto de pareja de la hembra *miiiiiiiiooo*, y (3) llamada territorial *coo-coo-juaa-juaa* (Norambuena & Muñoz-Pedrerros, 2017). Para los análisis, se dejó fuera la vocalización de la hembra, al presentar una data muy escasa (N = 2).

Para estandarizar los audios, se utilizó el programa Ocenaudio, ajustando la amplitud de cada grabación a -3 dB. Se realizaron mediciones detalladas de sonogramas en el programa Raven Pro-1.6 (Programa de Investigación en Bioacústica, 2011), utilizando los parámetros del espectrograma por defecto (Tipo de ventana: Hann, tamaño: 256 muestras (= 5,33 ms), filtro de ancho de banda 3dB: 270 (Hz); superposición de cuadrícula de tiempo: 50%, tamaño de salto: 128 muestras (= 2,67 ms); frecuencia de cuadrícula - DFT: 256 muestras, espaciado de cuadrícula: 188 (Hz). Las variables medidas en cada sonograma fueron: (a) frecuencia mínima (Hz), (b) frecuencia máxima (Hz), (c) frecuencia de máxima amplitud (Hz) y (d) duración del canto (s) (**Anexo 1 y 2**) (Norambuena & Muñoz-Pedrerros, 2017).

Fue llevada a cabo la prueba estadística Shapiro-Wilks en R (R Core Team 2023), que evaluó la normalidad de los datos en las variables de vocalización de contacto y territorial, que arrojó los siguientes valores para la vocalización de contacto: (a) frecuencia mínima ( $p = 0,004$ ), (b) frecuencia máxima ( $p = 0,004$ ), (c) frecuencia de máxima amplitud ( $p = 2,88 \times 10^{-7}$ ) y (d) duración del canto ( $p = 2,86 \times 10^{-8}$ ). Para la vocalización territorial se encontró: (a) ( $p = 0,009$ ), (b) ( $p = 0,008$ ), (c) ( $p = 5,96 \times 10^{-8}$ ) y (d) ( $p = 0,007$ ). Estos resultados ( $p < 0,05$  en todos los casos) indican que ninguno de los conjuntos de datos sigue una distribución normal en ambos tipos de vocalización. Para comparar los cantos, se utilizó el paquete de software PRIMER-E Ltd, que permitió realizar un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS)

junto con un análisis de semejanza basado en la distancia euclidiana para las variables consideradas. El escalamiento multidimensional es una rama importante del análisis multivariado que se ha utilizado ampliamente para visualizar relaciones ocultas entre objetos en los datos (Borg & Groenen, 2005; Zhu & Yu, 2009). Para probar el grado de similitud de vocalizaciones para las poblaciones de ambas subespecies, se aplicó ANOSIM, una prueba no paramétrica que se basa en el cálculo de la estadística R sobre las similitudes de rangos entre muestras, cuyos valores pueden variar entre -1 y 1 (Palacios *et al.*, 2008).

### *Enfoque de nicho ecológico*

Se evaluaron las diferencias en el nicho climático entre las subespecies *S. r. sanborni* y *S. r. rufipes* mediante un enfoque basado en el espacio ambiental, utilizando el método PCA-env propuesto por Broennimann *et al.* (2012). Se utilizaron dos tipos de datos: (1) registros de ocurrencia representados por coordenadas, es decir, latitud y longitud (Edwards *et al.*, 2006; Pearson *et al.*, 2007) y (2) capas ambientales, también conocidas como variables climáticas o abióticas (Thuiller *et al.*, 2004; Mota-Vargas & Rojas-Soto, 2016). Integra datos de ocurrencia del Sistema Global de Información de Biodiversidad (GBIF; [www.gbif.org](http://www.gbif.org)), así como las 19 variables bioclimáticas estándar de la versión 2.1 de WorldClim (Fick & Hijmans, 2017), con una resolución espacial de 30 segundos ( $\sim 1 \text{ km}^2$ ) que corresponden al promedio para los años 1970-2000. Se analizaron registros de ocurrencia, incluyendo inicialmente 246 registros para Chiloé y 3901 para continente, los cuales fueron importados en R mediante el paquete *readr*. Posteriormente, los datos fueron estandarizados y filtrados con *dplyr*, renombrando las columnas de coordenadas geográficas y eliminando registros con valores faltantes en latitud o longitud, así como duplicados. Este procedimiento redujo el conjunto de datos a 100 registros para Chiloé y 1475 para el continente. Las capas bioclimáticas de WorldClim v2.1 (Fick & Hijmans, 2017) fueron cargadas y procesadas con *terra*, y la generación de polígonos Background mediante buffers de 100 km se realizaron con *sfy terra*. A partir de estos buffers se delimitaron las condiciones ambientales disponibles para cada subespecie, obteniéndose un Background combinado de 1475141 celdas, con 53030 celdas para Chiloé y 1419111 para el continente.

Las variables bioclimáticas fueron extraídas para los puntos de ocurrencia y para los backgrounds mediante *terra*, y posteriormente se evaluó la colinealidad entre variables a partir de una matriz de correlación, debido a que coeficientes altamente correlacionados pueden presentar errores estándar inflados (Dormann *et al.*, 2013). Esta reducción de redundancia se implementó en R mediante funciones base y *dplyr*, reteniéndose 6 variables no colineales: bio3, bio4, bio10, bio13, bio15 y bio18. Con este subconjunto se construyó un análisis de componentes principales en el espacio ambiental (PCA-env) utilizando el paquete *ade4*, mediante la función *dudi.pca*, y luego se proyectaron en dicho espacio tanto las ocurrencias como los backgrounds de cada subespecie (**Fig. 11, a y b**).

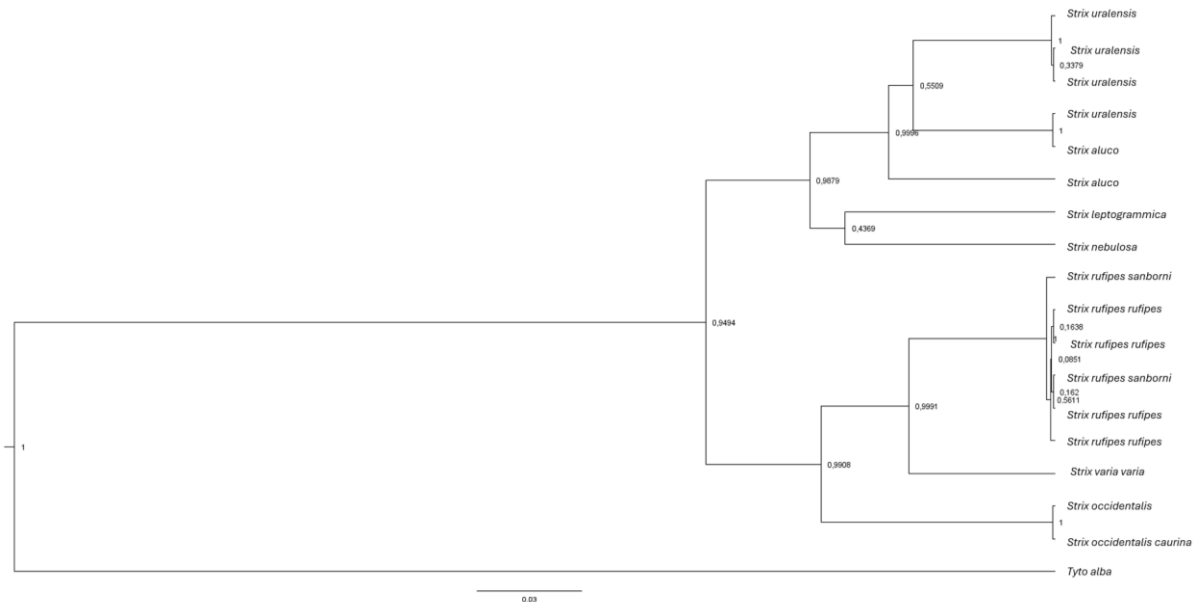
La estimación de densidad de nicho en el espacio PCA se realizó con el paquete *ecospat* mediante la función *ecospat.grid.clim.dyn*, que permite representar la ocupación del nicho corrigiendo por la disponibilidad ambiental (Broennimann *et al.*, 2012). El solapamiento de nicho fue cuantificado mediante los índices D de Schoener e I de Hellinger, los cuales varían entre 0 (sin solapamiento) y 1 (solapamiento completo) (Schoener, 1968; Warren *et al.*, 2008).

La equivalencia de nicho fue evaluada mediante una prueba de permutación (*ecospat.niche.equivalency.test*), la cual compara el solapamiento observado con una distribución nula generada al redistribuir aleatoriamente las ocurrencias entre los grupos (Warren *et al.*, 2008; Broennimann *et al.*, 2012). Finalmente, la dinámica de nicho fue cuantificada en términos de (1) expansión, (2) estabilidad y (3) unfilling mediante *ecospat.niche.dyn.index*, siguiendo el marco conceptual desarrollado por Broennimann *et al.* (2012) y ampliado por Guisan *et al.* (2014), que permite descomponer las diferencias de nicho en componentes ecológicamente interpretables.

## RESULTADOS

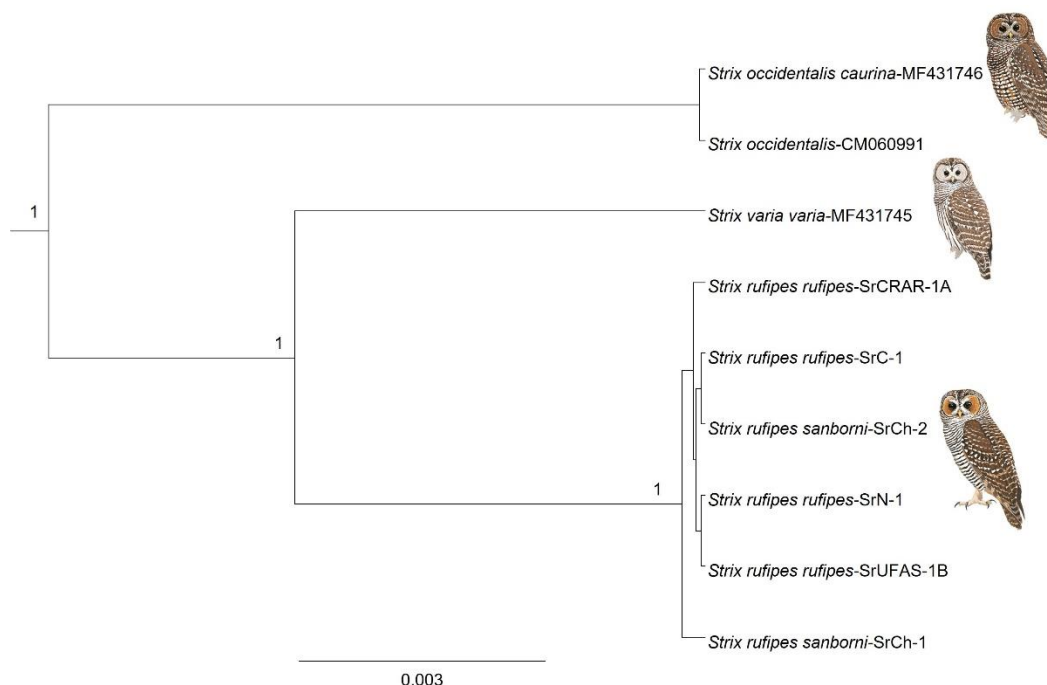
### Enfoque filogenético

El análisis filogenético basado en secuencias mitocondriales (ND1) evidencia al género *Strix* como monofilético (PP 1,0; **Fig. 1**), donde las secuencias analizadas se agrupan en clados consistentes con la taxonomía previamente descrita, con *S. rufipes* y *S. varia* como especies hermanas o estrechamente relacionadas, mientras que *S. occidentalis* aparece como linaje próximo a este grupo, en concordancia con sus distribuciones en el continente americano (König & Weick, 2008), similar ocurre para *S. aluco* con *S. uralensis* y *S. leptogrammica* con *S. nebulosa*, quienes están estrechamente relacionadas (Robb *et al.*, 2016; Wink & Sauer-Gurth, 2021). Por otro lado, *S. aluco* (MN122823) y *S. uralensis* (MG681081) se agrupan en un mismo clado con alto soporte, en concordancia con lo reportado previamente por Wang *et al.* (2023).



**Figura 1.** Árbol filogenético inferido a partir de secuencias del gen mitocondrial ND1 para especies del género *Strix*, incluyendo muestras de *S. rufipes*. El árbol corresponde al consenso máximo de credibilidad de clado (MCCT) obtenido a partir de un análisis bayesiano de 100 millones de iteraciones. Las longitudes de rama son proporcionales a la divergencia genética (sustituciones por sitio) y el clado correspondiente a *S. rufipes* incluye individuos de distintas localidades de Chile (**Tabla 1**), mostrando baja divergencia interna. *Tyto alba* fue utilizado como grupo externo.

Para el caso de *S. rufipes*, las secuencias formaron un clado monofilético y las muestras correspondientes a Chiloé y continente se intercalan sin formar agrupamientos exclusivos por localidad o subespecie (**Fig. 2**). Las longitudes de rama cortas dentro de este clado sugieren baja diferenciación genética.



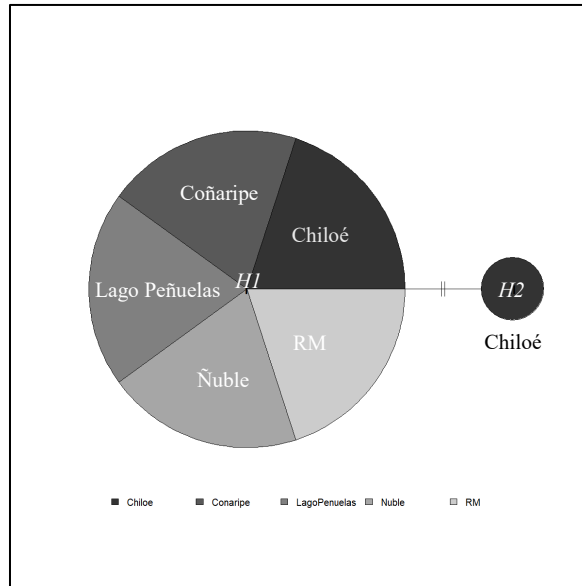
**Figura 2.** Árbol filogenético inferido a partir de secuencias del gen mitocondrial ND1 para la especie *S. rufipes*. El árbol corresponde al consenso máximo de credibilidad de clado (MCCT) obtenido a partir de un análisis bayesiano de 100 millones de iteraciones, incluyendo individuos de distintas localidades de Chile (**Tabla 1**). Ambas subespecies representadas (*S. r. rufipes* y *S. r. sanborni*) se agrupan en un clado monofilético con escasa divergencia genética interna. *S. varia* aparece como especie hermana de *S. rufipes*, mientras que *S. occidentalis* se posiciona como un linaje cercano a este grupo.

La distancia genética calculada para complementar el árbol filogenético mostró valores iguales a 0 para todas las secuencias excepto para un individuo de Chiloé (código *SrCh-1*), obteniendo un valor de 0,002 (**Tabla 3**), concordante a la baja diferenciación genética mostrada en la **Figura 2**.

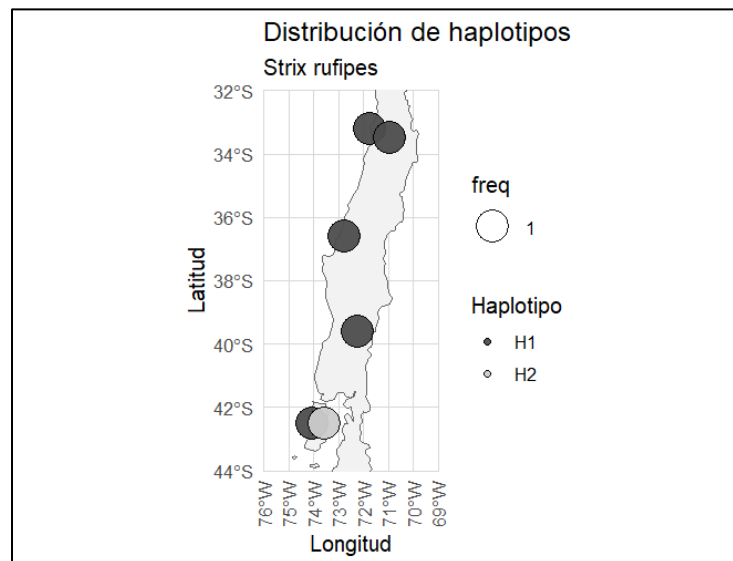
**Tabla 3.** Matriz de distancias genéticas entre las muestras de *S. rufipes*, calculadas a partir del gen mitocondrial ND1 utilizando el software MEGA11. Los valores representan el número de sustituciones por sitio entre pares de individuos. Se observa una baja divergencia genética entre las muestras, con valores iguales a 0 excepto para la muestra SrCh-1 (=0,002).

	SrC-1	SrCRAR-1A	SrCh-1	SrCh-2	SrN-1	SrUFAS-1B
SrC-1						
SrCRAR-1A	<b>0,000</b>					
SrCh-1	<b>0,002</b>	<b>0,002</b>				
SrCh-2	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,002</b>			
SrN1	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,002</b>	<b>0,000</b>		
SrUFAS-1B	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	<b>0,002</b>	<b>0,000</b>	<b>0,000</b>	

La red de haplotipos evidencia un haplotipo predominante compartido por múltiples localidades y un segundo haplotipo de baja frecuencia exclusivamente de Chiloé y separado por un paso mutacional, lo que sugiere una baja diferenciación genética entre las muestras analizadas (**Fig. 3**). En la **Figura 4** se representan los haplotipos en el espacio geográfico, que revela que, de los dos haplotipos presentes, H2 se presenta exclusivamente en un ejemplar de Chiloé.



**Figura 3.** Red de haplotipos de *S. rufipes* inferida a partir de secuencias del gen mitocondrial ND1 en el entorno R, utilizando los paquetes Biostrings, ape y pegas. Cada círculo representa un haplotipo y los sectores en escala de grises indican la proporción de individuos provenientes de las distintas localidades (Chiloé, Coñaripe, Lago Peñuelas, Ñuble y Región Metropolitana). A la izquierda se muestra H1, mientras que a la derecha H2.



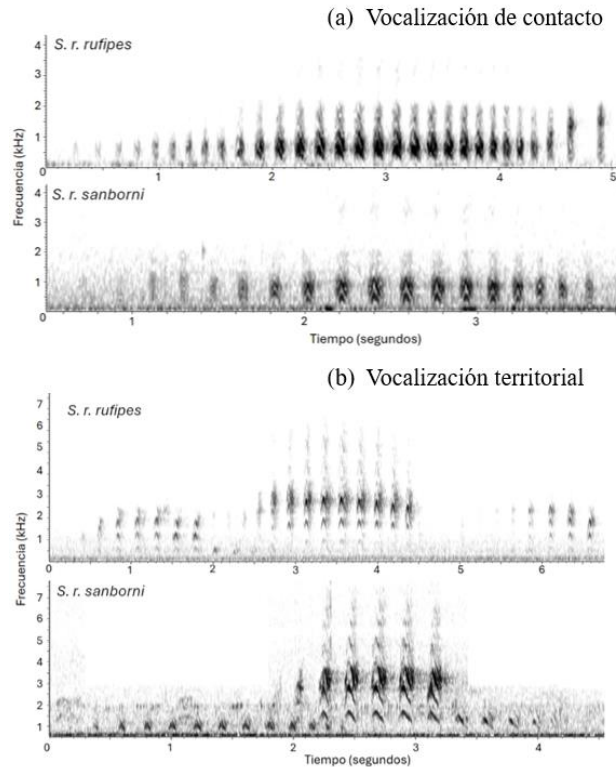
**Figura 4.** Distribución geográfica de los haplotipos de *S. rufipes* inferidos a partir de secuencias del gen mitocondrial ND1. El mapa fue generado en RStudio utilizando los paquetes ggplot2, sf y rnaturalearth. Cada punto representa la presencia de un haplotipo en una localidad. Se diferencian en escala de grises (H1 y H2).

### *Enfoque bioacústico*

Se evaluaron 107 vocalizaciones en total, 79 de ellas corresponden a la distribución continental del concón y 28 a la distribución insular. Los análisis bioacústicos mostraron que no existen diferencias significativas en la vocalización territorial (ANOSIM:  $R = 0,077$ ;  $p > 0,05$ ), ni en la vocalización de contacto (ANOSIM  $R = 0,21$ ;  $p > 0,05$ ) entre las poblaciones continentales e insulares de *S. rufipes* (**Fig. 5; a y b**) (**Tabla 4**).

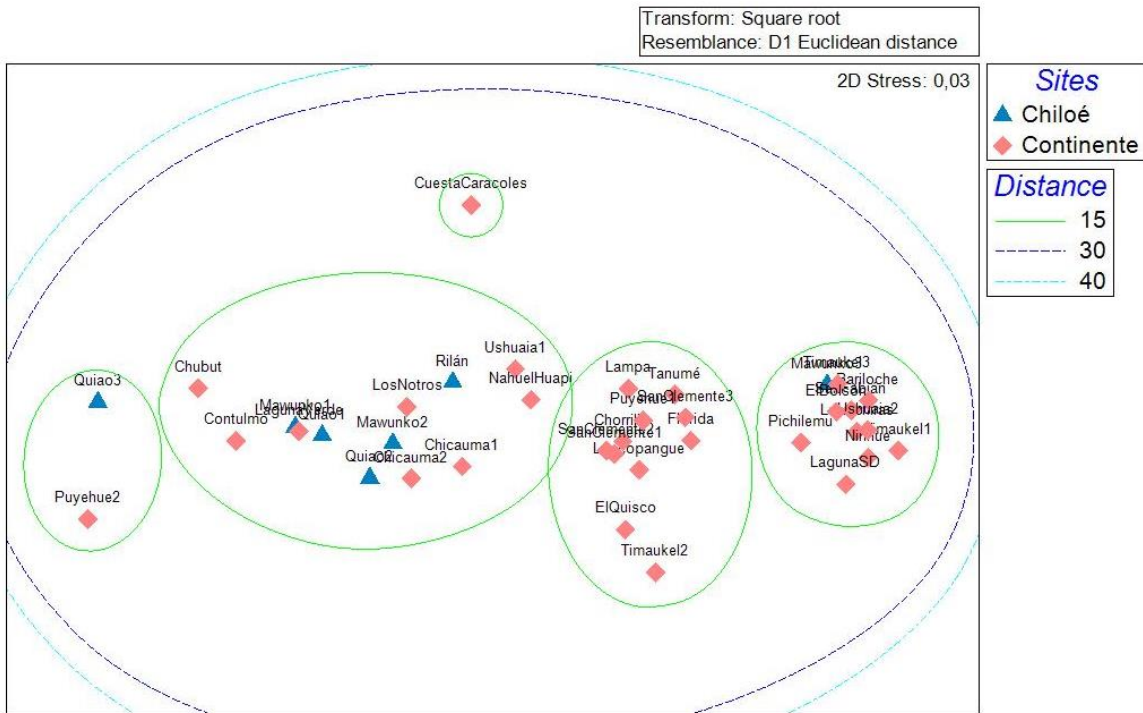
**Tabla 4.** Resultados del análisis ANOSIM para vocalizaciones de contacto y territoriales. El valor  $R$  nos indica que existe una diferenciación en las vocalizaciones de contacto, mientras que la diferenciación en las vocalizaciones territoriales es menor. No hay diferencias significativas entre la vocalización territorial ( $R = 0,077$ ;  $p > 0,05$ ), ni en la vocalización de contacto ( $R = 0,21$ ;  $p > 0,05$ ).

<i>Tipo de vocalización</i>	<i>Global R</i>	<i>Nivel de significancia (%)</i>	<i>Número de permutaciones</i>	<i>Permutaciones <math>\geq</math> Global R</i>
Contacto	0,21	1,9	999	18
Territorial	0,077	4,2	999	41

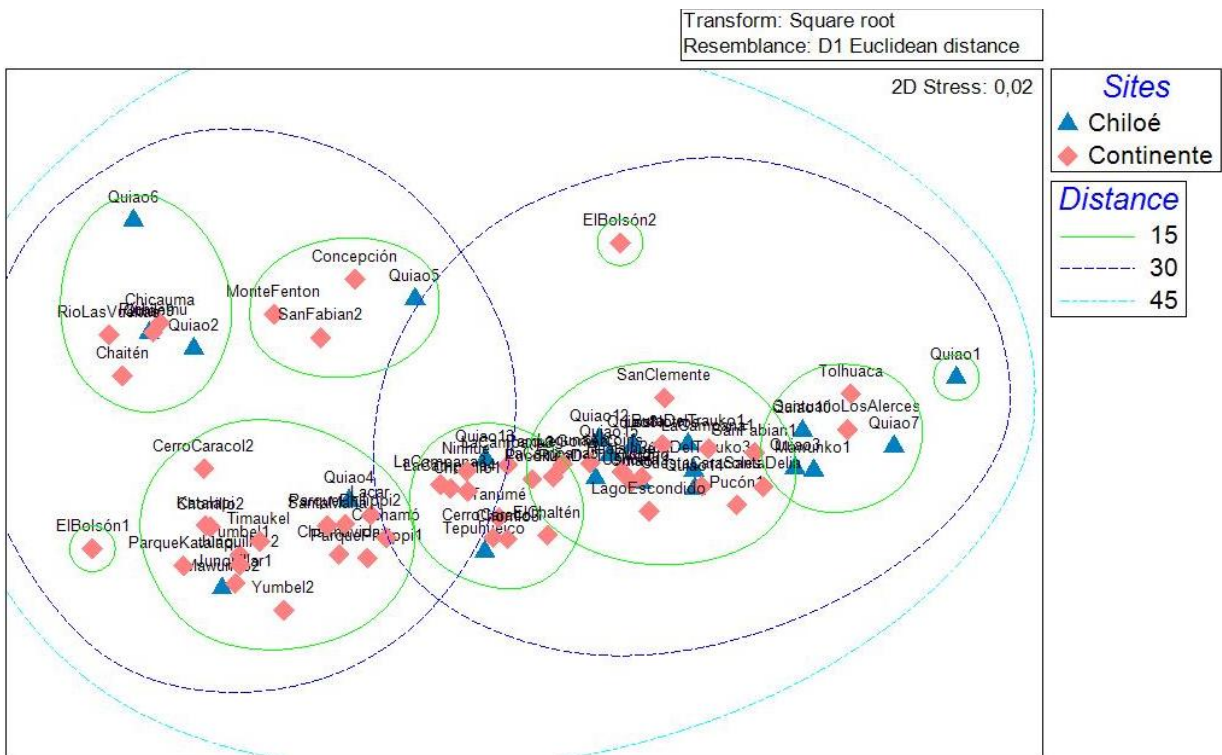


**Figura 5.** Espectrogramas extraídos de Raven Pro que muestran la comparación de la vocalización de contacto (a) y territorial (b) para ejemplares de ambas subespecies.

El análisis nMDS indicó una alta similitud en las vocalizaciones de contacto y territoriales entre ejemplares de continente e isla (**Fig. 6 y 7**). Esto indica que, aunque hay subgrupos con mayor cercanía (como los definidos por las elipses de 15), no existen diferencias extremas entre las muestras. Los valores de estrés obtenidos para los modelos fueron bajos (Stress: 0,03 para vocalización de contacto y 0,02 para vocalización territorial), lo que refleja una representación precisa de las relaciones originales de las muestras.

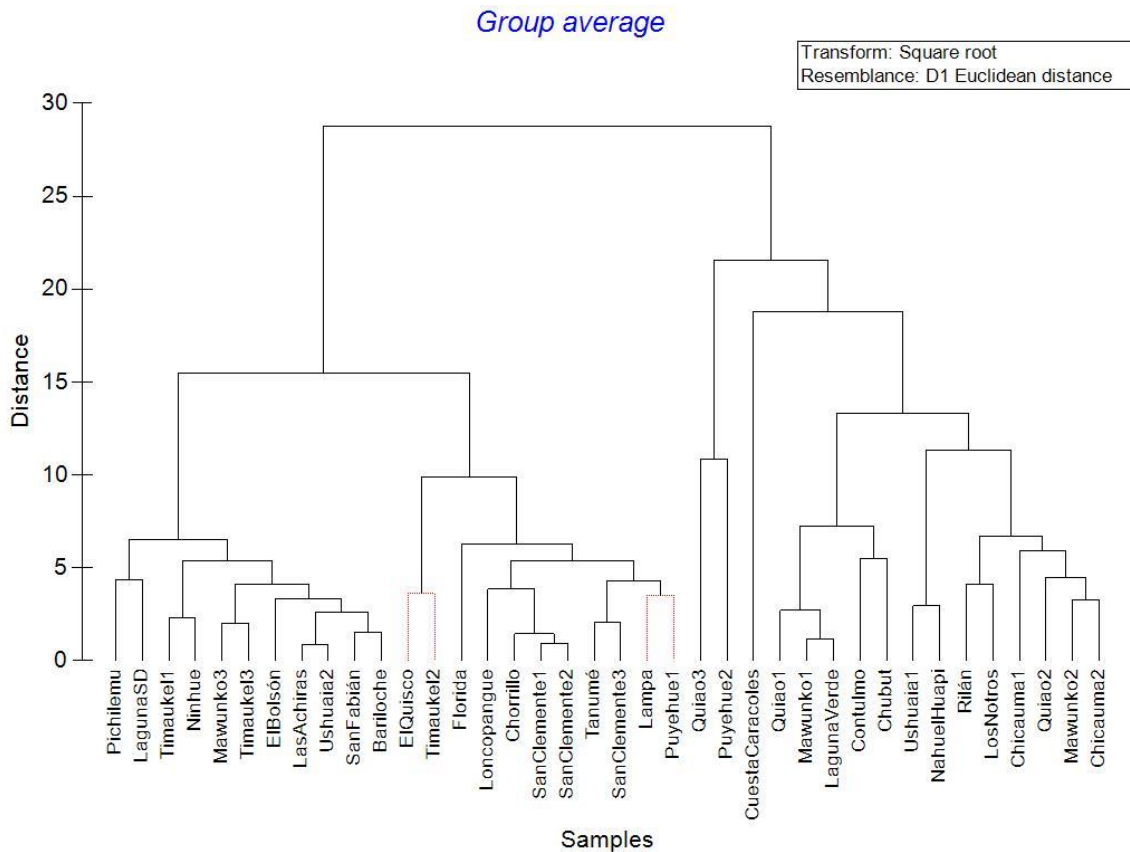


**Figura 6.** Ordenamiento multidimensional no-Métrico (nMDS) de la vocalización de contacto del concón basado en distancia Euclidiana. El gráfico representa la distribución de las muestras de Chiloé (triángulos azules) y del continente (rombos rojos). Elipses muestran niveles de similitud entre áreas. El bajo valor de estrés del modelo (Stress: 0,03) sugiere que el análisis representa de buena forma las relaciones originales de las muestras



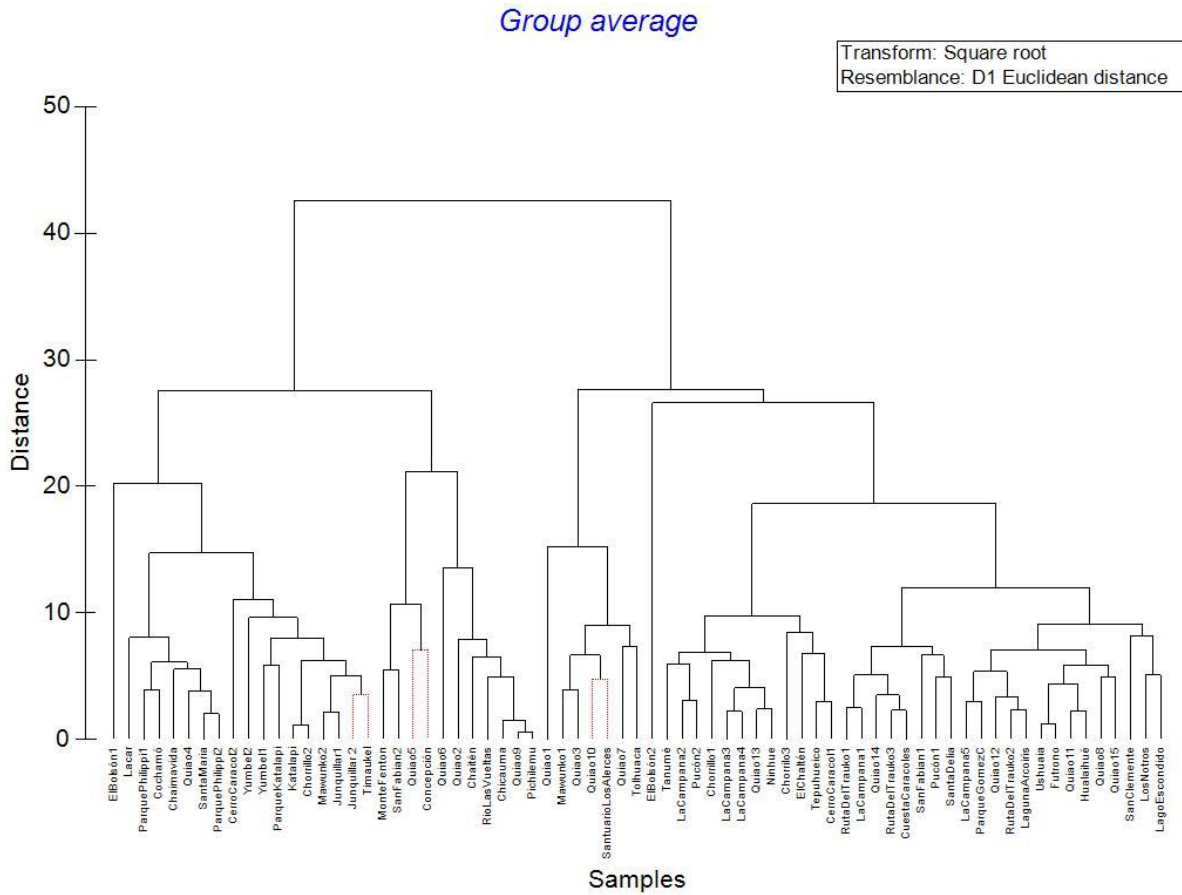
**Figura 7.** Ordenamiento multidimensional no-Métrico (nMDS) de la vocalización territorial del concón basado en distancia Euclidiana. El gráfico representa la distribución de las muestras de Chiloé (triángulos azules) y del continente (rombos rojos). Elipses muestran niveles de similitud entre áreas. El bajo valor de estrés del modelo (Stress: 0,02) sugiere que el análisis representa de buena forma las relaciones originales de las muestras.

*Vocalización de contacto.* Tanto el dendograma (**Fig. 8**) como el nMDS (**Fig. 6**) del análisis de las vocalizaciones de contacto, indican que, aunque existen subgrupos con diferentes niveles de similitud, como las agrupaciones específicas de sitios de Chiloé y el continente, en un nivel global, podemos considerar los sitios como similares (distancia < 30). En la gran elipse central de distancia < 15, se observan puntos similares entre sí entre las ubicaciones de Chonchi, Castro y Parque Mawunko, que se encuentran en Chiloé, lo que demostraría, en consecuencia, gran similitud entre ejemplares de Chiloé (**Fig. 6**). Sin embargo, se muestra solapamiento con puntos del continente, como Laguna Verde y Chicauma, región de Los Lagos y región Metropolitana, respectivamente, lo que sugiere características compartidas entre algunos sitios de ambas regiones. Un punto correspondiente al sector de Parque Mawunko (Mawunko3) en Chiloé, se muestra alejado de las demás zonas de la isla, mostrando mayor similitud con puntos de Chile continental y Argentina. A pesar de que en los sitios con mayor distancia (elipse de 30), se muestran puntos más alejados, aún mantienen cierta relación en función de la matriz de similitud. Aunque hay variabilidad entre los sitios, no hay grupos extremadamente distantes o totalmente diferentes. Esto indica que todos los sitios comparten cierta relación o similitud en términos de las variables consideradas.



**Figura 8.** Dendrograma llevado a cabo en PRIMER-e, basado en distancia Euclidiana de vocalizaciones de contacto de distintos ejemplares de *S. r. sanborni* y *S. r. rufipes*. El color rojo indica grupos definidos automáticamente por el software al aplicar un nivel de corte (cut-off).

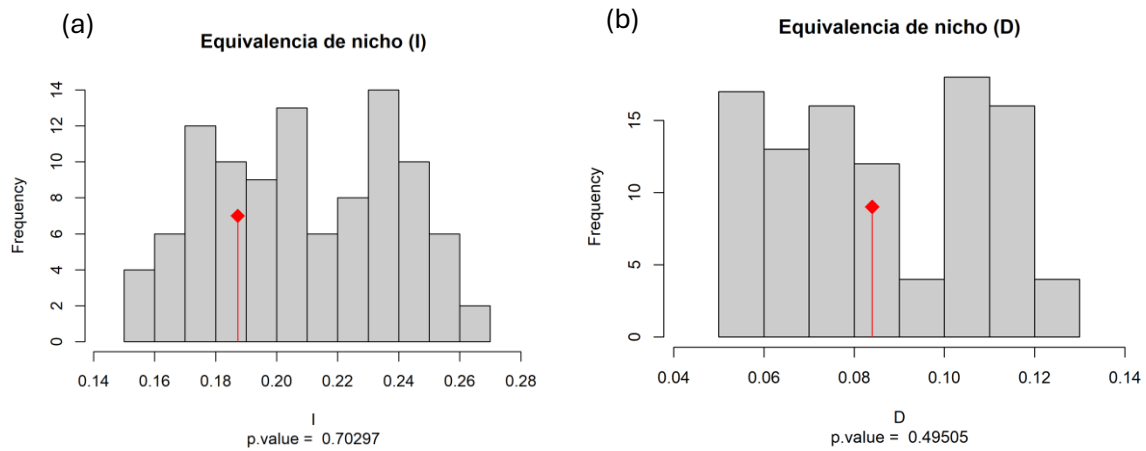
*Vocalización territorial.* Las localidades de Chiloé se encuentran solapadas con varios puntos correspondientes al continente (**Fig. 7 y 9**). Aunque en las pequeñas elipses de 15 puntos de distancia a la derecha (**Fig. 7**), se observa gran similitud entre ejemplares de Chiloé, como lo son, por ejemplo, puntos de vocalizaciones grabadas en Chonchi (Quiao 1, 7, 3 y 10) y en el Parque Mawunko (Mawunko 1), otros puntos del mismo sector, como Quiao 6, muestran mayor diferenciación. A pesar de esto, en general, se muestra una alta similitud entre elipses (distancia < 45) y entre puntos continentales e insulares. Para ambas vocalizaciones encontramos gran similitud entre cada uno de los puntos, a pesar de la heterogeneidad que se muestra con elipses de menor distancia.



**Figura 9.** Dendrograma llevado a cabo en PRIMER-e, basado en distancia Euclidiana de vocalizaciones territoriales de distintos ejemplares de *S. r. sanborni* y *S. r. rufipes*. El color rojo indica grupos definidos automáticamente por el software al aplicar un nivel de corte (cut-off).

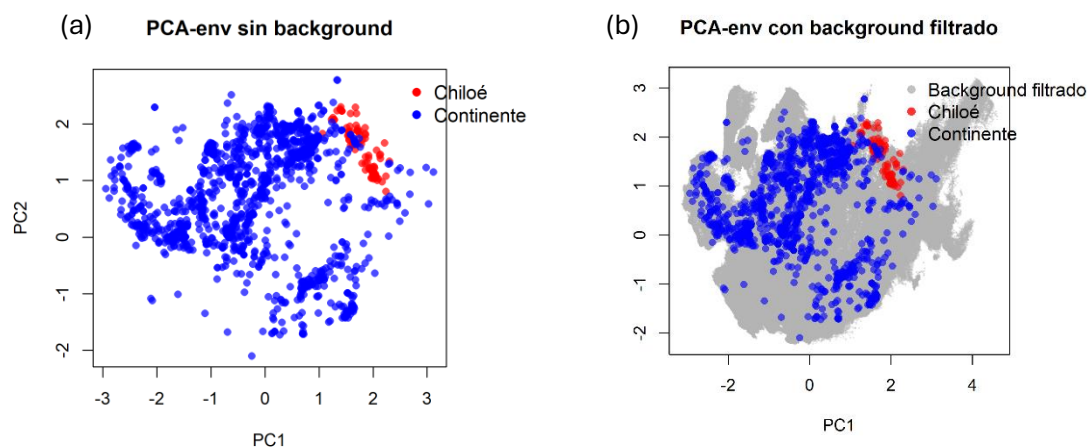
### Enfoque de nicho ecológico

El análisis de solapamiento de nicho mediante el enfoque PCA-env reveló una baja superposición entre *S. r. sanborni* (Chiloé) y *S. r. rufipes* (continente), con valores de Schoener's  $D = 0,084$  e índice de Hellinger  $I = 0,187$ , indicando bajo solapamiento entre ambas unidades. Los test de equivalencia no fueron significativos ( $p > 0,05$ ), con un valor Pd (D) de 0,495 y P(I) de 0,702, indicando que las diferencias observadas no son mayores a las esperadas por azar dadas las condiciones ambientales disponibles (**Fig. 10**) (Warren *et al.*, 2008). En términos de dinámica de nicho, se observó una alta expansión (0,842) asociada al nicho continental, junto con una baja estabilidad (0,157) y un valor prácticamente nulo de unfilling (0,004).



**Figura 10.** Gráficos asociados a test de equivalencia con resultados no significativos ( $p > 0.05$ ).

La inclusión del background permite evidenciar que la población insular ocupa un subconjunto del espacio ambiental continental (**Fig. 11, a y b**), indicando una estructura de nicho anidada y una mayor amplitud ecológica en la población continental. Es fundamental su inclusión para evitar interpretaciones sesgadas, ya que permite distinguir entre diferencias reales en la ocupación del nicho y artefactos derivados en la disponibilidad ambiental (Broennimann *et al.*, 2012; Guisan *et al.*, 2014).



**Figura 11.** Representación del espacio ambiental mediante análisis PCA-env para *S. rufipes*. (a) PCA-env sin background, mostrando únicamente las ocurrencias de *S. r. sanborni* (rojo) y *S. r. rufipes* (azul). (b) PCA-env con background filtrado (gris), donde las ocurrencias se proyectan sobre el espacio ambiental disponible.

## DISCUSIÓN

Los resultados obtenidos en este estudio no evidencian una diferenciación consistente entre las poblaciones continentales e insulares de *S. rufipes*. El análisis genético mostró una baja divergencia entre los individuos analizados, sin una estructura filogenética clara que respalde la existencia de linajes diferenciados, los análisis bioacústicos no detectaron diferencias significativas en las vocalizaciones entre ambas poblaciones, y el análisis de nicho ecológico, aunque indicó un bajo solapamiento aparente entre ambas entidades, la descomposición de la dinámica de nicho evidenció que la población insular ocupa un subconjunto del espacio ambiental disponible en el continente. A continuación, se desglosa cada enfoque.

### *Enfoque filogenético*

El árbol filogenético que incluye las muestras continentales e insulares de *S. rufipes*, no presenta clados geográficamente estructurados o agrupados según la taxonomía actual de la especie. Esto se respalda, además, por la distancia genética y la red de haplotipos que no muestran una diferenciación clara entre subespecies (**Fig. 2 y 3 y Tabla 3**). Para otras especies de *Strix* en América en donde existe evidencia de subespeciación, como *S. nebulosa*, los análisis filogenéticos determinaron que el linaje de Sierra Nevada (*S. n. yosemitensis*) ha experimentado una larga historia de aislamiento respecto a otras poblaciones de la especie (*S. n. nebulosa*) y los haplotipos evidencian un linaje geográficamente agrupado, donde las tres muestras para esa distribución forman un clado monofilético (Hull *et al.*, 2010). Otro ejemplo es el búho moteado, que presentaría la subespecie del noroeste del Pacífico (*S. o. caurina*) y la subespecie de la Sierra Nevada (*S. o. occidentalis*), siendo estas recíprocamente monofiléticas, reforzando la evidencia de su divergencia (Barrowclough *et al.*, 1999; Haig *et al.*, 2004; Hull *et al.*, 2010). Ambas corresponden a especies con distribución en América (König & Weick, 2008) y a linajes cercanos a *S. rufipes* (**Fig. 1**). Sin embargo, la ausencia de una diferenciación clara en *S. rufipes* sugiere que los procesos que han promovido la divergencia en otros taxa del género podrían no estar operando de la misma manera en esta especie. En este sentido, la diferenciación dependerá de la eficacia de las barreras externas y del ambiente en que habitan (Smith & Smith, 2007). A pesar de que las poblaciones insulares ilustran de forma clara esta dinámica, ya que el impedimento físico al flujo génico favorece

la divergencia en aislamiento (Mayr, 1963), estudios de genética de poblaciones en *S. occidentalis* han mostrado que, aun cuando las subespecies son reconocibles genéticamente, sus límites pueden ser permeables y presentar introgresión en zonas de contacto, así como eventos de dispersión a larga distancia, para el caso de tres subespecies: *S. o. occidentalis*, *S. o. caurina* y *S. o. lucida* (Funk *et al.*, 2008). Estos resultados muestran que la existencia de diferenciación no implica aislamiento absoluto. En ese contexto, y considerando el amplio rango de hogar descrito para *S. rufipes*, surge la interrogante sobre la eficacia del Canal de Chacao como barrera al flujo génico. Así, es posible que esta barrera no sea completamente restrictiva, lo que contribuiría a explicar la ausencia de diferenciación genética significativa.

Un posible antecedente que, sumado a la escasa distancia mínima (~2.35 km) que separa la zona norte de la Isla Grande de Chiloé de la porción continental más cercana, podría explicar la baja divergencia encontrada, corresponde a los procesos biogeográficos históricos ocurridos durante el Pleistoceno, periodo en el cual los avances glaciares afectaron los ambientes físicos y biológicos del hemisferio sur (Villagrán y Armesto, 2005), incluyendo eventos como la glaciación Llanquihue (Llanquihue I, ~70.000 años atrás; Rabassa & Clapperton, 1990). Este escenario habría dado origen a un modelo de contracción–expansión, el cual predice que las poblaciones afectadas por estos cambios de hábitat habrían experimentado una rápida expansión poblacional a medida que se colonizaban hábitats previamente inadecuados, incluyendo gran parte del Archipiélago de Chiloé y zonas continentales cercanas (Nuñez *et al.*, 2011). Esto se ejemplifica con un estudio de la rana de hojarasca austral (*Eupsophus calcaratus*), en donde los análisis demográficos muestran que la estructura genética de *E. calcaratus* presenta señales de expansión poblacional asociadas al retroceso glacial (Nuñez *et al.*, 2011), caracterizadas por una diversidad haplotípica y baja diversidad nucleotídica, consistentes con una expansión reciente y sugiriendo conectividad histórica entre poblaciones insulares y continentales. Considerando que las aves poseen una gran capacidad de dispersión y desplazamiento (König *et al.*, 2016) en comparación con otros vertebrados terrestres como los anfibios, la posibilidad de flujo génico entre ambas poblaciones podría explicarse mediante estos patrones biogeográficos. Asimismo, la monofilia establecida en los resultados para *S. aluco* (OP850567) y *S. uralensis* (MG681081) y encontrada previamente por Wang *et al.* (2023) podría explicarse por procesos históricos asociados a los ciclos glaciales del Pleistoceno, los cuales promovieron aislamiento en

refugios y posteriores expansiones, favoreciendo la divergencia y estructuración genética de las poblaciones, indicando la relevancia de estos eventos en la diversidad genética de las especies (Leonard *et al.*, 2015). En este sentido, es necesario llevar a cabo estudios con un mayor tamaño muestral que permitan evaluar estadísticos de diferenciación genética, como  $F_{st}$ , ampliamente utilizados para caracterizar la estructura genética y el grado de diferenciación entre poblaciones (Wright, 1951; Weir & Cockerham, 1984).

#### *Enfoque bioacústico*

La similitud de las muestras vocales analizadas respalda la hipótesis de que no existen diferencias significativas en las características vocales entre las poblaciones continentales e insulares del concón (Fig. 4 y 5). Este hallazgo es consistente con los análisis nMDS y ANOSIM, donde se evidenció una baja diferenciación, especialmente en las vocalizaciones territoriales. Sin embargo, se observaron algunas variaciones individuales, como es el caso de los ejemplares del sector Quiao, en Chonchi. Estas diferencias podrían estar relacionadas con la individualidad vocal, un fenómeno previamente documentado en otras especies de búhos que dependen del canal acústico para la comunicación nocturna (Madhavan & Linhart, 2024).

Aplicando la individualidad vocal en otras subespecies del género *Strix*, se han encontrado resultados similares, como el caso de un estudio que comparó la individualidad en dos subespecies del cárabo común (*S. aluco*), la subespecie euroasiática y la caucásica, *S. a. aluco* y *S. a. wilkinsonii*, respectivamente (Shekhovtsov & Sharikov, 2015). Para las cuales fueron encontrados diferentes niveles de individualidad vocal. En este caso, el éxito en la discriminación vocal fue mayor en *S. a. aluco* (98%) que en *S. a. wilkinsonii* (77%) (Shekhovtsov & Sharikov, 2015).

La individualidad vocal en búhos puede ser resultado de factores ambientales, aprendizaje del entorno, o herencia genética (Wyman *et al.*, 2022). Por ejemplo, los machos de los autillos europeos (*Otus scops*) utilizan llamadas distintivas para anunciarse a las hembras y para proclamar y defender sus territorios frente a otros individuos de la misma especie (Grieco, 2018). También encontramos evidencia de aquello en los búhos lapones (*S. nebulosa*), donde, tanto los machos como las hembras, emiten ululatos altamente individuales para la defensa territorial y el reconocimiento social, los cuales también permanecen estables a lo largo de

las estaciones (Rognan *et al.*, 2009; Madhavan & Linhart, 2024). Para que una señal de identidad sea eficiente en el reconocimiento individual, la variación entre individuos debe ser consistentemente mayor que la variación dentro de un mismo individuo (Beecher, 1989; Pollard *et al.*, 2010). A pesar de que en las muestras analizadas la variación entre individuos fue alta, lo que podría apuntar a la existencia de esta individualidad vocal en el concón, nuestros datos no permiten evaluar con precisión la variación intraindividual, lo que constituye una línea de investigación futura interesante y necesaria para corroborar estos hallazgos.

Esta individualidad podría ser aplicable a *S. rufipes*, dada su relación filogenética con otras especies del género *Strix*, ya que, a pesar de que las especies de búhos son típicamente consideradas no aprendices (Ten Cate, 2021), las firmas vocales individuales parecen estar determinadas genéticamente (Madhavan & Linhart, 2024).

La caracterización de las vocalizaciones llevada a cabo es relevante, pues es un aspecto poco estudiado del concón, que solo ha tenido descripciones onomatopéyicas establecidas (Martínez, 2005; Norambuena & Muñoz-Pedrerros, 2017). Este enfoque más detallado mediante análisis acústicos permite obtener una visión más objetiva y cuantificable de las vocalizaciones de la especie, lo que contribuye a una mejor comprensión de su comportamiento, territorialidad y comunicaciones sociales.

#### *Enfoque de nicho ecológico*

A pesar del bajo solapamiento observado entre las poblaciones insular y continental de *S. rufipes*, los test de equivalencia no significativos sugieren que las diferencias observadas en el espacio ambiental no son mayores a las esperadas por azar dadas las condiciones ambientales accesibles para cada población (Warren *et al.*, 2008).

A pesar de ello, el análisis de dinámica de nicho permite evidenciar que la estabilidad (stability), que corresponde a la proporción del nicho de referencia (z1) que se superpone con el nicho comparado (z2) (Broennimann *et al.*, 2012, Guisan *et al.*, 2014), indica que solo un 15.7% del nicho de *sanborni* es compartido con *rufipes*, apoyando el bajo solapamiento. El unfilling, por otro lado, que corresponde a la proporción del nicho de referencia (z1) que no está ocupado en el nicho comparado (z2) (Petitpierre *et al.*, 2012), es casi nulo (0,004), lo que indica que el nicho de la población insular se encuentra casi completamente contenido

dentro del nicho de la población continental. En conjunto con la alta expansión observada para el nicho continental (0,842), los resultados indican que, más que una divergencia ecológica completa entre subespecies existiría una diferenciación parcial asociada a restricciones espaciales o históricas, aunque los análisis de equivalencia y similitud de nicho detectan patrones, pero no explican los mecanismos causales subyacentes (Warren *et al.*, 2008).

Una posible explicación para este patrón radica en que Chiloé y amplias zonas del sur de Chile continental pertenecen a una misma ecorregión de bosques templados, caracterizada por condiciones climáticas similares (Hansen *et al.*, 2013). En concordancia con estudios previos, las variables climáticas constituyen los principales determinantes de la distribución en el género *Strix*, mientras que la cobertura vegetal desempeña un rol secundario (Girini *et al.*, 2017). Bajo este escenario, la población insular no estaría expuesta a condiciones ambientales significativamente distintas que promuevan diferenciación ecológica, sino que ocuparía un subconjunto del nicho climático ya disponible en el continente (Broennimann *et al.*, 2012; Guisan *et al.*, 2014).

Considerando que las variaciones entre el continente y Chiloé evidenciaron un bajo solapamiento, a pesar de corresponder a grupos vegetales similares, resulta relevante incorporar el efecto de barreras geográficas en la estructuración del nicho. En este contexto, es importante evaluar las poblaciones de *S. r. rufipes* en Argentina, cuya distribución se extiende aproximadamente entre los 39°S y 55°S, desde el noroeste de la provincia de Neuquén hasta el sur de Tierra del Fuego (Trejo *et al.*, 2006). Sin embargo, esta distribución ha sido escasamente estudiada, con información limitada y predominantemente basada en datos provenientes de Chile (Wallace, 2010).

En cuanto a las posibles variaciones de hábitat, se ha documentado la presencia de la especie en ambientes de ecotono estepa-bosque y estepa en la provincia de Neuquén (Girini *et al.*, 2016). La estepa patagónica corresponde a una formación vegetal dominada por arbustos bajos, que se extiende ampliamente en la región (Cabrera, 1971). Estas diferencias ambientales podrían favorecer la divergencia genética como resultado de adaptaciones a distintas condiciones ecológicas, contribuyendo potencialmente a procesos de especiación (Futuyma & Kirkpatrick, 2017). Lo cual sería interesante evaluar en futuras investigaciones.

El integrar líneas de evidencia adicionales, tales como análisis morfométricos, ecológicos y bioacústicos más detallados, así como fortalecer la inferencia genética mediante un mayor tamaño muestral y el uso de marcadores de mayor resolución es relevante para seguir evaluando la pregunta de investigación planteada, dado que constituyen una fuente robusta para evaluar procesos de diferenciación intraespecífica (Padial *et al.*, 2019).

## CONCLUSIÓN

En conjunto, los tres enfoques analíticos evaluados no evidencian divergencia subespecífica entre las poblaciones continentales e insulares de *S. rufipes*, lo que respalda las hipótesis planteadas. Se apoya la *H1*, en la que en un contexto multiespecífico, *S. rufipes* constituye un linaje monofilético, donde las muestras continentales e insulares se agrupan en un solo clado con baja divergencia interna. Asimismo, para la *H2*, las poblaciones continental e insular de *S. rufipes* en Chile no presentaron diferencias significativas en patrones bioacústicos ni en la configuración fundamental de sus nichos ecológicos. El bajo solapamiento evidenciado podría estar más relacionado a las restricciones que presenta la distribución insular respecto a la continental, más que una divergencia ecológica restrictiva.

Es necesario generar más información respecto a la divergencia de especies de *Strix* en América y específicamente para *S. rufipes*, considerando que es vulnerable a la pérdida y degradación de bosques nativos (Martínez, 2005). Si consideramos una especiación insular, la posible disminución de su población en la isla de Chiloé, debido al mayor grado de aislamiento, podría pasar desapercibida (Phillimore & Owens, 2006).

## BIBLIOGRAFÍA

AVILIST CORE TEAM. 2025. AviList: The Global Avian Checklist, v2025.

ALSTRÖM, P. & RANFT, R. 2003. The use of sounds in bird systematics, and the importance of bird sound archives. *Bulletin of the British Ornithologists' Club* 123A:114-135.

BARROWCLOUGH, G.F., GUTIERREZ, R.J. & GROTH, J.G. 1999. Phylogeography of spotted owl (*Strix occidentalis*) populations based on mitochondrial DNA sequences: gene flow, genetic structure, and a novel biogeographic pattern. *Evolution* 53:191-931.

BEECHER, M.D. 1989. Signalling systems for individual recognition: an information theory approach. *Animal Behaviour* 38:248-261.

BICKFORD, D., LOHMAN, D.J., SODHI, N.S., NG, P.K.L, MEIER, R., WINKER, K., INGRAM, K.K. & DAS, I. 2007. Cryptic diversity as a window on diversity and conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 22(3):148-155.

BORG, I. & GROENEN, P.J.F. 2005. *Modern Multidimensional Scaling: Theory and Applications*. Springer-Verlag, New York. 495 pp.

BROENNIMANN, O., FITZPATRICK, M.C., PEARMAN, P.B., PETITPIERRE, B., PELLISSIER, L., YOCCOZ, N.G., THUILLER, W., FORTIN, M.J., ZIMMERMANN, N.E., GRAHAM, C.H. & GUISAN, A. 2012. Measuring ecological niche overlap from occurrence and spatial environmental data. *Global Ecology and Biogeography* 21:481-497.

- CABRERA, A.L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14:1-49.
- DARRIBA, D., TABOADA, G.L., DOALLO, R. & POSADA, D. 2012. jModelTest 2: More models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9(8):772.
- DELSUC, F., BRINKMANN, H. & PHILIPPE, H. 2005. Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life. *Nature Reviews Genetics* 6(5):361-375.
- DE QUEIROZ, K. 1998. The general lineage concept of species, species criteria and the process of speciation: a conceptual unification and terminological recommendations. En: *Endless Forms: Species and speciation* (Eds. Howard, D.J. & Berlocher, S.H.), pp. 57-75. Oxford University Press, Oxford.
- DICKINSON, E.C. & REMSEN, J.V. (eds.). 2013. *The Howard and Moore Complete Checklist of the Birds of the World. Vol. 1. Fourth edition.* Aves Press, Eastbourne.
- DORMANN, C.F., ELITH, J., BACHER, S., BUCHMANN, C., CARL, G., CARRÉ, G. & LAUTENBACH, S. 2013. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography* 36(1):27-46.
- DRUMMOND, A.J., SUCHARD, M.A., XIE, D. & RAMBAUT, A. 2012. Bayesian phylogenetics with BEAUti and the BEAST 1.7. *Molecular Biology and Evolution* 29(8):1969-1973.
- EDGAR, R.C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. *Nucleic Acids Research* 32(5):1792-1797.

- EDWARDS, T.C., CUTLER, D.R., ZIMMERMANN, N.E., GEISER, L. & MOISEN, G.G. 2006. Effects of sample survey design on the accuracy of classification tree models in species distribution models. *Ecological Modelling* 35:132-141.
- ESPÍNDOLA-HERNÁNDEZ, P., MUELLER, J.C., CARRETE, M., BOERNO, S. & KEMPENAERS, B. 2020. Genomic evidence for sensorial adaptations to a nocturnal predatory lifestyle in owls. *Genome Biology and Evolution* 12(10):1895-1908.
- FERNÁNDEZ-GÓMEZ, R.A., KU-PERALTA, W., BOTERO-RESTREPO, D., NIÑO-RODRÍGUEZ, N., LAVERDE-R, O., PANTOJA-SÁNCHEZ, H.E., ÁLVAREZ-REBOLLEDO, M., MARÍN-GÓMEZ, O.H., DUQUE, F.G. & OCAMPO-PEÑUELA, N. 2023. La voz de nuestras aves: contribuciones de la bioacústica a la ornitología colombiana. *Ornitología Colombiana* 23:3-30.
- FIGUEROA, R.A., ALVARADO, S., CORALES, E.S., GONZÁLEZ-ACUÑA, D., SCHLATTER, R. & MARTÍNEZ, D.R. 2017. The owls of Chile. En: *Neotropical owls: diversity and conservation* (Ed. Enriquez, P.L.), pp. 159-290. Springer International Publishing, Cham, Germany.
- FICK, S.E. & HIJMANS, R.J. 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology* 37(12):4302-4315.
- FUNK, W.C., FORSMAN, E.D., MULLINS, T.D. & HAIG, S.M. 2008. Introgression and dispersal among spotted owl (*Strix occidentalis*) subspecies. *Evolutionary Applications* 1(1):161-171.

- FUTUYMA, D.J. & KIRKPATRICK, M. 2017. *Evolution*. Fourth edition. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Massachusetts. 594 pp.
- GIRINI, J.M., PALACIO, F.X. & ZELAYA, P.V. 2017. Predictive modeling for allopatric *Strix* (Strigiformes: Strigidae) owls in South America: determinants of their distributions and ecological niche-based processes. *Journal of Field Ornithology* 88(1):1-15.
- GIRINI, J.M., TREJO, A.R. & MONTALTI, D. 2016. Nuevos registros de Lechuza Bataraz Austral *Strix rufipes* en ambientes no-boscosos del norte de la Patagonia andina. *Cotinga* 38:108-110.
- GRIECO, F. 2018. Aggregation of Eurasian Scops Owls *Otus scops* breeding in Magpie *Pica pica* nests. *Ardea* 106:177-191.
- GUISAN, A., PETITPIERRE, B., BROENNIMANN, O., DAEHLER, C. & KUEFFER, C. 2014. Unifying niche shift studies: insights from biological invasions. *Trends in Ecology and Evolution* 29(5):260-269.
- HAIG, S.M., MULLINS, T.D. & FORSMAN, E.D. 2004. Subspecific relationships and genetic structure in the spotted owl. *Conservation Genetics* 5:683-705.
- HANSEN, M.C., POTAPOV, P.V., MOORE, R., et al. 2013. High-resolution global maps of 21st century forest cover change. *Science* 342:850-853.

- HAUSKNECHT, R., JACOBS, S., MÜLLER, J. *et al.* 2013. Phylogeographic analysis and genetic cluster recognition for the conservation of Ural Owls (*Strix uralensis*) in Europe. *Journal of Ornithology* 155(1):121-134.
- HULL, J.M., KEANE, J.J., SAVAGE, W.K., GODWIN, S.A., SHAFER, J.A., JEPSEN, E.P., GERHARDT, R., STERMER, C. & ERNEST, H.B. 2010. Range-wide genetic differentiation among North American great gray owls (*Strix nebulosa*) reveals a distinct lineage restricted to the Sierra Nevada, California. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 56(1):212-221.
- JARAMILLO, A. 2003. *Field guide to the birds of Chile*. A & C Black Publishers, London. 288 pp.
- JOHNSON, A.W. & GOODALL, J.D. 1965. *The birds of Chile and adjacent regions*. Buenos Aires University, Buenos Aires. 397 pp.
- KANG, H., LI, B., MA, X. & XU, Y. 2018. Evolutionary progression of mitochondrial gene rearrangements and phylogenetic relationships in Strigidae (Strigiformes). *Gene* 674:8-14.
- KIRWAN, G.M., SCHWEIZER, M. & COPETE, J.L. 2015. Multiple lines of evidence confirm that Hume's Owl *Strix butleri* is two species, with description of an unnamed species. *Zootaxa* 3904:28-50.
- KOHL, S. 1977. Über die taxonomische Stellung der südosteuropäischen Habichtskäuze *Strix uralensis macroura* Wolf, 1810. *Muzeul Brukenthal, Studii și Comunicări. Științele Naturii* 21:309-334.
- KÖNIG, C., WEICK, F. & BECKING, J.H. 1999. *Owls: a guide to the owls of the world*. Yale University Press, London. 462 pp.

KÖNIG, C. & WEICK, F. 2008. Owls of the World. Second edition. Christopher Helm, London. 528 pp.

LEONARD, J., DEN TEX, R., HAWKINS, M.R., MUÑOZ-FUENTES, V., THORINGTON, R. & MALDONADO, J. 2015. Phylogeography of vertebrates on the Sunda Shelf: a multi-species comparison. *Journal of Biogeography* 42(5):871-879.

LIU, G., ZHOU, L. & GU, C. 2014. The complete mitochondrial genome of Brown wood owl *Strix leptogrammica* (Strigiformes: Strigidae). *Mitochondrial DNA* 25(5):370-371.

MADHAVAN, M. & LINHART, P. 2024. Vocal individuality in owls: a taxon-wide review in the context of Tinbergen's four questions. *Journal of Ornithology*.

MARKS, J.S., CANNINGS, R.J. & MIKKOLA, H. 1999. Family Strigidae (Typical Owls). En: *Handbook of the birds of the world, Vol. 5* (Eds. Del Hoyo, J., Elliot, A. & Sargatal, J.), pp. 76-242. Lynx Editions, Barcelona.

MARKS, J.S., CANNINGS, R.J. & MIKKOLA, H. 2018. Typical owls (Strigidae). En: *Handbook of the Birds of the World Alive* (Eds. Del Hoyo, J., Elliott, A., Sargatal, J., Christie, D.A. & De Juana, E.). Lynx Edicions, Barcelona, Spain.

MARTÍNEZ, D. 2005. El Concón (*Strix rufipes*) y su hábitat en los bosques templados australes. En: *Historia, biodiversidad y ecología de los bosques costeros de Chile* (Eds. Smith, C., Armesto, J.J. & Valdovinos, C.), pp. 475-482. Editorial Universitaria, Serie Bosque Nativo, Santiago.

- MAYR, E. 1963. Animal species and evolution. Harvard University Press, London. 797 pp.
- MAYR, G. & KITCHENER, A.C. 2023. Early Eocene fossil illuminates the ancestral (diurnal) ecomorphology of owls and documents a mosaic evolution of the strigiform body plan. *Ibis* 165:231-247.
- MCCRACKEN, K.G. & SHELDON, F. 1997. Avian vocalizations and phylogenetic signal. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94:3833-3836.
- MEDRANO, F., BARROS, R., NORAMBUENA, H.V., MATUS, R. & SCHMITT, F. 2018. Atlas de las aves nidificantes de Chile. Red de Observadores de Aves y Vida Silvestre de Chile, Santiago. 670 pp.
- MIKKOLA, H. 2013. Handbuch der Eulen der Welt. Kosmos-Verlag, Stuttgart. 526 pp.
- MOTA-VARGAS, C. & ROJAS-SOTO, O.R. 2016. Taxonomy and ecological niche modeling: implications for the conservation of wood partridges (genus *Dendrortyx*). *Journal for Nature Conservation* 29:1-13.
- MUÑOZ-PEDREROS, A., RAU, J. & YÁÑEZ, J. 2019. Aves rapaces de Chile. Segunda edición. CEA Ediciones, Valdivia. 561 pp.

- NORAMBUENA, H.V. & MUÑOZ-PEDREROS, A. 2017. Detection and vocalizations of three owl species (Strigiformes) in temperate rainforests of southern Chile. *New Zealand Journal of Zoology* 45:121-135.
- NUÑEZ, J.J., WOOD, N.K., RABANAL, F.E., FONTANELLA, F.M. & SITES JR., J.W. 2011. Amphibian phylogeography in the Antipodes: Refugia and postglacial colonization explain mitochondrial haplotype distribution in the Patagonian frog *Eupsophus calcaratus* (Cycloramphidae). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 58(3):343-352.
- PÄCKERT, M., MARTENS, J., KOSUCH, J., NAZARENKO, A.A. & VEITH, M. 2003. Phylogenetic signal in the song of crests and kinglets (Aves: Regulus). *Evolution* 57:616-629.
- PADIAL, J.M., MIRALLES, A., DE LA RIVA, I. & VENCES, M. 2010. The integrative future of taxonomy. *Frontiers in Zoology* 7:16.
- PALACIOS, C., ZETTLER, E., AMILS, R. & AMARAL-ZETTLER, L. 2008. Contrasting microbial community assembly hypotheses: a reconciling tale from the Río Tinto. *PLoS One* 3(12):e3853.
- PEARSON, R.G., RAXWORTHY, C.J., NAKAMURA, M. & PETERSON, A.T. 2007. Predicting species distributions from small numbers of occurrence records: a test case using cryptic geckos in Madagascar. *Journal of Biogeography* 34(1):102-117.
- PETITPIERRE, B., KUEFFER, C., BROENNIMANN, O., RANDIN, C., DÄEHLER, C. & GUISAN, A. 2012. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science* 335:1344-1348.

- PHILLIMORE, A.B. & OWENS, I.P. 2006. Are subspecies useful in evolutionary and conservation biology? *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 273(1590):1049-1053.
- POLLARD, K.A., BLUMSTEIN, D.T. & GRIFFIN, S.C. 2010. Pre-screening acoustic and other natural signatures for use in non-invasive individual identification. *Journal of Applied Ecology* 47:1103-1109.
- PRUM, R., BERV, J., DORNBURG, A. et al. 2015. A comprehensive phylogeny of birds (Aves) using targeted next-generation DNA sequencing. *Nature* 526:569-573.
- RABASSA, J. & CLAPPERTON, C.H. 1990. Quaternary glaciations of the Southern Andes. *Quaternary Science Reviews* 9:153-174.
- RAMBAUT, A. & DRUMMOND, A.J. 2009. Tracer v1.6. Available from.
- ROBB, M.S., SANGSTER, G., ALIABADIAN, M. et al. 2016. The rediscovery of *Strix butleri* in Oman and Iran, with molecular resolution of the identity of *Strix omanensis*. *Avian Research* 7:7.
- ROGNAN, C.B., SZEWCZAK, J.M. & MORRISON, M.L. 2009. Vocal individuality of Great Gray Owls in the Sierra Nevada. *Journal of Wildlife Management* 73:755-760.

- SALTER, J.F., OLIVEROS, C.H., HOSNER, P.A., MANTHEY, J.D., ROBBINS, M.B., MOYLE, R.G., BRUMFIELD, R.T. & FAIRCLOTH, B.C. 2020. Extensive paraphyly in the typical owl family (Strigidae). *The Auk* 137(1):ukz070.
- SANGSTER, G. 2009. Increasing numbers of bird species result from taxonomic progress, not taxonomic inflation. *Proceedings of the Royal Society B* 276:3185-3191.
- SANGSTER, G. & LUKSENBURG, J.A. 2015. Declining rates of species described per taxonomist: slowdown of progress or a side effect of improved quality in taxonomy? *Systematic Biology* 64:144-151.
- SCHOENER, T.W. 1968. Anolis lizards of Bimini: resource partitioning in a complex fauna. *Ecology* 49(4):704-726.
- SHEKHOVTSOV, S.M. & SHARIKOV, A.V. 2015. Individual and geographical variation in the territorial calls of Tawny Owls *Strix aluco* in Eastern Europe. *Ardeola* 62:299-310.
- SMITH, T.M. & SMITH, R.L. 2007. *Ecología*. Pearson Educación, S.A. 776 pp.
- SUN, C.-H., LIU, H.-Y., MIN, X. & LU, C.-H. 2020. Mitogenome of the little owl *Athene noctua* and phylogenetic analysis of Strigidae. *International Journal of Biological Macromolecules* 151:924-931.
- TEN CATE, C. 2021. Re-evaluating vocal production learning in non-oscine birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 376(1836).

- THUILLER, W., ARAÚJO, M.B. & LAVOREL, S. 2004. Do we need land-cover data to model species distributions in Europe? *Journal of Biogeography* 31:353-361.
- TOBIAS, J.A., SEDDON, N., SPOTTISWOODE, C.N., PILGRIM, J.P., FISHPOOL, L.D.C. & COLLAR, N.J. 2010. Quantitative criteria for species delimitation. *Ibis* 152: 724–746.
- TREJO, A., FIGUEROA, R., RICARDO, A. & ALVARADO, O. 2006. Forest-specialist raptors of the temperate forests of southern South America: a review. *Revista Brasileira de Ornitologia* 14(4):317-330.
- VILLAGRÁN, C. & ARMESTO, J.J. 2005. Fitogeografía histórica de la Cordillera de la Costa de Chile. En: *Biodiversidad y Ecología de los Bosques de la Cordillera de la Costa de Chile* (Eds. Smith, C., Armesto, J.J. & Valdovinos, C.), pp. 99-115. Editorial Universitaria, Santiago.
- VREZEC, A. 2009. Melanism and plumage variation in macroura Ural Owl. *Dutch Bird* 31:159-170.
- WALLACE, P. 2010. Primer registro de nidificación de lechuza bataraz austral (*Strix rufipes*) en Argentina. *Nuestras Aves* 55:3.
- WANG, Y., ZHAN, H., ZHANG, Y., LONG, Z. & YANG, X. 2023. Mitochondrial genome analysis, phylogeny and divergence time evaluation of *Strix aluco*. *Biodiversity Data Journal* 11:e101942.

- WARREN, D.L. *et al.* 2008. Environmental niche equivalency versus conservatism: quantitative approaches to niche evolution. *Evolution* 62:2868-2883.
- WEICK, F. 2013. *Faszinierende Welt der Eulen*. Neumann-Neudamm, Melsungen. 208 pp.
- WEIR, B.S. & COCKERHAM, C.C. 1984. Estimating F-statistics for the analysis of population structure. *Evolution* 38(6):1358-1370.
- WHEELER, L. 1938. A new wood owl from Chile. *Field Museum of Natural History* 37:479-482.
- WINK, M. & HEIDRICH, P. 2000. Molecular systematics of owls (Strigiformes) based on DNA sequences of the mitochondrial cytochrome b gene. En: *Raptors at Risk* (Eds. Chancellor, R.D. & Meyburg, B.U.), pp. 819-828.
- WINK, M. & SAUER-GÜRTH, H. 2021. Molecular taxonomy and systematics of owls (Strigiformes) – An update. *AIRO* 29:475-488.
- WINK, M., EL-SAYED, A.-A., SAUER-GÜRTH, H. & GONZALEZ, J. 2009. Molecular phylogeny of owls inferred from mitochondrial cytochrome b and RAG-1. En: *Proceedings of the Fourth World Owl Conference* (Eds. Johnson, D.H., Van Nieuwenhuyse, D. & Duncan, J.R.). *Ardea* 97(4): 581-591.
- WRIGHT, S. 1951. The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* 15(1):323-354.

- WYMAN, M.T., WALKENHORST, B. & MANSER, M.B. 2022. Selection levels on vocal individuality: strategic use or by product. *Current Opinion in Behavioral Sciences* 46:101-140.
- YU, J., LIU, J., LI, C., WU, W., FENG, F., WANG, Q., YING, X., QI, D. & QI, G. 2021. Characterization of the complete mitochondrial genome of *Otus lettia*. *Mitochondrial DNA Part B* 6(12):3443-3451.
- ZHU, C. & YU, J. 2009. Nonmetric Multidimensional Scaling Corrects for Population Structure in Association Mapping with Different Sample Types. *Genetics* 182:875-888.
- ZINK, R.M. 2004. The role of subspecies in obscuring avian biological diversity and misleading conservation policy. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 271(1539):561-564.

## ANEXO

**Anexo 1.** Variables espectrales de vocalización de *contacto* adquiridas del análisis bioacústico en RavenPro. La columna de ubicación indica la referencia de los sectores donde fueron grabados cada uno de los audios, información presente y recopilada desde Maucal Library, para la data descargada. El código representa una denominación más abreviada de cada ubicación para poder proyectar el análisis cluster de forma más compacta. Se muestra la data para las variables de frecuencia baja, frecuencia alta, frecuencia de máxima amplitud (FMA) y duración del canto. La abreviatura de cada región de Chile se estableció como: LL= Los Lagos, BB= Biobío, VS= Valparaíso, MA= Maule, RM= Región Metropolitana de Santiago, ÑB= Ñuble, MG= Magallanes y Antártica Chilena, OG= Libertador General Bernardo O'Higgins. La abreviatura de cada región de Argentina se estableció como: SC= Santa Cruz, BRC= San Carlos de Bariloche (ubicado en la provincia de Río Negro), TDF= Tierra del Fuego, CH= Chubut, RN= Río Negro.

Ubicación	Región	Código	Frecuencia baja	Frecuencia alta	FMA	Duración del canto	Subespecie
Rilán	LL	Rilán	167,05	4009,28	843,75	2,87	<i>S. r. sanborni</i>
Parque Mawunko	LL	Mawunko1	230,89	5541,36	602,93	2,59	<i>S. r. sanborni</i>
Parque Mawunko	LL	Mawunko2	115,44	4617,80	602,93	2,55	<i>S. r. sanborni</i>
Parque Mawunko	LL	Mawunko3	288,61	1443,06	516,79	2,68	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao1	173,16	5310,47	602,93	2,27	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao2	125,65	4837,69	468,75	14,06	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao3	414,91	7587,09	516,79	3,30	<i>S. r. sanborni</i>
Contulmo	BB	LosNotros	144,57	4481,92	750	3,25	<i>S. r. rufipes</i>
Zapallar	VS	CuestaCaracoles	71,21	3845,69	1593,75	3,06	<i>S. r. rufipes</i>
Pichilemu	OH	Pichilemu	115,44	1558,50	602,93	4,14	<i>S. r. rufipes</i>
Timaukel	MG	Timaukel1	142,01	1088,75	437,5	4,54	<i>S. r. rufipes</i>

Bosque de Las Achiras	RM	LasAchiras	173,16	1269,89	516,79	3,53	<i>S. r. rufipes</i>
San Fabián	ÑB	SanFabián	205,43	1301,08	60,93	2,74	<i>S. r. rufipes</i>
Lampa	RM	Chicauma1	66,01	3961,07	602,93	4,43	<i>S. r. rufipes</i>
Pichilemu	OH	Tanumé	125,65	2324,60	750	8,51	<i>S. r. rufipes</i>
Lampa	RM	Chicauma2	62,82	4460,73	562,5	5,46	<i>S. r. rufipes</i>
El Quisco	VS	ElQuisco	125,65	2701,57	281,25	3,78	<i>S. r. rufipes</i>
Quilaco	BB	Loncopangue	62,82	2575,91	562,5	5,45	<i>S. r. rufipes</i>
Contulmo	BB	Contulmo	325,20	6048,78	468,75	3,30	<i>S. r. rufipes</i>
Chorrillo	*SC	Chorrillo	125,65	2704,22	562,5	3,95	<i>S. r. rufipes</i>
Bariloche	*BRC	Bariloche	230,89	1212,17	602,93	2,58	<i>S. r. rufipes</i>
Timaukel	MA	Timaukel2	125,65	2513,08	187,5	4,53	<i>S. r. rufipes</i>
Lampa	RM	Lampa	173,16	2655,23	775,19	4,25	<i>S. r. rufipes</i>
San Clemente	MA	SanClemente1	115,44	2770,68	516,79	3,64	<i>S. r. rufipes</i>
Florida	BB	Florida	230,89	2251,17	516,79	2,38	<i>S. r. rufipes</i>
San Clemente	MA	SanClemente2	130,47	2828,40	516,79	4,81	<i>S. r. rufipes</i>
Timaukel	MG	Timaukel3	288,61	1385,34	602,93	3,32	<i>S. r. rufipes</i>
Cerro Altos de Ninhue	ÑB	Ninhue	126,36	1236,61	430,66	3,04	<i>S. r. rufipes</i>
Laguna Santa Delia	LL	LagunaSD	66,41	1328,31	689,06	2,59	<i>S. r. rufipes</i>
Ushuaia	*TDF	Ushuaia1	346,33	3521,07	689,06	2,57	<i>S. r. rufipes</i>
Ushuaia	*TDF	Ushuaia2	173,16	1212,17	516,79	3,48	<i>S. r. rufipes</i>
San Clemente	MA	SanClemente3	125,65	2261,78	656,25	4,57	<i>S. r. rufipes</i>
Futaleufú	*CH	Chubut	383	6456,32	689,06	2,95	<i>S. r. rufipes</i>
El Bolsón	*RN	ElBolsón	189,27	1372,21	689,06	2,88	<i>S. r. rufipes</i>
PN Nahuel Huapi	*RN	NahuelHuapi	309,01	3399,14	562,5	2,64	<i>S. r. rufipes</i>
Puyehue	LL	Puyehue1	182,23	2551,42	602,93	6,76	<i>S. r. rufipes</i>
Puyehue	LL	Puyehue2	94,63	7949,35	516,79	3,44	<i>S. r. rufipes</i>

Laguna Verde	LL	LagunaVerde	240,60	5473,68	562,5	4,89	<i>S. r. rufipes</i>
--------------	----	-------------	--------	---------	-------	------	----------------------

\*Ubicaciones de Argentina.

**Anexo 2.** Variables espectrales de vocalización *territorial* adquiridas del análisis bioacústico en RavenPro. La columna de ubicación indica la referencia de los sectores donde fueron grabados cada uno de los audios, información presente y recopilada desde MaucaulayLibrary, para la data descargada. El código representa una denominación más abreviada de cada ubicación para poder proyectar el análisis cluster de forma más compacta. Se muestra la data para las variables de frecuencia baja, frecuencia alta, frecuencia de máxima amplitud (FMA) y duración del canto. La abreviatura de cada región de Chile se estableció como: LL= Los Lagos, BB= Bio Bío, VS= Valparaíso, MA= Maule, RM= Región Metropolitana de Santiago, ÑB= Ñuble, MG= Magallanes y Antártica Chilena, OG= Libertador General Bernardo O'Higgins, AR= Araucanía, LR= Los Ríos. La abreviatura de cada región de Argentina se estableció como: SC= Santa Cruz, BRC= San Carlos de Bariloche (ubicado en la provincia de Río Negro), TDF= Tierra del Fuego, CH= Chubut, RN= Río Negro, NQ= Neuquén.

Ubicación	Región	Código	Frecuencia baja	Frecuencia alta	FMA	Duración del canto	Subespecie
Parque Tepuhueico	LL	Tepuhueico	360,51	8703,86	2718,75	2,51	<i>S. r. sanborni</i>
Sector Mechaico	LL	RutaDelTrauko1	203,5	13433,5	2067,18	2,96	<i>S. r. sanborni</i>
Sector Mechaico	LL	RutaDelTrauko2	288,61	11198,16	2239,45	1,77	<i>S. r. sanborni</i>
Sector Mechaico	LL	RutaDelTrauko3	230,89	13449,34	2411,71	3,50	<i>S. r. sanborni</i>
Parque Mawunko	LL	Mawunko1	173,16	16393,19	2670,11	2,23	<i>S. r. sanborni</i>
Parque Mawunko	LL	Mawunko2	230,89	4329,18	2670,11	2,72	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao1	57,72	20589,27	1981,05	3,20	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao2	288,61	4617,80	689,06	2,21	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao3	264,07	15976,34	2497,85	1,63	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao4	173,16	6464,92	2067,18	2,64	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao5	115,44	8312,04	689,06	2,48	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao6	64,85	4150,58	172,26	2,52	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao7	230,89	18702,09	2497,85	2,05	<i>S. r. sanborni</i>

Chonchi	LL	Quiao8	84,80	12052,17	2239,4 5	3,39	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao9	136,95	4040,21	602,93	3,79	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao10	108,08	16213,23	2239,4 5	3,10	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao11	327,47	12171,16	2325,5 8	2,33	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao12	329,10	11436,38	1894,9 2	2,34	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao13	115,44	9004,71	1981,0 5	3,08	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao14	138,67	13313,20	2583,9 8	3,29	<i>S. r. sanborni</i>
Chonchi	LL	Quiao15	173,16	11602,22	2067,1 8	2,30	<i>S. r. sanborni</i>
Contulmo	BB	LosNotros	376,96	12816,75	2062,5	3,09	<i>S. r. rufipes</i>
PN La Campana	VS	LaCampana1	230,89	13911,12	2153,3 2	2,62	<i>S. r. rufipes</i>
Zapallar	VS	CuestaCaracoles	213,65	13531,15	2625	2,85	<i>S. r. rufipes</i>
Pichilemu	OH	Tanumé	125,65	9047,12	2625	2,03	<i>S. r. rufipes</i>
PN Los Alerces	*CH	SantuarioLosAlerces	115,44	17432,19	2239,4 5	3,02	<i>S. r. rufipes</i>
Concepción	BB	CerroCaracol1	263,73	8901,09	2718,7 5	2,65	<i>S. r. rufipes</i>
Concepción	BB	CerroCaracol2	264,7	4411,76	1500	3,07	<i>S. r. rufipes</i>
San Fabián	ÑB	SanFabián	115,44	14892,49	2411,7 1	2,74	<i>S. r. rufipes</i>
Puerto Varas	LL	ParquePhilippi1	248,45	6583,94	2670,1 1	3,34	<i>S. r. rufipes</i>
Hualaihué	LL	Hualaihué	287,85	11802,21	2239,4 5	2,92	<i>S. r. rufipes</i>
Yumbel	BB	Yumbel1	461,78	4733,24	2239,4 5	2,47	<i>S. r. rufipes</i>
Yumbel	BB	Yumbel2	354,50	5175,72	3014,6 4	2,36	<i>S. r. rufipes</i>
PN Conguillío	AR	LagunaArcoiris	316,81	11151,72	2067,1 8	5,28	<i>S. r. rufipes</i>
PN Tolhuaca	AR	Tolhuaca	230,89	17778,53	1894,9 2	4,31	<i>S. r. rufipes</i>
San Clemente	MA	SanClemente	290.897	13090,36	1636,5 2	2,44	<i>S. r. rufipes</i>
PN La Campana	VS	LaCampana2	125,65	9424,08	2062,5	3,58	<i>S. r. rufipes</i>
PN Los Glaciares	*SC	Chorrillo1	293,57	8587,15	2062,5	4,58	<i>S. r. rufipes</i>

San Pedro de la Paz	BB	Junquillar1	188,48	4523,56	2625	2,34	<i>S. r. rufipes</i>
San Pedro de la Paz	BB	Junquillar2	303,79	4632,91	2437,5	2,32	<i>S. r. rufipes</i>
Concepción	BB	Chaimavida	125,65	6157,06	2531,25	3,07	<i>S. r. rufipes</i>
PN La Campana	VS	LaCampana3	115,44	8081,15	2153,32	2,43	<i>S. r. rufipes</i>
Punta Arenas	MG	MonteFenton	230,89	5887,69	602,93	2,40	<i>S. r. rufipes</i>
Faldeo Monte Susana	*TDF	Ushuaia	188,48	11937,17	2437,5	2,59	<i>S. r. rufipes</i>
Parque Katalapi	LL	Katalapi	161,53	4280,76	2067,18	2,30	<i>S. r. rufipes</i>
PN La Campana	VS	LaCampana4	161,53	8238,46	2153,32	3,21	<i>S. r. rufipes</i>
PN La Campana	VS	LaCampana5	264,07	10298,80	2153,32	2,70	<i>S. r. rufipes</i>
San Fabián	ÑB	SanFabián	211,51	6556,83	775,19	4,45	<i>S. r. rufipes</i>
Bariloche	*RN	ElBolsón1	376,96	2890,05	1968,75	2,92	<i>S. r. rufipes</i>
Timaukel	MG	Timaukel	251,30	4963,35	2250	3,75	<i>S. r. rufipes</i>
Cerros Altos de Ninhue	ÑB	Ninhue	125,65	8607,33	2062,5	2,87	<i>S. r. rufipes</i>
Pichilemu	MA	Pichilemu	132,03	4093,11	602,93	4,74	<i>S. r. rufipes</i>
Lampa	RM	Chicauma	125,65	4209,42	562,5	4,38	<i>S. r. rufipes</i>
PN Los Glaciares	*SC	Chorrillo2	188,48	4335,07	2062,5	2,94	<i>S. r. rufipes</i>
Pucón	AR	Pucón1	200	14261,78	2906,25	1,98	<i>S. r. rufipes</i>
Pucón	AR	Pucón2	133,33	9866,66	2250	2,55	<i>S. r. rufipes</i>
Concepción	BB	Concepción	173,16	7330,75	516,79	3,55	<i>S. r. rufipes</i>
Laguna Santa Delia	LL	SantaDelia	288,61	15065,57	2670,11	2,96	<i>S. r. rufipes</i>

PN Gómez Carreño	VS	ParqueGomezC	188,46	10553,84	2067,1 8	3,03	<i>S. r. rufipes</i>
Futrono	LR	Futrono	188,48	12188,48	2437,5	4,07	<i>S. r. rufipes</i>
Cochamó	LL	Cochamó	314,13	6973,82	2437,5	2,30	<i>S. r. rufipes</i>
PN Los Glaciares	*SC	ElChaltén	217,2	9938,8	2842,3 8	2,49	<i>S. r. rufipes</i>
Bariloche	*RN	LagoEscondido	459,33	12287,08	2437,5	3,26	<i>S. r. rufipes</i>
Lacar	*NQ	Lacar	458,68	6844,97	2110,2 5	3,57	<i>S. r. rufipes</i>
PN Los Glaciares	*SC	Chorrilo3	510,41	9238,54	2239,4 5	2,03	<i>S. r. rufipes</i>
Bariloche	*RN	ElBolsón2	378,54	12728,43	602,93	4,24	<i>S. r. rufipes</i>
Lago Argentino	*SC	RioLasVueltas	154,06	3525,35	562,5	3,50	<i>S. r. rufipes</i>
Chaitén	LL	Chaitén	243,37	3601,98	775,19	3,82	<i>S. r. rufipes</i>
Puerto Varas	LL	SantaMaria	238,80	6049,81	2239,4 5	3,17	<i>S. r. rufipes</i>
Puerto Varas	LL	ParquePhilippi2	257,51	6344,82	2250	3,44	<i>S. r. rufipes</i>
Puerto Montt	LL	ParqueKatalapi	446,28	3966,94	2250	2,99	<i>S. r. rufipes</i>