

## CARACTERÍSTICAS DE LA VEGETACIÓN EN SITIOS DE ANIDACIÓN DEL ÁGUILA ARPÍA (*HARPIA HARPYJA*) EN DARIÉN, PANAMÁ

José de J. Vargas González, F. Hernán Vargas, Darisnel Carpio,  
& Christopher J. W. McClure

The Peregrine Fund, World Center for Birds of Prey, 5668 West Flying Hawk Lane, Boise, Idaho 83709, USA. *E-mail*: hvargas@peregrinefund.org

**Abstract.** – **Vegetation characteristics in nesting sites of the Harpy Eagle (*Harpia harpyja*) in Darien, Panama.** – Although the selection of breeding sites is important due to its relationship with breeding success, we lack information on this subject for most tropical bird species. We correlated vegetation structure with presence of Harpy Eagle nests in the Pacific region of the Darien Province to determine if vegetation structure can predict the likelihood of nest site selection. Our results showed that number of tree families and average tree height, among seven vegetation variables analyzed, were the best predictors of nest site selection. The influence of these two variables on vegetation structure in the breeding area may contribute to the distribution and availability of food and high perches, and offer ease of mobility between forest strata to move and hunt. The described vegetation structure probably contributes to breeding success and juvenile dispersal.

**Resumen.** – A pesar de que la selección de los sitios de anidación es un factor importante por su estrecha relación con el éxito reproductivo, se desconoce esta información para la mayor parte de las especies de aves tropicales. Se correlacionó la estructura de la vegetación con la presencia de nidos de Águila Arpía en la región Pacífico de la provincia de Darién, para determinar si la estructura de la vegetación presenta afinidad con la selección de un sitio para anidar. Los resultados mostraron que de las siete variables de vegetación analizadas, el número de familias de árboles y el promedio de altura de árboles fueron las que mejor explicaron la selección de un sitio para anidar. La influencia de estas dos variables en la estructura de la vegetación en los sitios de anidación contribuye posiblemente a la distribución y abundancia de alimento, brinda disponibilidad de perchas altas y facilidad de movilidad entre los estratos del bosque, tanto para desplazarse como para cazar. Estas características de la vegetación podrían incrementar el éxito en la reproducción y en la dispersión de juveniles. *Aceptado el 11 de agosto de 2014.*

**Key words:** Harpy Eagle, *Harpia harpyja*, breeding, forest structure, nest site selection, tropical raptor.

### INTRODUCCIÓN

Muchos factores intervienen en los procesos de selección de sitios utilizados por las aves (Jones 2001, Arlt 2007). La estructura de la vegetación (altura, composición, densidad, entre otros), con frecuencia condiciona la presencia de las aves en un determinado lugar, ya

que pueden proveer sitios de percha y protección, favoreciendo su capacidad visual para volar, camuflarse y capturar presas (MacArthur & MacArthur 1961, Sutherland *et al.* 2004).

En las rapaces, la cobertura de la vegetación podría afectar el éxito de búsqueda y captura de presas, y por ende, su distribución

(Southern & Lowe 1968, Wakeley 1978, Baker & Brooks 1981, Stinson *et al.* 1981, Bechard 1982, Preston 1992, Penteriani & Faivre 1997). Jullien & Thiollay (1996) documentaron una fuerte asociación del Águila Crestada (*Morphnus guianensis*) con bosque alto y prístino en Guayana Francesa. Sin embargo, Whittacre *et al.* (2012) señalaron que esta especie puede utilizar hábitats fragmentados con moderada alteración humana. Esto permite abrir el compás entre dos aspectos ecológicos importantes en la biología de muchas especies de rapaces Neotropicales: preferencia de hábitat en ambientes sin intervención humana y persistencia en un hábitat alterado por la acción antrópica.

Al igual que con otras especies de aves rapaces del interior del bosque, identificar estas preferencias con el Águila Arpía (*Harpia harpyja*) es difícil, principalmente porque posee densidades poblacionales bajas, comportamiento esquivo y críptico, y porque existe limitada información de su distribución. Por consiguiente, se requieren arduos y constantes esfuerzos de campo para poder obtener información relevante sobre sus requerimientos ecológicos en un determinado ecosistema.

Antes de esta investigación, el único trabajo sistemático que caracterizó el sitio de anidación del Águila Arpía es el de Giudice (2005) quien describió la estructura del bosque circundante y los árboles empleados para anidar por el Águila Arpía en la comunidad de Infierno en Madre de Dios en Perú. Otras descripciones de los hábitats de nidificación del Águila Arpía han sido desarrolladas en Brasil por Bond (1927), en Guyana por Fowler & Cope (1964) y Rettig (1978), en Argentina por Chebez *et al.* (1990), en Venezuela y Panamá por Álvarez-Cordero (1996) y en Perú por Piana (2007).

El conocimiento de las variables estructurales de la vegetación en la selección de los sitios de anidación del Águila Arpía deberían

ser relevantes porque permiten: 1. Identificar áreas de anidación y priorizar acciones de conservación; 2. Implementar junto con las autoridades ambientales y comunidades locales medidas paliativas para reducir la presión humana en estos santuarios reproductivos, y 3. Basado en la información científica generada, identificar otras áreas de hábitat reproductivo en Panamá.

Los lineamientos de conservación previamente mencionados son importantes en la región de estudio en Darién, Panamá, debido a que actualmente alberga la población más numerosa de Águilas Arpías silvestres en Centroamérica (Vargas *et al.* 2006, Vargas & Vargas 2011), y porque allí se ha registrado la tasa de deforestación más alta en la región en las últimas dos décadas (Vargas 2008). De esta manera, se destaca la necesidad local de conocer cuáles son los posibles requerimientos de hábitat reproductivo de la especie, aspecto que según Newton (1979) y Titus & Mosher (1987) puede afectar la abundancia de algunas especies de aves rapaces.

Esta investigación tuvo como finalidad identificar posibles variables estructurales de la vegetación que “condicionan” la selección de un sitio para anidar por el Águila Arpía. Para seleccionar las variables se consultó Giudice (2005) y Tapia *et al.* (2007) y se consideró el conocimiento de los autores sobre la ecología de la especie. De esta forma, se analizaron siete elementos estructurales de la vegetación circundante en diez sitios de anidación en la región Pacífico de la provincia de Darién.

## MÉTODO

*Área de estudio.* Se ubica en la región Pacífico de la provincia de Darién en la República de Panamá (8,7°N–78,2°O), colindante con la frontera con Colombia (Fig. 1). La altitud oscila entre 0 y 1800 m s.n.m., y el promedio anual de precipitación en la estación seca y

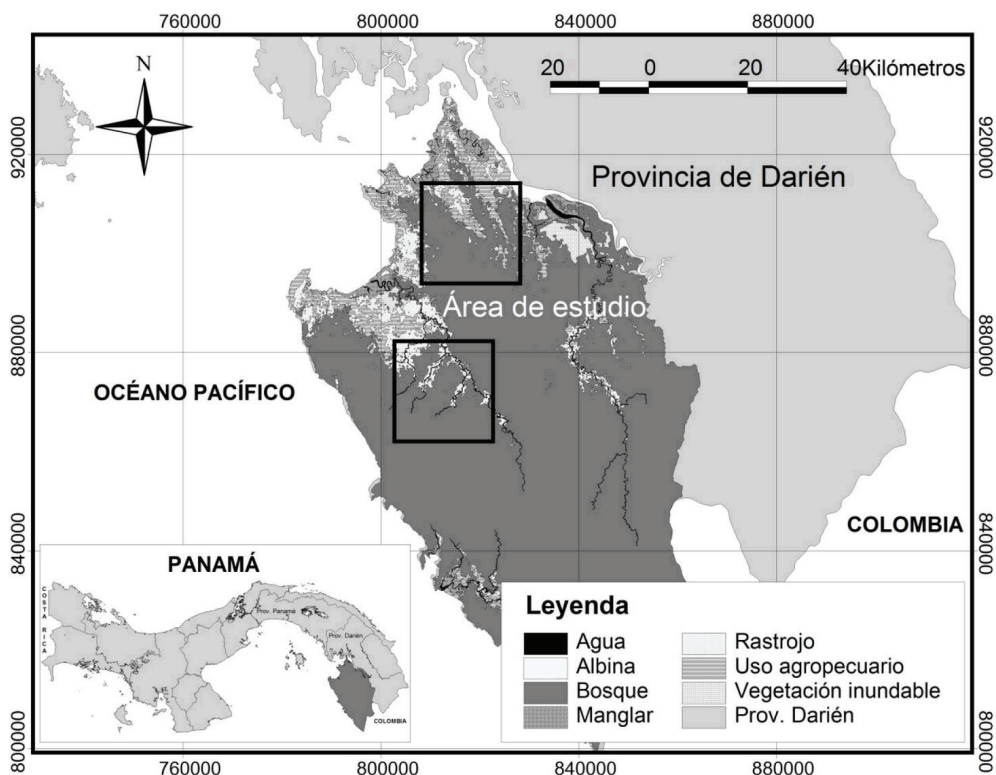


FIG. 1. Región Pacífico de la provincia de Darién. Los recuadros indican las regiones donde se establecieron las parcelas en el presente estudio.

lluviosa es 189 y 1500 mm, respectivamente. La temperatura promedio en la estación seca es 28°C (Mín.–Máx. = 24–32°C) y en la estación lluviosa es 27°C (Mín.–Máx. = 23–30°C) (INEC 2014).

La provincia de Darién ocupa 22% del territorio de Panamá, y la región de estudio 36% de la provincia (superficie aproximada de 5744 km<sup>2</sup>). Darién se caracteriza por una alta diversidad florística, faunística y paisajística. Se encuentran en la provincia las 13 zonas de vida de Holdridge descritas por Tosi (1971) para Panamá (PNUD-MEF 2003).

En cuanto a la población humana, la región de estudio está habitada principalmente por tres grupos étnicos, quienes poseen diferentes actitudes en cuanto al uso

de los recursos naturales. Por ejemplo, los grupos nativos Embera y Wounaan, quienes viven en comunidades relativamente pequeñas (50–600 personas) ubicadas a lo largo de los ríos más caudalosos (Sambú, Balsa, Mogue, La Marea y Cémaco), ejercen un efecto mayor en la fauna (cacería de subsistencia y comercial), que en el bosque como recurso *per se* (Vargas en prep.). Por otro lado, los colonos mestizos que son inmigrantes del interior de Panamá, viven en comunidades ubicadas en áreas centrales de la región de estudio, comunicadas con carreteras rurales (algunas asfaltadas) que facilitan la extracción de los recursos naturales y la introducción de especies domésticas (caballo, ganado vacuno, cerdos y animales de corral). Su economía principal

está basada en la ganadería, por lo cual transforman la cobertura boscosa en pastizales. Finalmente, el grupo afroantillano reside en comunidades ubicadas en la costa. Su economía consiste principalmente en el comercio y en la pesquería. En menor escala realizan actividades agrícolas de subsistencia.

*Caracterización de la vegetación.* Se caracterizó al azar la estructura de la vegetación en diez sitios donde se localizan nidos de Águilas Arpías. Estos sitios presentaron actividad reproductiva durante los dos años previos a la colecta de datos. No se realizó colecta de datos en los nidos que en el momento de la investigación estaban activos, para evitar estrés en las águilas y/o deserción reproductiva. El monitoreo de la actividad reproductiva en estos hábitats permitió confirmar que las parejas de Águilas Arpías de estos nidos se reprodujeron de forma exitosa en años previos.

Fue considerado como sitio de anidación al área adyacente alrededor del árbol-nido comprendida por un radio  $\leq 500$  m. Es aquí donde el inmaduro de Águila Arpía estará por 2,5 años y desarrollará destrezas de caza durante este periodo (Álvarez-Cordero 1996, Vargas 2008). Los datos colectados estuvieron orientados a identificar la densidad, abundancia, composición, estructura vertical y distribución de la vegetación ya que estos factores posiblemente influyen sobre la selección del área de anidación por el Águila Arpía (Giudice 2005, Tapia *et al.* 2007).

El método que se empleó para caracterizar la estructura de la vegetación es una modificación de las metodologías de Gentry (1986, 1996) y Enquist *et al.* (1992). Se establecieron cien parcelas de media hectárea cada una (50 m ancho x 100 m largo): cincuenta en 10 áreas de nidificación, y cincuenta en 10 áreas control. Las parcelas fueron establecidas a 100 m de distancia del árbol-nido y árbol-con-

trol y orientadas a 0°, 60°, 130°, 220° y 300°. Fueron cinco parcelas por árbol-nido, y cinco parcelas por árbol-control, en un total de 10 sitios para cada caso. Dos premisas para la selección del sitio control fue la presencia de un árbol con aparente similitud estructural con el árbol-nido (altura del árbol  $\chi = 34,7$  m; DE = 3,97; altura del nido  $\chi = 25,3$  m; DE = 4,64; diámetro  $\chi = 6,43$  m; DE = 0,76; y número de ramas principales  $\chi = 3,8$ ; DE = 0,79) y similar tipo cobertura boscosa en el bosque circundante (Vargas en prep.). El área de control estuvo orientada al azar y se ubicó entre 0,8 y 1 km, del árbol-nido hasta el árbol-control (Fig. 2).

Para caracterizar la estructura de la vegetación, en cada parcela de media hectárea se colectaron datos de las siguientes variables: número de familias de árboles, cantidad de árboles, altura de cada árbol, cantidad de arbustos, diámetro basal (DAP), cobertura del dosel y cobertura del sotobosque. La altura y cantidad de árboles fue colectada en todas plantas con DAP  $\geq 10$  cm ubicadas dentro de la parcela. Todos los árboles fueron identificados hasta nivel taxonómico de familia empleando las guías de Croat (1978) y Gentry (1986, 1996). Se midió el diámetro de los árboles y su altura con una cinta de diámetro basal y un clinómetro, respectivamente.

Para estimar la cantidad de arbustos se establecieron al azar dentro de cada parcela, 10 sub-parcelas de 10 x 10 m. En estas sub-parcelas se contó toda vegetación con altura  $\geq 1$  m pero  $\leq 3$  m con DAP  $\leq 10$  cm. Se utilizó un cono esférico dividido en cuatro cuadrantes para estimar el porcentaje (0–100%) por cuadrante la cobertura del dosel y del sotobosque (ocupancia) en cincuenta puntos (10 m de distancia entre puntos) a lo largo de cinco transectos establecidos al azar en cada parcela (Fig. 2).

*Análisis estadístico.* Se utilizó un modelo lineal mixto con distribución binomial y un “logit-

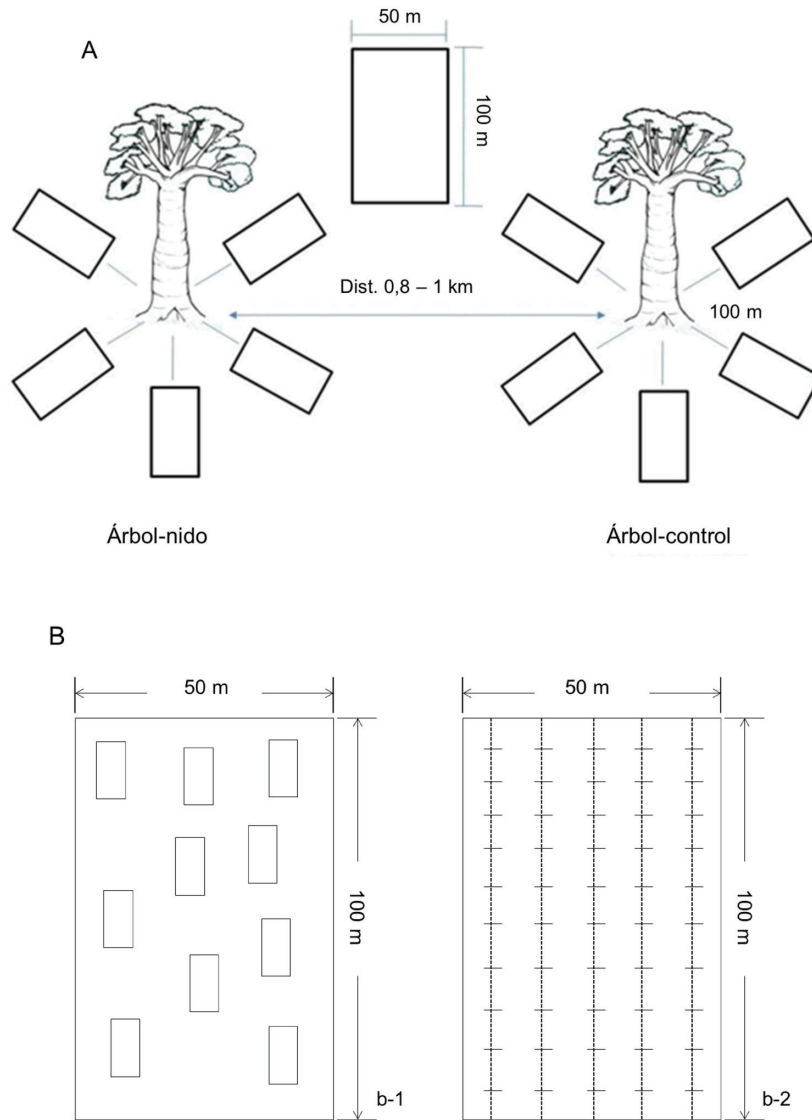


FIG. 2. (A) Diseño experimental de parcelas para la colecta de datos de vegetación. (B) Diseño de (b-1) sub-parcelas de 10 x 10 m para cuantificar densidad de arbustos, y (b-2) transectos para cuantificar cobertura del dosel y sotobosque.

link" (regresión logística), con una intersección aleatoria que indicó la muestra par (sample-pair). Se realizó una regresión paso a paso (stepwise regression) iniciando con un modelo global y eliminando las variables no signifi-

cativas, hasta que todas las co-variables en el modelo resultaron significativas ( $r > \pm 0,5$ ) y la inflación de los factores de la varianza para todas las co-variables en el modelo fueran  $< 2$ . Por lo tanto, es improbable que la interpreta-

ción de los resultados se vea obstaculizada por la multicolinealidad. Para este análisis se utilizó el paquete estadístico lme4 (Bates *et al.* 2013) en R (R Development Core Team 2013).

*Esfuerzo de colecta de datos.* El esfuerzo de colecta de información en campo fue aproximadamente de 96 mil horas, y se efectuó durante la estación lluviosa (abril–diciembre). No se realizó durante la estación seca (enero–marzo) para evitar variación en las coberturas del bosque debido a la pérdida foliar de algunas especies de árboles caducifolios.

## RESULTADOS

De las siete variables de la vegetación analizadas, sólo el número de familias de árboles ( $P = 0,01619$ ) y la altura promedio de los árboles ( $P = 0,04238$ ) resultaron significativas en el modelo final estadístico (Tabla 1, Fig. 3). Por consiguiente, la hipótesis de esta investigación se acepta ya que sí existen parámetros estructurales de la vegetación que probablemente “condicionan” la selección del sitio de anidación por parte de las Águilas Arpías en la provincia de Darién. En la Tabla 2 se resumen algunas medidas de tendencia central de las variables analizadas.

Los resultados indican que la probabilidad de que una parcela se asocie con el árbol-nido en comparación con el árbol-control se incrementa en 1,21 (95%, IC = 1,04–1,40) con cada una de las unidades de incremento del número de familias de árboles, y en 1,34 (95%, IC = 1,01–1,78) para cada una de las unidades de incremento en el promedio de altura de los árboles (Tabla 1, Fig. 3).

## DISCUSIÓN

Esta investigación determinó que el número de familias de árboles y el promedio de altura

de los árboles son factores estructurales de la vegetación que podrían ejercer influencia en las Águilas Arpías cuando seleccionan un sitio para anidar.

El valor promedio de número de familias de árboles por parcelas en los sitios de anidación evaluados fue de 18,1 (DE = 2,7; Mín.–Máx. = 9–25; Tabla 2). El resultado del modelo estadístico final y este valor promedio permite inferir que las Águilas Arpías están seleccionando sitios heterogéneos en familias de plantas probablemente asociados a niveles de perturbación intermedios (Molino & Sabatier 2001, Vargas & Vargas 2011). La relación de afinidad entre la anidación del Águila Arpía y los bosques con perturbación intermedia podría estar asociada con un posible aumento en la disponibilidad de presas del Águila Arpía (Touchton *et al.* 2002, Piana 2007, Vaughan *et al.* 2007) en estos hábitats. Estudios realizados por Eisenberg (1989), Rodríguez (1992), Stevenson (2001), Arroyo-Rodríguez & Díaz (2010) han documentado que la diversidad y abundancia de mamíferos arbóreos puede estar relacionada con la madurez del bosque y la heterogeneidad de plantas. Situación contraria puede ocurrir en regiones de bosques con vegetación homogénea (característico de áreas recientemente alteradas), donde la diversidad, distribución y abundancia poblacional de algunas especies animales decrece considerablemente (Turner 1996, Laurance *et al.* 1997), como resultado de la pérdida del hábitat, baja disponibilidad de fuentes alimenticias, y la presión de cacería comercial y de subsistencia (Redford 1992, Ojasti 2000).

El valor promedio de altura de los árboles fue el segundo factor de relevancia en la selección de un sitio para anidar por las Águilas Arpías. El promedio de altura en los sitios de anidación fue de 16,2 m (DE = 5,2, Mín.–Máx. = 4–57 m; Tabla 2). La disponibilidad de árboles altos en la vecindad del nido, permite al inmaduro de Águila Arpía realizar prácticas de vuelo a distancias cortas durante

TABLA 1. Modelo estadístico final de regresión paso a paso (stepwise regression) que muestra las variables de significancia estadística.

Variables	Estimación	Error estándar	Valor Z	P(>  z )
Intercepto	-7,70252	2,48425	-3,100	0,00193
Número de familias de árboles	0,18629	0,07747	2,405	0,01619
Promedio de altura de árboles	0,29451	0,14509	2,030	0,04238

su etapa de aprendizaje. Además, la cubierta vegetal de estos árboles altos sirve de refugio y protección al juvenil durante los dos primeros años de vida, tiempo que permanece en la vecindad del nido (Vargas en prep.). Aspectos como la accesibilidad al nido por los adultos e inmaduros, y la disponibilidad de perchas altas para observar su territorio y detectar presas, son quizás otras cualidades de los bosques con estos rangos de altura, que el Águila Arpia quizás identifica cuando elige un área para anidar (Giudice 2005).

En diferentes hábitats donde la especie ha sido reportada anidando a lo largo de su rango de distribución es característico que construya sus nidos en árboles emergentes (Bond 1927, Fowler & Cope 1964, Rettig 1978, Chebez *et al.* 1990, Álvarez-Cordero 1996, Piana 2007, Vargas 2008), en alturas que oscilan entre los 20 y 40 m (Piana 2007, Vargas en prep.). Esta selección de árboles emergentes y bosques altos permitiría a las Águilas Arpias adultas y juveniles visualizar presas potenciales en la vecindad del nido, en especial de especies arbóreas las cuales constituyen la principal dieta consumidas por la especie (Rettig 1978, Eason 1989, Galetti & Carvalho 2000, Touchton *et al.* 2002, Ferrari & Port-Carvalho 2003, Piana 2007, Benchimol & Venticinque, Lenz & Reis 2011, Aguilar-Silva *et al.* 2012, Vargas en prep.).

Lo antes expuesto deja en evidencia que las Águilas Arpias en la región Pacífico de la provincia de Darién pueden estar seleccionando para reproducirse bosques con pertur-

bación intermedia para anidar. Sin embargo, algunos autores reportaron nidos en bosques con diferentes grados de intervención humana en Perú (Piana 2007), Panamá (Álvarez-Cordero 1996, Vargas *et al.* 2006, Vargas & Vargas 2011) y en Venezuela (Álvarez-Cordero 1996). No obstante, se carece de información que compruebe la persistencia a mediano y largo plazo de actividad reproductiva en estos hábitats alterados. Se requieren esfuerzos de monitoreo a largo plazo para obtener datos reproductivos adecuados y representativos de esta longeva águila para inferir sobre sus requerimientos de hábitat y niveles de tolerancia antrópica.

*Implicancias para la conservación.* El Águila Arpia es una especie casi amenazada (IUCN 2013), considerada como dependiente de conservación (Stotz *et al.* 1996, GRIN 2013). En Panamá es considerada como una especie en peligro de extinción (Panamá 2008), que requiere de acciones de conservación a largo plazo para asegurar su persistencia en ambientes naturales. Estas acciones deben incorporar información científica que sustente la ejecución de acciones que conlleven resultados tangibles.

Los resultados obtenidos en esta investigación contribuyen a: (1) Identificar potenciales sitios de anidación para la especie; (2) Priorizar áreas de conservación en función de los sitios de anidación identificados; (3) Proporcionar recomendaciones de manejo para la protección de los sitios de anidación potencia-

Tabla 2. Medidas de las variables estructurales de la vegetación de los sitios de anidación (árbol-nido) y controles (árbol-control). \*DAP = diámetro a nivel pecho.

Medidas de las variables	Número de familias de árboles	DAP* (cm)	Altura árboles (m)	Cantidad arbustos	Cantidad árboles	Cobertura dosel (%)	Cobertura sotobosque (%)
Árbol-nido							
Promedio	18,1	25,3	16,2	31,4	140,1	87,2	11,6
Desviación estándar	2,7	23,68	5,21	15,9	44,0	21,9	19,9
Mínimo	9,0	10,0	4,0	0,0	58,0	0,0	0,0
Máximo	25,0	318,3	57,0	111,0	254,0	100,0	100,0
Árbol-control							
Promedio	16,4	24,4	15,2	28,3	142,3	82,0	10,4
Desviación estándar	3,2	21,9	4,4	14,5	50,0	25,7	16,9
Mínimo	8,0	10,2	4,0	0,0	59,0	0,0	0,0
Máximo	24,0	300,2	45,0	98,0	311,0	100,0	100,0



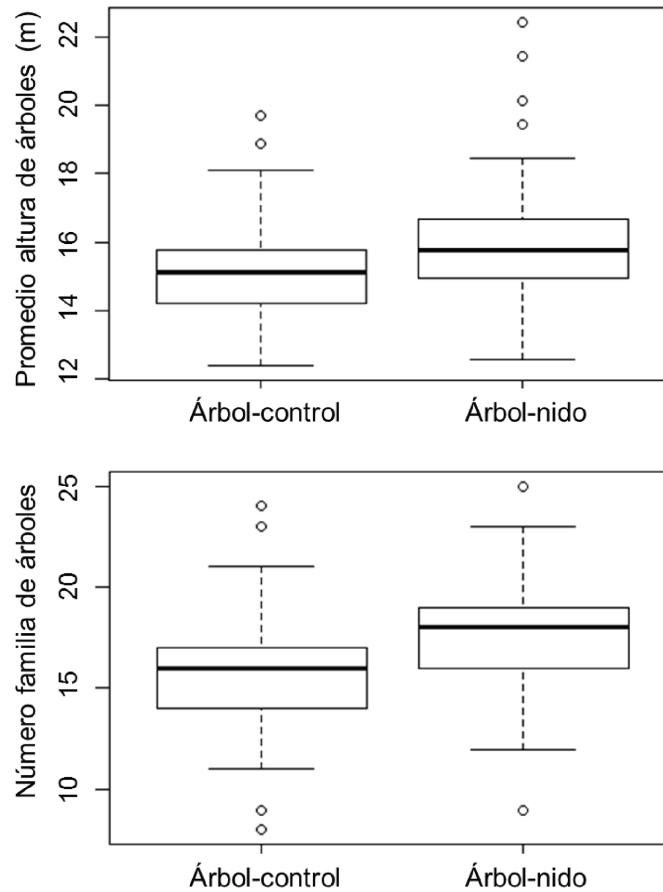


FIG. 3. Variables estructurales de la vegetación que podrían condicionar la selección de un sitio para anidar por el Águila Arpia.

les en áreas para la extracción maderera y otros usos antrópicos; (4) Diseñar planes de restauración de áreas degradadas para incrementar la cantidad de sitios de anidación para la especie.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a los técnicos de campo Rutilio Calderón, Calixto Conampia, Indalecio Mecheche, Nercio Flaco, Liofano Berrugate, Arilio Ismare, y a los voluntarios Cristino

Flaco, Gabriel Minguizama, Indalecio Mecheche Jr., y Eduardo Calderón por su asistencia en campo. Se agradece a las comunidades locales campesinas, Embera y Wounaan, a sus líderes, y al Congreso de Tierras Colectivas por su colaboración y participación en este proyecto. A M. Curti, R. Piana, A. Walker y A. Weller por sus comentarios para mejorar este manuscrito. Especiales agradecimientos a The Peregrine Fund y sus donantes asociados: The Butler Foundation, Liz Claiborne and Art Ortenberg Foundation, Ledder Family Char-

table Trust, Minera Panamá S.A., Disney Worldwide Conservation Fund, Wolf Creek Charitable Foundation, U.S. Agency for International Development, Zoological Society of San Diego, National Geographic, Greater Los Angeles Zoo Association y otros, por el financiamiento; y a la Autoridad Nacional del Ambiente de Panamá por el apoyo logístico.

## REFERENCIAS

- Aguilar-Silva, F. H., T. M. Sanaiotti, A. C. Srebek-Araujo, O. Jaudoin, G. Siqueira, & B. Santos. 2012. Harpy Eagle sighting, traces and nesting records at the “Reserva Natural Vale”, a Brazilian Atlantic Forest remnant in Espirito Santo, Brazil. *Rev. Bras. Ornitol.* 20: 148–155.
- Álvarez-Cordero, E. 1996. Biology and conservation of the Harpy Eagle in Venezuela and Panama. Ph.D. diss., Univ. of Florida, Florida, USA.
- Arlt, D. 2007. Habitat selection: demography and individual decisions. Ph.D. diss., Swedish Univ. of Agricultural Sciences, Uppsala, Sweden.
- Arroyo-Rodríguez, V., & P. A. D. Díaz. 2010. Effects of habitat fragmentation and disturbance on howler monkeys: a review. *Am. J. Primatol.* 72: 1–16.
- Bates, D., M. Maechler, B. Bolker, & W. Steven. 2013. lme4: Linear mixed-effects models using Eigen and Eigen. R package (version 1.0-5). Descargado el 15 de junio de 2014 de <http://CRAN.R-project.org/package=lme4>.
- Baker, J. A., & J. R. Brooks. 1981. Distribution patterns of raptors in relation to density of voles. *Condor* 83: 42–47.
- Bechard, M. J., 1982. Effect of vegetative cover on foraging site selection by Swainson’s Hawk. *Condor* 84: 153–159.
- Benchimol, M., & E. M. Venticinque. 2010. Harpy Eagle (*Harpia harpyja*) predation on an infant brown capuchin monkey (*Cebus paella*) in the Brazilian Amazon. *Rev. Bras. Ornitol.* 18: 352–354.
- Bond, J. 1927. Nesting of the Harpy Eagle (*Thrasaetus harpyja*). *Auk* 44: 562–563.
- Chebez, C., M. Silva, A. Serret, & A. Taborda. 1990. La nidificación del Águila Arpía (*Harpia harpyja*) en Argentina. *Hornero* 13: 155–158.
- Croat, T. B. 1978. Flora of Barro Colorado Island. Stanford Univ. Press, Stanford, California, USA.
- Eason, P. 1989. Harpy Eagle attempts predation on adult howler monkey. *Condor* 91: 469–470.
- Eisenberg, J. F. 1989. Mammals of the Neotropics. Volume 1: The Northern Neotropics. Chicago Univ. Press, Chicago, Illinois, USA.
- Enquist, B. J., I. Segura, & R. Thorstorm. 1992. Análisis multivariado preliminar del hábitat del Gavilancito de la Selva y del Gavilán de Collar (*Micrastur ruficollis* y *M. semitorquatus*). En reporte de avance V, Proyecto Maya. The Peregrine Fund, Inc., Boise, Idaho, USA.
- Ferrari, S. F., & M. Port-Carvalho. 2003. Predation of an infant collared peccary by Harpy Eagle in Eastern Amazonia. *Wilson Bull.* 115: 103–104.
- Fowler, J. M., & J. B. Cope. 1964. Note on the Harpy Eagle in British Guiana. *Auk* 81: 257–273.
- Galetti, M., & O. de Carvalho. 2000. Sloths in the diet of a Harpy Eagle nestling in Eastern Amazon. *Wilson Bull.* 112: 535–536.
- Gentry, A. H. 1986. Contrasting phylogeographic patterns of upland and lowland Panamanian plants. Pp. 146–160 *en* Darcy, W. G., & M. D. Correa-A (eds). The botany and natural history of Panama. Missouri Botanical Garden, St. Louis, Missouri, USA.
- Gentry, A. H. 1996. A field guide to the families and genera of woody plants of Northwest South America (Colombia, Ecuador, Peru) with supplementary notes on herbaceous taxa. Univ. of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Global Raptor Information Network (GRIN). 2013. Species account: *Harpia harpyja*. Disponible de <http://www.globalraptors.org/> [Consultado el 10 de julio de 2013].
- Giudice, R. 2005. Arquitectura de árboles y estructura de la vegetación del bosque como factor determinante en la anidación del Águila Arpía (*Harpia harpyja* Linnaeus 1878) en la cuenca baja del Río Tambopata. Tesis de licenciatura, Univ. Nacional Agraria La Molina, Lima, Perú.
- Instituto Nacional de Estadística y Censo de Panamá (INEC). 2014. Meteorología de la república de Panamá. Disponible de <http://www.contra>

- loria.gob.pa/ [Consultado el 07 de agosto de 2014].
- International Union for Conservation of Nature (IUCN). 2013. IUCN Red list of threatened species. Disponible de [www.iucnredlist.org/](http://www.iucnredlist.org/) [Consultado el 10 de julio de 2013].
- Jones, J. 2001. Habitat selection studies in avian ecology: a critical review. *Auk* 118: 556–562.
- Jullien, M., & J. M. Thiollay. 1996. Effects of rain forest disturbance and fragmentation: comparative changes of the raptor community along natural and human-made gradients in French Guiana. *J. Biogeogr.* 23: 7–25.
- Laurence, W. F., R. O. Bierregaard Jr., C. Gascon, R. K. Dirham, A. P. Smith, A. J. Lynam, V. M. Viana, T. E. Lovejoy, K. E. Sieving, J. W. Sites Jr., M. Andersen, M. D. Tocher, E. Kramer, C. Restrepo, & C. Moritz. 1997. Tropical forest fragmentation: synthesis of a diverse and dynamic discipline. Pp. 502–514 *en* Laurence, W. F., & R. O. Bierregaard, Jr. (eds). *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities*. Univ. of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Lenz, B. B., & A. M. Reis. 2011. Harpy Eagle–primate interactions in the Central Amazon. *Wilson J. Ornithol.* 123: 404–408.
- MacArthur, R. H., & J. W. MacArthur. 1961. On bird species diversity. *Ecology* 42: 594–598.
- Molino, J. F., & D. Sabatier. 2001. Tree diversity in tropical rain forest: a validation of the intermediate disturbance hypothesis. *Science* 294: 1702–1704.
- Newton, I. 1979. *Population ecology of raptors*. Buteo Books, Vermillion, South Dakota, USA.
- Ojasti, J., & F. Dahlmeier (ed.). 2000. *Manejo de Fauna Silvestre Neotropical*. SI/MAB Series No. 5. Smithsonian Institution/MAB Biodiversity Program, Washington D.C., USA.
- Panamá. 2008. Resolución No. AG-0051-2008 por la cual se reglamenta lo relativa a las especies de fauna y flora amenazada y en peligro de extinción y se dictan otras disposiciones. Autoridad Nacional del Ambiente de Panamá, Panamá City, Panamá.
- Penteriani, V., & B. Faivre. 1997. Breeding density and nest site selection in a Goshawk *Accipiter gentilis* population of the Central Apennines (Abruzzo, Italy). *Bird Study* 44: 136–145.
- Piana, R. 2007. Anidamiento y dieta de *Harpia harpyja* Linnaeus en la Comunidad Nativa de Infierno, Madre de Dios, Perú. *Rev. Peru. Biol.* 14: 135–138.
- PNUD-MEF. 2003. *Diversidad biológica de Darién: situación actual e indicadores para su integración al desarrollo de la región*. Programa de las Naciones Unidas para el Desarrollo y Ministerio de Economía y Finanzas, Panamá City, Panamá.
- Preston, C. R. 1990. Distribution of raptor foraging in relation to prey biomass and habitat structure. *Condor* 92: 107–112.
- Redford, K. H. 1992. The empty forest. *BioScience* 42: 412–422.
- R Development Core Team. 2013. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Australia. Disponible de <http://www.r-project.org/> [Consultado el 15 de junio de 2014].
- Rettig, N. L. 1978. Breeding behavior of the Harpy Eagle (*Harpia harpyja*). *Auk* 95: 629–643.
- Rodríguez, G. A. 1992. Mammalian surveys of two forested areas, with different degrees of disturbance in Panama. *Ecotropicos* 5: 1–10.
- Southern, H. N., & V. P. W. Lowe. 1968. The pattern of distribution of prey and predation in Tawny Owl territories. *J. Anim. Ecol.* 37: 75–97.
- Stevenson, P. R. 2001. The relationship between fruit production and primate abundance in Neotropical communities. *Zool. J. Linnean Soc.* 72: 161–178.
- Stinson, C. H., D. L. Crawford, & J. Lauthner. 1981. Sex differences in winter habitat of American Kestrels in Georgia. *J. Field Ornithol.* 52: 29–35.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III, & B. K. Moskovits. 1996. *Neotropical birds: ecology and conservation*. Univ. of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Sutherland, W. J., I. Newton, & R. E. Green. 2004. *Bird ecology and conservation: a handbook of techniques*. Oxford Univ. Press, London, U.K.
- Tapia, L., P. L. Kennedy, & R. W. Mannan. 2007. Habitat sampling. Pp. 153–169 *en* Bird, D. M., & K. Bildstein (eds). *Raptor research and management techniques*. Hancock House Publishers, Blaine, Washington, USA.

- Titus, K., & J. A. Mosher. 1987. Selection of nest tree species by Red-shouldered and Broad-winged Hawks in two temperate forest regions. *J. Field Ornithol.* 58: 274–283.
- Tosi, J. A. 1971. Inventariación y demostraciones forestales, Panamá: zonas de vida. Organización de las Naciones Unidas para el desarrollo, Roma, Italia.
- Touchton, J. M., Y. Ch. Hsu, & A. Palleroni. 2002. Foraging ecology of reintroduced captive-bred subadult Harpy Eagle (*Harpia harpyja*) on Barro Colorado Island, Panama. *Ornitol. Neotrop.* 13: 365–379.
- Turner, I. M. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: A review of the evidence. *J. Appl. Ecol.* 33: 200–209.
- Vargas, G. J. de J., D. Whitacre, R. Mosquera, J. Albuquerque, R. Piana, J. M. Thiollay, C. Márquez, J. Sánchez, M. Lezama-López, S. Midence, S. Matola, S. Aguilar, N. Rettig, & T. Sanaïotti. 2006. Estado y distribución actual del Águila Arpía (*Harpia harpyja*) en Centro y Sur América. *Ornitol. Neotrop.* 17: 39–55.
- Vargas, G. J. de J. 2008. Estrategia para la conservación del hábitat reproductivo del Águila Arpía (*Harpia harpyja*) en la región de Darién, Panamá. Tesis de maestría, Univ. Nacional Experimental de los Llanos Occidentales Ezequiel Zamora, Guanare, Venezuela.
- Vargas, G. J. de J., & F. H. Vargas. 2011. Nesting density of Harpy Eagles in Darien with population size estimates for Panama. *J. Raptor Res.* 45: 199–210.
- Vaughan, Ch., O. Ramírez, G. Herrera, & R. Guries. 2007. Spatial ecology and conservation of two sloth species in a Cacao Landscape in Limón, Costa Rica. *Biodivers. Conserv.* 16: 2293–2310.
- Wakeley, J. S. 1978. Factors affecting the use of hunting sites by Ferruginous Hawks. *Condor* 80: 316–326.
- Whitacre, D. F., J. López, & G. López. 2012. Crested Eagle. Pp. 164–184 *en* Whitacre, D. F. (ed.). Neotropical bird of prey, biology and ecology of a forest raptor community. Cornell Univ. Press, Ithaca, New York, USA.