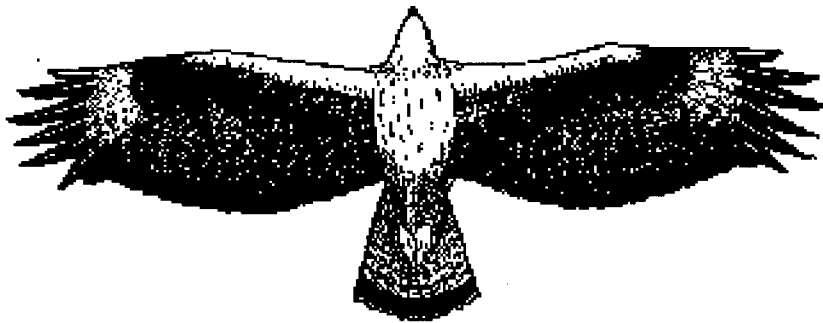


EL ÁGUILA PERDICERA EN ANDALUCIA: ECOLOGÍA Y DISPERSIÓN
JUVENIL.

JAVIER BALBONTÍN ARENAS.



TESIS DOCTORAL.

UNIVERSIDAD DE SEVILLA.

Marzo 2004

018 248

4-3-04

Alvarado

TA 47



UNIVERSIDAD DE SEVILLA

FACULTAD DE BIOLOGIA
BIBLIOTECA

Doy mi autorización a la Biblioteca de esta Facultad para que mi Tesis Doctoral El quilo Pericoro (*Hieracetus fasciatus*) en Andalucía: ecología y dispersión juvenil sea consultada, según la modalidad/es indicadas:

- Consulta en depósito.
- Préstamo interbibliotecario.
- Reproducción parcial.
- Reproducción total.
- Tipo de Usuarios.
- Otros términos.

Firmado: Balbontín Arenas Javier

Sevilla, a 12 de mayo de 1992

0-10733917

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA APLICADA
ESTACIÓN BIOLÓGICA DE DOÑANA
CONSEJO SUPERIOR DE INVESTIGACIONES CIENTÍFICAS



DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA VEGETAL Y ECOLOGÍA
FACULTAD DE BIOLOGÍA
UNIVERSIDAD DE SEVILLA

EL AGUILA PERDICERA (*HIERAAETUS FASCIATUS*) EN ANDALUCÍA:
ECOLOGÍA Y DISPERSIÓN JUVENIL

Memoria presentada por el Licenciado
Javier Balbontín Arenas para optar al grado
de Doctor en Biología por la Universidad de
Sevilla

VºBº Los Directores

Dr. Miguel Ferrer Baena

VºBº Tutor

Dr. Francisco García Novo

Dr. Vincenzo Penteriani

Sevilla, Marzo 2004.

A GUADALUPE,

Y A MIS PADRES,

Marzo 2004

INTRODUCCIÓN GENERAL

La importante pérdida en biodiversidad que ha tenido lugar en los últimos siglos y que continúa a un ritmo acelerado en nuestros días, es un tema de preocupación creciente para cada vez un número mayor de personas preocupadas por conservar y preservar el lugar en donde vivimos. La biología de la conservación, es una rama relativamente reciente de la biología, que surge ante la necesidad de presentar soluciones a este grave problema. Esta rama de la biología se ha desarrollado siguiendo dos líneas de investigación y trabajo diferentes. Una primera línea, más teórica, se ha encargado de estudiar los problemas asociados a aquellas especies que se encuentran en peligro de extinción debido a que el tamaño de sus poblaciones son demasiado pequeñas. Una segunda línea, más práctica, desarrollada paralelamente a la primera, se ha encargado de estudiar la problemática que presentan aquellas especies en peligro de extinción debido al estado de regresión demográfica en que se encuentran sus poblaciones (Caughley 1994).

Esta tesis doctoral, como muchas otras realizadas en el ámbito de trabajo de la biología de la conservación, se centra en el estudio de la biología y ecología de una especie concreta. En este caso, la especie objeto de estudio es el Águila Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*), un ave de presa de tamaño medio, que ha sufrido una fuerte regresión en los últimos 20 años en buena parte de su área de distribución Europea (Rocamora 1994). Por lo tanto, nuestro trabajo, tiene un enfoque más práctico que teórico, encaminado, por un lado, en buscar las causas y agentes externos responsables del fuerte descenso que han sufrido las poblaciones de esta ave de presa, y por otro, en intentar averiguar los efectos que estas causas están provocando en dichas poblaciones.

1. 1. La Especie:

1.1.1. Biología.

El Águila Perdicera es un ave de presa de vida larga, con una esperanza de vida máxima de 20 años en cautividad (Newton 1979). Se caracteriza por tener una moda en el tamaño de puesta de 2 huevos (rango 1-3) y una edad de maduración sexual de 3.5 años (Cramps & Simmons 1980). Por lo tanto, se puede considerar como una “especie superviviente”, caracterizada por una maduración sexual retardada, una baja tasa reproductora y una alta tasa de supervivencia adulta.

Esta ave de presa nidifica principalmente en cortados en la mayor parte de Europa. En España la ubicación de los nidos en árbol es un hecho muy poco frecuente, tan sólo el 1.7% de las parejas que nidifican en nuestra región lo hacen sobre este tipo de emplazamiento (Arroyo et al., 1990). Esta ave de presa se puede encontrar en nuestro país en un rango de altitud que va de los 80 hasta lo 1500 metros (Arroyo et al. 1990). Esta

limitación altitudinal parece que se debe a sus requerimientos climatológicos, ya que prefiere zonas de climatología cálida y seca (Cramps & Simmons 1980). Por otra parte, podemos resumir algunas características sobre su biología recordando que es una especie territorial, ya que defiende sus territorios enérgicamente cuando estos son traspasados por sus congéneres u otros individuos pertenecientes a otras especies. Cabe resaltar también, su carácter monógamo y sedentario. En cuanto a sus requerimientos tróficos, se puede considerar “generalista”, siendo sus principales presas el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) y la perdiz roja (*Alectoris rufa*) (Gil-Sánchez et al. 1994). En la zona del Levante peninsular, las palomas y otras aves son parte importante de su dieta (Carrete 2002).

1.1.2. Estado de Conservación.

El Águila Perdicera es una rapaz escasa que presenta una distribución irregular con poblaciones aisladas en Europa, Africa, Próximo Oriente y Asia. En la cuenca mediterránea sus principales poblaciones se encuentran en España (Arroyo et al. 1986) y Marruecos (Bergier 1987). Actualmente, se estima que la población europea está formada por aproximadamente 938-1039 parejas reproductoras (Real et al. 1996). Esta ave se encuentra catalogada a nivel europeo como “En peligro”: nivel SPEC 3, Estatus de conservación no favorable y no concentrada en Europa (Tucker & Heath 1994).

La población en nuestro país representa el 80 % del total de la población Europea (Real et al. 1996). En España, se encuentra catalogada como “Vulnerable” en el Libro Rojo de los Vertebrados de España (Blanco & González 1992). En la última década, numerosos estudios han puesto de relieve la regresión que esta especie está sufriendo en Europa. Esta recesión en el número de parejas ha sido documentada en Francia (Cugnasse 1984), Portugal (Palma et al. 1984), Grecia (Hallmann 1985), y España (Arroyo et al. 1990). En nuestro país se estima que se ha producido un descenso en el número de parejas reproductoras aproximadamente de un 25% de la población entre los años 1980 y 1990 (Arroyo et al. 1990).

El importante incremento de la población humana y las actividades que éstas generan, son las causas principales por las que las poblaciones Europeas se encuentran en franca recesión. Por un lado, la construcción de carreteras, presas y otras infraestructuras conllevan a una pérdida importante del hábitat necesario para su reproducción, dispersión y alimentación. Por otro lado, actividades antrópicas, como la persecución directa (caza y usos de venenos) o peligros asociados directamente con algunas estructuras elaboradas por el hombre, como son los tendidos eléctricos, han provocado un incremento muy importante de las tasas de mortalidad adulta y juvenil (Rocamora 1994, Arroyo et al. 1995, Real & Mañosa 1997).

1. 2. Aspectos Metodológicos

La recopilación de datos en los territorios de reproducción se ha centrado en la toma de la siguiente información: (1) Situación geográfica de los territorios, para lo cuál hemos utilizados la posición en coordenadas UTM (Universal Transverse Mercator) con un error de 500 m. (2) ocupación de los territorios, es decir, presencia o ausencia de individuos reproductores en los territorios de cría, (3) la composición de edad de las parejas reproductoras (parejas mixtas vs parejas adultas) y (4) toma de datos sobre el éxito reproductor como, la productividad (número de pollos volantones/ pareja reproductora y año) o la tasa de vuelo (número de pollos volantones / pareja exitosa y año). Para cada año de estudio (1998-2000), realizamos un mínimo de tres visitas por territorio y año. Una primera visita entre Enero y Febrero, con el fin de detectar la presencia o ausencia de los individuos reproductores en sus territorios. El transporte de material para el arreglo de la plataforma del nido o la observación de los individuos con comportamientos alusivos de un posible estatus reproductor, como por ejemplo, vuelos de cortejo o vuelos orientados a la defensa del territorio, se utilizaron como señales indicativas de que el individuo observado formaba parte de la pareja reproductora. En esta visita, también anotamos la edad de los individuos reproductores. Consideramos dos clases de edad: adulto y no adulto. Un individuo fue considerado perteneciente a la clase de edad adulta cuando las plumas de sus alas no mostraban barras de color pálidas (>3½ años; Cramp & Simmons 1980, Forsman 1999). Entre Febrero y Marzo realizamos una segunda visita, para detectar el inicio (comienzo de la incubación) o fracaso (abandono de la plataforma) en la reproducción. Una tercera visita, se realizó entre Abril y Junio, para determinar el número de pollos presentes en el nido. Un pollo se consideró volantón si su plumaje indicaba una edad superior a unos 40-45 días. Los cálculos de las tasas de natalidad se hicieron en base a este criterio de edad de los pollos. La mortalidad adulta se ha calculado, de forma relativa, como el porcentaje de individuos no adultos (con plumaje juvenil) que reemplazan a individuos adultos en la fracción reproductora de la población, lo que es suficiente para estimar cambios temporales o espaciales en este parámetro demográfico. El cálculo de la tasa de mortalidad pre-adulta se ha realizado mediante el marcaje con emisores de radio de 30 pollos, lo que nos ha permitido el seguimiento continuo del estatus (vivo-muerto) de cada individuo en cada momento, aproximadamente durante 2.5 años. Los emisores se colocaron en la espalda con un harness de teflón como describe Kenward (1987). Una vez marcados los pollos, éstos se siguieron utilizando vehículo todoterreno, con ayuda de un receptor Stabo (Eichenbeg 26, Horst, Germany) y antenas direccionales de tres elementos, tipo Yagui. Para aumentar la recepción las señales, éstas fueron rastreadas desde puntos situados a elevada altitud. De esta forma, la presencia de los jóvenes fue detectada a una distancia media de 40 km

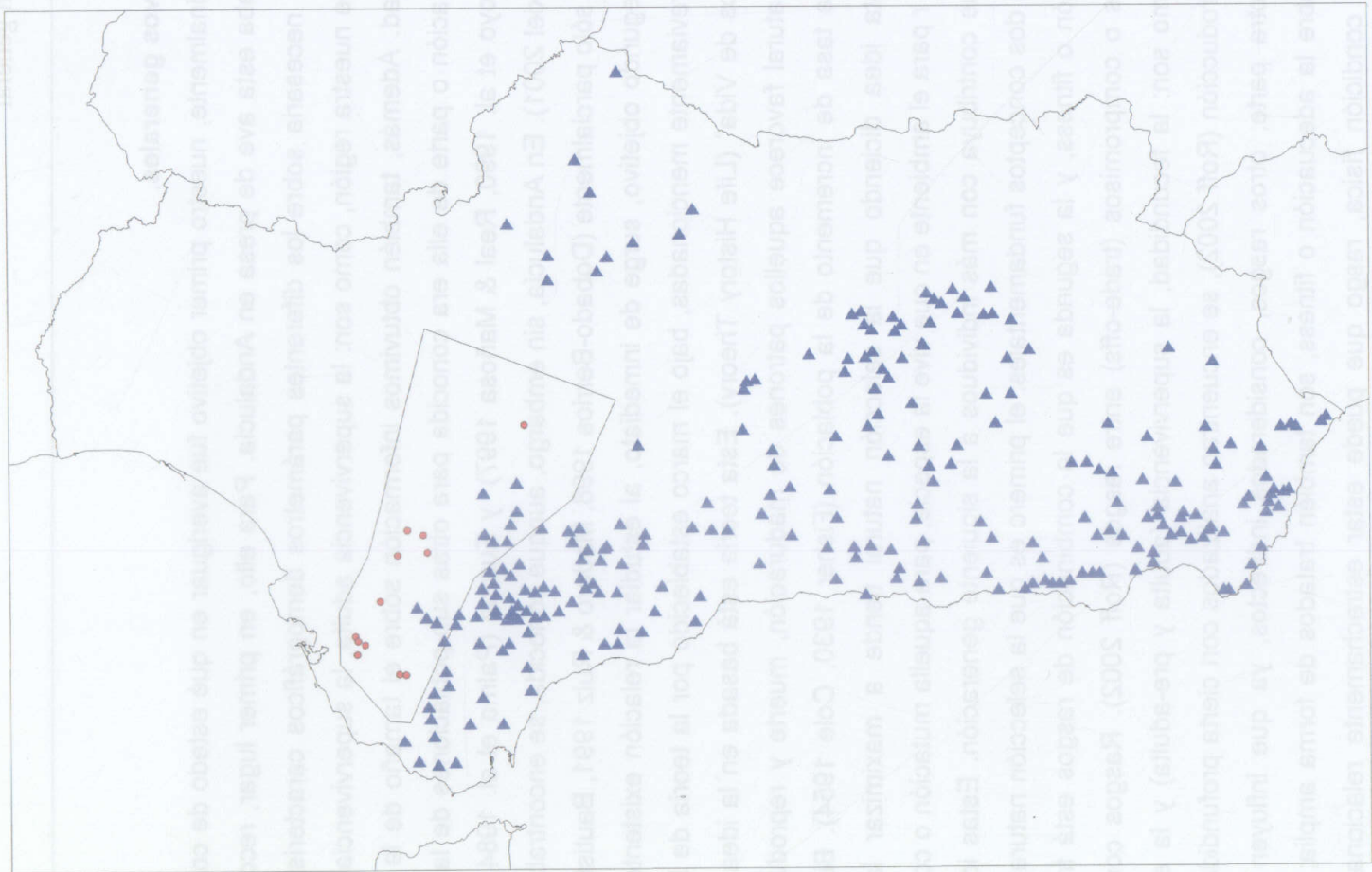
(rango: 5-80 km). Las triangulaciones se realizaron, bien mediante seguimiento individualizado a corta distancia (2 km), con un error de 100 metros, o mediante triangulaciones simultáneas realizadas por dos observadores diferentes situados en distintos puntos de observación.

1. 3. Ambito Geográfico

Tal como se ha mencionado anteriormente, el área de estudio en el cual hemos desarrollado este trabajo abarca buena parte de la Comunidad Autónoma de Andalucía. La toma de estos datos en la población reproductora se ha llevado a cabo en las cordilleras Béticas y en Sierra Morena (Figura 1). Para ello, hemos contado con la ayuda de cinco grupos colaboradores (Cádiz, Córdoba, Granada, Jaén y Almería). La información concerniente a la situación geográfica de los territorios de cría esta casi completa para la Cordillera Béticas, tanto para la Subética como para la Penibética (excepto provincia de Málaga). aunque fue más escasa para Sierra Morena. Para esta zona, sólo obtuvimos datos parciales pertenecientes al norte de la provincia de Córdoba y Sevilla. Por lo tanto, existe un hueco de información en el Norte de la provincia de Jaén. Por otro lado, los grupos colaboradores de Cádiz, Granada y Almería nos cedieron información (natalidad, edad individuos reproductores, ocupación de los territorios), que se encontraba disponible entre los años 1980 y 1997, completando de esta forma una serie temporal de datos larga para una muestra importante de territorios de reproducción.

Para el estudio de los individuos no reproductores, realizamos un marcaje de 30 pollos con emisores de radio. Los marcajes se llevaron a cabo en las provincias de Cádiz (parque Natural de los Alcornocales y Parque Natural de Grazalema), Málaga (Cuevas del Becerro) y Sevilla (Ecija). El posterior seguimiento de los juveniles se realizó en un área de aproximadamente 16.000 km², correspondiente a parte de las provincias de Cádiz, Sevilla y Málaga (ver figura 1).

Figura 1. Área de estudio



- ▲ Territorios de Reproducción
- Limites de Andalucía
- Áreas de asentamientos temporales
- Área de estudio dispersión juvenil

1. 4. Objetivos generales.

Originalmente, nuestro primer objetivo fue averiguar en qué estado de conservación se encontraba esta ave de presa en Andalucía. Para ello, en primer lugar, recopilamos la información necesaria sobre los diferentes parámetros demográficos característicos de la población de nuestra región, como son: la supervivencia adulta, la supervivencia pre-adulta y la natalidad. Además, también obtuvimos información sobre el tamaño de la población. Esta información o parte de ella era conocida para otras sub-poblaciones de la Península Ibérica (Arroyo et al. 1990, Real & Mañosa 1997) y Europa (Palma et al. 1984, Hallmann 1985, Iezekiel 2001). En Andalucía, sin embargo, aunque conocida, se encontraba dispersa y publicada sólo parcialmente (Dobado-Berrios 1998, Madero & Ruiz 1991, Bautista 2003).

El segundo objetivo, surge de inmediato, al estudiar la relación existente entre las variables previamente mencionadas, bajo el marco establecido por la teoría de la "Historia de los Ciclos de Vida" (Life History Theory). Esta teoría está basada en la idea de que la selección natural favorece aquellos patrones de maduración, muerte y reproducción que aumenten la tasa de incremento de la población (Fisher 1930, Cole 1954). Birch (1960) enfatiza esta idea diciendo que la selección natural tiende a maximizar la tasa de crecimiento r para el ambiente en que vive la especie, para aquella mutación o combinación genética que contribuya con más individuos a la siguiente generación. Estas ideas están basadas en dos conceptos fundamentales: el primero es que la selección natural maximiza la adecuación o fitness, y la segunda es que la combinación de rasgos está frenada por intercambios o compromisos (trade-offs) entre rasgos (Roff 2002). Rasgos considerados directos como son: la fecundidad, la supervivencia (adulta y pre-adulta) y la edad de la primera reproducción (Roff 2002), se encuentran analizados con cierta profundidad en esta tesis. Por otra parte, otros rasgos, considerados indirectos, ya que influyen de forma indirecta sobre la adecuación o fitness, son también tratados de forma amplia; como por ejemplo, la condición física, rasgo que puede estar estrechamente relacionado con la supervivencia o con la reproducción futura.

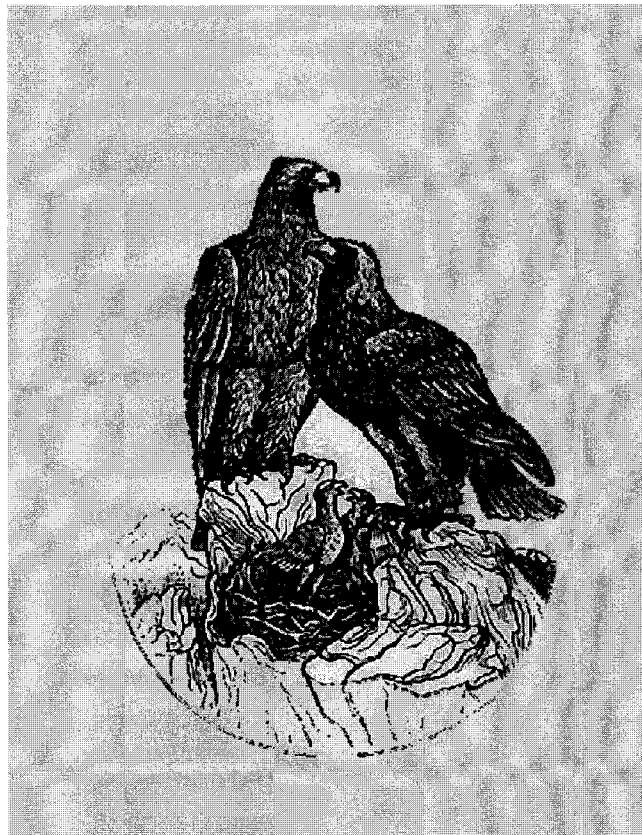
Existen principalmente dos factores que añaden variabilidad a los aspectos aquí estudiados. Por un lado, aquella que tiene que ver con la variabilidad debida a la heterogeneidad espacial, y por otro, aquella que tiene que ver con la variabilidad ambiental. Los hábitats difieren en su calidad, y por lo tanto, en las probabilidades de supervivencia y reproducción de los individuos que los ocupan (Weiss *et al.* 1988, Newton 1989, Kadmon 1993, Penteriani et al. 2003). El águila Perdicera es una especie territorial, sobre todo en las zonas donde se reproduce, por lo tanto, el territorio, ha sido también un factor que se ha tenido en consideración en el desarrollo de buena parte de este trabajo. Por otro lado,

debido a que el trabajo de campo, comprende la toma de datos en tres años diferentes (desde 1998 hasta 2000), la variación debido a las condiciones ambientales, características de cada año, ha sido tomada en cuenta en la mayor parte de los aspectos aquí estudiados.

Esta tesis, está organizada en dos bloques, en los que en cada uno de ellos tratamos aspectos diferentes. En el primer bloque, hemos recopilados datos sobre los individuos reproductores en sus territorios de cría, y en el segundo bloque, nuestro esfuerzo se ha dirigido a la toma de datos de los individuos no reproductores. Resumiendo, en el primer bloque y en su capítulo primero, describimos la situación demográfica en que se encuentra el águila Perdicera en nuestra región y esclarecemos cuáles son sus principales problemas. Además, la monitorización de la composición de edad de las parejas reproductoras se revela como una herramienta eficaz en biología de la conservación, útil para la detección temprana de posibles cambios en las tendencias de las poblaciones en especies de larga vida con maduración sexual retardada. En el capítulo segundo, estudiamos el efecto independiente de la edad y el territorio sobre la natalidad y en el tercero el efecto de determinadas condiciones ambientales (por ejemplo, la precipitación) sobre la condición física de pollos pertenecientes a polladas de tamaño diferentes. En el capítulo cuarto, exponemos como la mortalidad debido a factores humanos puede cambiar la estructura genética de las poblaciones actuando de forma antagónica a la selección natural. En el quinto y último capítulo del primer bloque se detallan cuales son los valores de referencia en la bioquímica de plasma en pollos en esta especie.

El segundo bloque está dedicado por completo al estudio de la dispersión juvenil. La dispersión juega un papel importante en la comprensión de la dinámica y la estructura genética de las poblaciones (Arcese 1989, Johnson & Gaines 1990, Clobert *et al.* 2001). Anteriormente a este trabajo, existían escasos datos sobre dispersión juvenil en esta especie, tan sólo algunos trabajos concernientes al periodo de dependencia (Cheylan 1997, Mañosa *et al.* 1988, Minguez *et al.* 2001) y sólo dos relativos al periodo de inmadurez sexual (Real *et al.* 1998, Real & Mañosa 2001). Durante los tres años de trabajo de campo, hemos marcado con emisores convencionales 30 pollos, los cuales han sido estudiados desde aproximadamente los 50 días de edad hasta los 2.5 años de vida. Esto nos ha permitido estudiar el periodo de dependencia en una muestra importante, lo cual, es tratado en el capítulo sexto del segundo bloque. En el siguiente capítulo (VII), describimos el comportamiento de los jóvenes una vez que éstos son independientes y salen fuera de los territorios de cría. En el último capítulo del segundo bloque, describimos la selección de hábitat de los jóvenes durante la etapa de dispersión juvenil y elaboramos cartografía predictiva de las zonas más frecuentemente usadas por los jóvenes durante este periodo de vida.

BLOQUE I. ESTUDIO DE LA FRACCIÓN REPRODUCTORA DE LA
POBLACIÓN



BLOQUE I. CAPÍTULO I.

¿ VARIACIÓN EN LA EDAD DE LAS PAREJAS REPRODUCTORAS COMO SEÑAL TEMPRANA PARA LA DETECCIÓN DE CAMBIOS EN LAS TENDENCIAS DE LAS POBLACIONES ? : EL CASO DEL AGUILA PERDICERA EN ANDALUCÍA.

JAVIER BALBONTÍN, VINCENZO PENTERIANI & MIGUEL FERRER

RESUMEN.

Recientemente se ha prestado una atención particular a los métodos diseñados para evaluar cambios en la tendencia de las poblaciones, debido a los patrones de recesión que han mostrado diversas especies desde el siglo pasado. Nosotros hemos estudiados durante 20 años (1980-2000) diversos parámetros demográficos de una población de Águilas Perdiceras (*Hieraatetus fasciatus*) en Andalucía (Sur de España). Esta especie se encuentra en peligro y esta sufriendo una fuerte recesión en la mayor parte de su área de distribución. Aunque, la población estudiada se ha mantenido estable durante al menos los últimos 10 años, tanto la edad de la primera reproducción, como la productividad ha disminuido en los últimos cinco años. En este capítulo proponemos que la edad de la primera reproducción puede ser utilizada como una señal temprana para la detección de posibles cambios en las tendencias demográficas de las poblaciones, especialmente, en especies de larga vida con maduración sexual retardada. En particular, en esta especie la variación espacial en parámetros demográficos puede ayudar a detectar si sucesos no naturales, como los disparos, están adelantando la edad de la primera reproducción y disminuyendo la productividad. En caso de que la ocupación de los territorios de cría por individuos no adultos este causada por la persecución directa debida a factores humanos, los esfuerzos de conservación en el caso particular del Águila Perdicera deberían dirigirse a proteger aquellos territorios de cría donde un aumento en el porcentaje de parejas con al menos un individuo no adulto fuera detectado.

II. 1. 1. INTRODUCCIÓN.

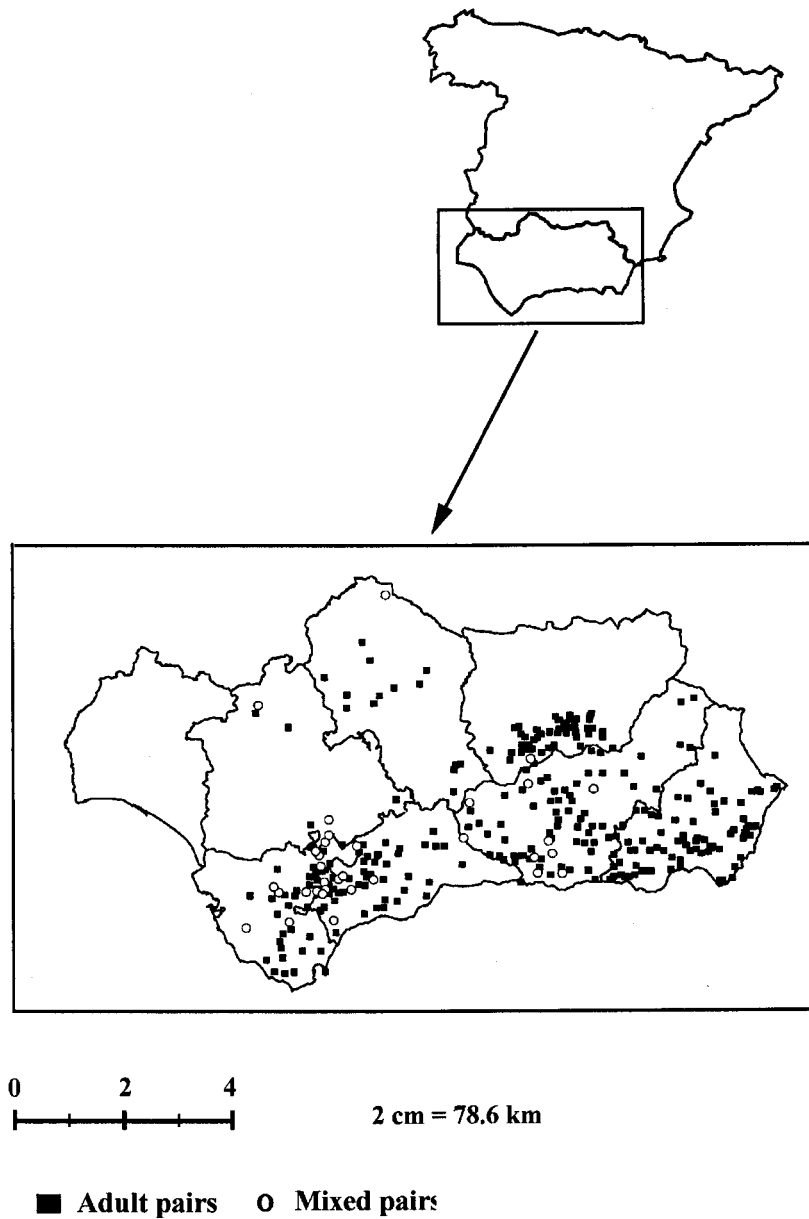
La rápida regresión en la distribución y abundancia en muchas especies de aves que ha tenido lugar en los últimos dos siglos ha sido un tema de preocupación creciente para investigadores y personas dedicadas a la conservación de la biodiversidad. Han surgido, desde entonces, muchas iniciativas para detectar posibles cambios en las tendencias en las poblaciones, con el objetivo de proporcionar las medidas efectivas necesarias para el manejo de especies con problemas de conservación, amenazadas o "en peligro" de extinción (Tucker and Heath 1994). La monitorización a largo plazo de la abundancia y el estudio de la distribución se han utilizados como métodos para la determinación del estatus de las poblaciones y sus tendencias. Sin embargo, las técnicas de censado detectan cambios en las tendencias poblacionales, una vez éstos cambios ya han ocurrido, y por lo tanto carecen de capacidad predictiva.

La región de Andalucía es uno de los lugares en el que el Águila perdicera es más abundante, y es por lo tanto una de las zonas más importante para la especie dentro de su rango de distribución en Europa. El objetivo principal de este estudio ha sido investigar si la edad a la primera reproducción se puede utilizar como señal para la detección temprana de posibles cambios en las tendencias de las poblaciones y en la viabilidad de las poblaciones en aves.

II. 1. 2. ÁREA DE ESTUDIO.

Hemos estudiado la población completa de Andalucía (5°32' W, 36°41' N), que representa el 32.6% del total de la población Europea (Balbontín et al., 2000). Realizamos un seguimiento de la población reproductora localizada en el Sistema Bético, el principal sistema montañoso de esta región, compuesta por el macizo Penibético en el Sur, cerca del Mar Mediterráneo, y el macizo Subbético en el Norte (Fig 1). Los territorios de reproducción se encuentran en un rango de altitud entre los 80 y 1500 m. El clima es mediterráneo y sub-árido (Rivas-Martinez, 1986), caracterizado por un rango anual en la precipitación entre 200 y 1500 mm. El paisaje está caracterizado por una estructura en mosaico de bosques (*Quercus suber*, *Q. rotundifolia* y *Pinus* spp.), matorral (*Quercus coccifera*, *Thymus vulgaris* y *Rosmarinus officinalis*), rocas calizas, pastizales y tierras de labor a altitudes más bajas.

Figure 1. Rango de distribución del Águila perdicera en Andalucía Los círculos blancos indican territorios ocupados por parejas mixtas (con al menos un individuo con plumaje de no-adulto)



II. 1. 3. METODOS

II. 1.3.1. Toma de datos.

Hemos recopilado información sobre la biología de la reproducción del Águila perdicera en Andalucía durante los últimos 20 años. Contando con la colaboración de cinco grupos o asociaciones ornitológicas, hemos obtenidos datos de 298 territorios de cría, para algunos de los análisis empleados. El término "sitio de reproducción" define el lugar donde una pareja intenta la cría, tenga ésta éxito o no. El protocolo en la toma de datos en los territorios de reproducción están descritos en el apartado 1.2 (Aspectos Metodológicos). Debido a que en el campo es bastante complicado distinguir el sexo de los individuos observados, preferimos no distinguir entre sexos y agrupamos los datos en dos clases de edad (adulto, no-adulto). El éxito reproductor lo expresamos como porcentajes de nidos donde volaron al menos un pollo, el número medio de pollos volantones dividido por el número de parejas reproductoras (ocupando un territorio de cría, referida a partir de ahora como productividad), y el número medio de pollos volantones dividido por pareja con éxito (es decir, que al menos logra sacar adelante un pollo, tasa de vuelo) (Steenhof, 1987). También calculamos la variación en la productividad mediante el coeficiente de variación (referido como CV; Ferrer and Donázar, 1996). Estimamos también una medida del recambio en las parejas reproductoras como el porcentaje de ocupación de territorios de cría por individuos adultos (referido como PAR, Porcentaje de Adultos Reproductores) obtenido a partir de datos sobre el reclutamiento como reproductores de individuos con plumaje de no-adulto; esto es, cuando observamos un individuo no-adulto reemplazando un individuo adulto, asumimos que bien el individuo reemplazado estaba muerto o bien se había movido a otro territorio de cría (nuestros datos no nos permitieron distinguir entre estas dos posibilidades). Utilizamos dos medidas en la tasa de recambio, (1) el porcentaje de individuos con plumaje de adultos dentro de un mismo territorio medido en diferentes años, (2) el porcentaje de individuos con plumaje de adultos en diferentes territorios en un año determinado. Estimamos PAR como sigue:

Dentro de territorios $PAR = 1 - (NA/2A)$

Entre años $PAR = 1 - (NA/2T)$

Donde *NA* es el número de individuos con plumaje de no-adulto que reemplazan a individuos con plumaje de adulto, *A* es el número de años que un territorio de cría fue monitorizado y *T* es el número de territorios de cría monitorizado en un año determinado. Multiplicamos por dos por qué existen dos posibilidades de recambio para cada territorio.

II. 1.3.2. Análisis Estadísticos.

La dispersión de los territorios de cría ha sido analizada con el estadístico *G*, el cuál calcula la razón entre la media geométrica y la media aritmética de la raíz cuadrada de la Distancia al Vecino más Cercano (Nearest Neighbour Distance, NND). Este índice varía entre 0 y 1: Valores cerca de 1 (> 0.65) indican una distribución uniforme de los nidos (Brown, 1975). Utilizamos ANOVA de una vía con el fin de detectar cambios entre años en la productividad. Algunos análisis estadísticos emplearon una sub-muestra de los datos ($n=37$), en los cuales existía un conjunto de datos completos de todas las variables de interés, como la variación en los parámetros demográficos entre territorios. Para éstos análisis, fueron considerados sólo aquellos territorios donde al menos un período de cinco años completos de datos se encontraban disponibles. Esta serie de datos fue analizada con regresión lineal o con correlaciones no-parámétricas, con el fin de evaluar la posible relación entre el CV de la productividad, la productividad, y la tasa de ocupación de individuos con plumaje adulto (PAR). Los datos fueron normalizados, mediante transformación logarítmica, la raíz cuadrada o el arcoseno antes de utilizar tests de tipo paramétricos (Sokal and Rohlf, 1998). Todos los análisis fueron de dos colas y la significación estadística fue fijada con $P < 0.05$. La Media se muestra con ± 1 SD. Todos los análisis se realizaron con SPSS 10.0.

II. 1. 4. RESULTADOS

II.1.4.1. Características de la población.

Aunque las poblaciones de Águilas perdiceras han sufrido un descenso notable en otras áreas de su rango de distribución. La población estudiada se ha mantenido relativamente estable, al menos en los últimos diez años ($\chi^2 = 10.98$, $df = 11$, $P > 0.10$) (Tabla 1). La media de la distancia al vecino más cercano fue 7000 ± 4079 m ($n = 203$), y la población se encuentra uniformemente distribuida en toda la región (*G*-statistic = 0.75, $n = 203$). El número medio de pollos volantones por pareja reproductora fue 1.39 ± 0.71 ($n = 591$), y el número medio de pollos volantones por pareja con éxito fue 1.59 ± 0.51 ($n = 518$). El 12.2% de las parejas reproductoras no lograron criar un solo pollo, el 37.2% criaron un pollo, el 49.7% dos pollos y el 0.9% de las parejas reproductoras criaron tres pollos. Determinamos las causas exactas del fracaso reproductor en 13 casos: 8 fracasos (61.5%) debidos a molestias humanas, y los otros cinco casos a que los nidos fueron depredados con huevos (7.7%) o con pollos (30.8%).

PROVINCIA	1990	2000	Fuente (Censo año 2000)
Cádiz	36	38-43	Del Junco, O., Paz, J.L. y J. R. Benitez
Málaga	50-58	45-50	Del Junco, O. Y J.L. Paz.
Granada	29-37	39-44	Gil-Sánchez, J.M. y collab. D. Ontiveros
Almería	55-72	55-62	Manrrique, J. y collab.
Jaén	43-45	46-57	Madero, A., Rico, J. y P.A. Jódar.
Sevilla	6	7-8	Consejería de Medio Ambiente
Huelva	1	2	Barroso, J.L.

Tabla 1: Comparación del número de territorios de cría de Águila perdicera ocupados en Andalucía; año 1990 (Arroyo et al. 1990) *versus* año 2000 (este estudio).

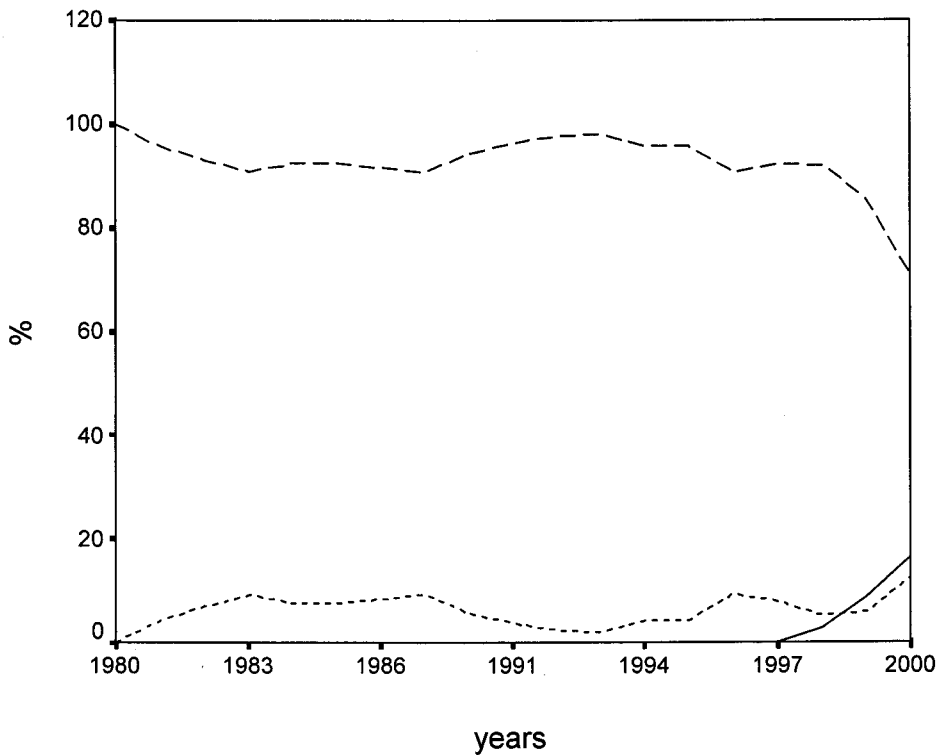
II. 1.4.2. Variación temporal en el éxito reproductor.

Detectamos diferencias entre años en el número medio de jóvenes volantones por pareja reproductora ($F_{17, 573} = 1.809, P = 0.024$): los valores más bajos correspondieron con el año 2000, y fue más bajo en el año 1996 que en el año 1993 y 1998 (LSD Test, $P < 0.05$). El CV de la productividad ha aumentado significativamente en los últimos veinte años ($F_{1, 16} = 8.769, P = 0.009$).

No encontramos diferencias en el número de pollos volantones por pareja con éxito entre años ($F_{17, 500} = 0.829, P = 0.66$). Una media del $92.9 \pm 7.1\%$ de las parejas reproductoras se reprodujeron exitosamente cada año, pero su número descendió significativamente durante el período de estudio ($\chi^2 = 247.0, df = 196, P = 0.008$).

Figura 2. Variación en la composición de las parejas reproductoras durante (1980-2000) en: 1). La línea quebrada de arriba muestra el porcentaje de aparejas con dos adultos, 2) La línea

quebrada de abajo indica el porcentaje de parejas mixtas, y 3) porcentaje de territorios ocupados por un solo individuo adulto desemparejado (línea sólida).



II. 1.4.3. Variación temporal en la edad a la primera reproducción.

Encontramos diferencias entre años en la tasa de ocupación de territorios de reproducción por individuos con plumaje de no-adulto ($F_{20, 958} = 4.386$, $P = 0.0001$), ésta fue más alta en los años 1999 y 2000, comparada con los años anteriores (LSD Test, $P < 0.05$). Desde el año 1997 en adelante el porcentaje de parejas adultas en la población descendió cerca de un 10%, y entre el año 1997 y el año 2000 el porcentaje de parejas mixtas con un individuo con plumaje de no-adulto ($\bar{x} = 6.6 \pm 4.3\%$) o dos individuos con plumaje de no-adulto ($\bar{x} = 1.1 \pm 2.2\%$), y de adultos desemparejados en los territorios de reproducción ($\bar{x} = 1.3 \pm 4.0\%$) se incrementó bruscamente (Fig.2).

Figure 3

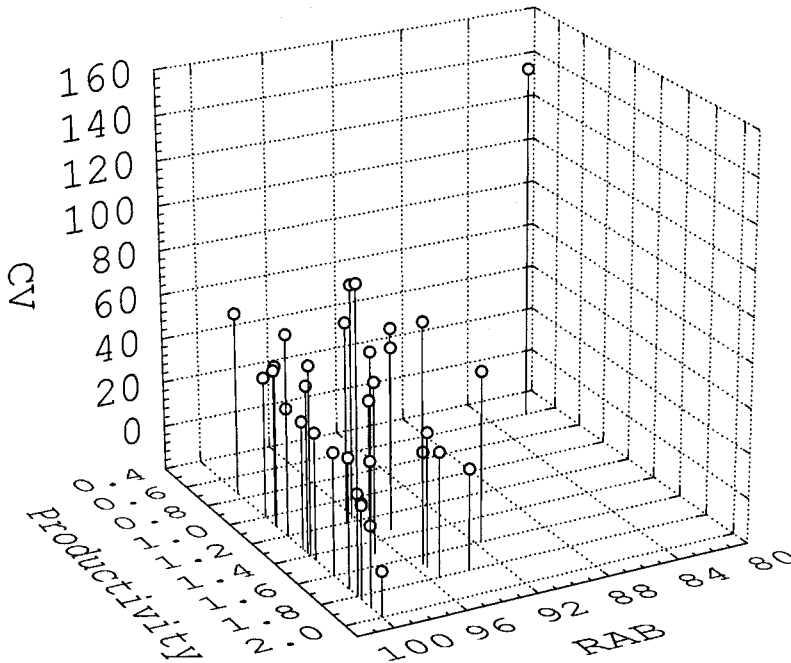


Figure 3. clasificación de los territorios atendiendo al Porcentaje de Adultos Reproductores (RAB), productividad y el CV de la productividad..

II. 1.4.4. Variación espacial en PAR.

Los territorios difieren en los valores de PAR. Encontramos una media en el PAR del $97.5\% \pm 4.43\%$. El valor mínimo en PAR fue del 81.8% para un territorio y 28 de 37 territorios (75.6%) mostraron un PAR del 100%. Los territorios de cría en los que encontramos valores más bajos de PAR fueron también aquellos territorios en los que se detectaron los valores más bajos de productividad y que fueron más variables en su éxito reproductor (Fig 3). Concretamente, la variable PAR y la productividad estuvieron positivamente correlacionadas ($r_s = 0.31$, $P = 0.05$, $n = 37$). Por otro lado, también detectamos una correlación negativa entre PAR y el CV de la productividad ($r_s = -0.415$, $P = 0.01$, $n = 37$), como también entre la productividad y su coeficiente de variación ($r_s = -0.774$, $P < 0.001$, $n = 37$).

I. 1. 5. DISCUSION.

II. 1.5.1. Tendencias en las poblaciones.

Opuestamente a la tendencia que muestran otras poblaciones de Águilas perdiceras en Europa, la población de Andalucía se ha mantenido estable al menos durante los diez últimos años (entre 1990 y 2000). Sin embargo, se ha detectado cambios en la edad de los individuos que forman parte de las parejas reproductoras y en la productividad que podría ser un aviso temprano de un cambio futuro en la estabilidad de la población estudiada. En los últimos años la edad de la primera reproducción ha disminuido para muchos de los territorios monitorizados. En un censo realizado en 1990, Arroyo et al. (1990) estimó en solo un 2.6% de individuos no adultos formando parte de parejas reproductoras, mientras que en este estudio encontramos individuos no adultos en un 7.3% de las parejas reproductoras. La edad de la primera reproducción es un factor importante en la dinámica de poblaciones en aves (Lack, 1968; Henny et al., 1970; Newton, 1979). Pueden existir dos causas en el aumento de individuos con plumaje de no-adulto en las cohortes reproductoras de una población. En primer lugar, puede ser debido a un aumento en la tasa de mortalidad, tanto en la tasa de mortalidad pre-adulta como en la adulta (Valverde, 1960; Novelletto and Petretti, 1980; Ratcliff, 1980; Steenhof et al., 1983); segundo, puede deberse a un aumento en la disponibilidad de recursos, como alimento o lugar de nidificación (McGowan, 1975; Newton, 1976; Brommer et al., 1998). Nosotros hemos obtenidos datos sobre mortalidad pre-adulta gracias al marcaje con radio-emisores de 30 pollos, marcado desde el año 1998 hasta el año 2000. El seguimiento del estatus (vivo-muerto) de estas águilas durante sus primeros dos años y medio de vida, nos reveló una tasa de supervivencia pre-adulta del 42 %. Este valor es más alto que el encontrado para otras aves de presa con una historia natural similar al Águila perdicera. Por ejemplo, la tasa de supervivencia pre-adulta es del 37% para el águila pescadora (*Pandion haliaëtus*) (Poole, 1989), sobre el 30% para el águila de Verreaux's (*Aquila verreauxi*) (Gargett, 1990), un 26% para el Halcón peregrino (*Falco peregrinus*) (Wootton and Bells, 1992), un 10% para el Águila calva (*Haliaëtus leucocephalus*) (Sherrod, et. al., 1977) y un 8-17% para el Águila imperial ibérica (*Aquila adalberti*) (Ferrer and Calderon, 1990). Por lo tanto, parece improbable que una baja tasa de supervivencia pre-adulta sea la causa de una falta de individuos adultos en parejas reproductoras en la población estudiada..

De otra parte, no se han encontrado diferencias en la densidad de la presa principal consumida por esta especie en el área de estudio, como es el conejo (*Oryctolagus cuniculus*, Gil-Sánchez et al., 1994; Ontiveros and Plaguezuelos, 2000) en territorios ocupados y no ocupados en una parte de la población Andaluza (Ontiveros and Plaguezuelos, 2000). Además, los conejos han sufrido un descenso acentuado, en la mayor parte de su rango de su distribución Europea, debido a enfermedades como la mixomatosis o la enfermedad hemorrágica vírica (Beltrán, 1991; Villafuerte and Moreno, 1991; Villafuerte et al., 1994).

Finalmente, el número de territorios ocupados se ha mantenido estable durante la última década y los territorios se encuentran distribuidos uniformemente en toda la región. Por lo tanto, no pensamos que un incremento en la disponibilidad de alimento o en los sitios adecuados para la reproducción hayan podido ser causas del aumento del número de individuos no-adultos formando parte de parejas reproductoras. Sin embargo, existen evidencias de que el descenso de la edad a la primera reproducción puede ser debido a un aumento en la tasa de mortalidad adulta. Recientemente, Real et al. (2001) ha recopilado 377 casos de muertes en el Águila perdicera entre 1990 y 1998 en España. Estos autores detallan que 91 individuos de un total de 241 con edades conocidas eran adultos. Por lo tanto, con los datos presentados hasta el momento, la causa más probable de la presencia de individuos no-adultos en parejas reproductoras podría ser una disminución en las tasas de supervivencia adulta, más bien que un aumento en la disponibilidad de recursos o una disminución en la tasa de supervivencia pre-adulta. Además, la revisión de Real et al. (2001) muestra que los adultos mueren principalmente en los territorios de cría debido a una fuerte persecución humana (60.4%). Los disparos provenientes de cazadores parecen que están íntimamente asociados a la mayoría de las causas de muerte en adultos de Águila perdicera (Real et al., 2001). Una disminución en la tasa de supervivencia adulta ha sido también relacionada con un adelanto de la edad de la primera reproducción en el Albatros viajero (Weimerskirch and Jouventin, 1987) y en el Águila real (Steenhof et al., 1983). De cualquier manera, no podemos rechazar la hipótesis de que un aumento en las tasas de mortalidad pre-adulta en el pasado (antes de 1998, cuando comenzamos a seguir a los jóvenes mediante radio-telemetría) podría ser una causa posible en el adelanto de la edad de la primera reproducción. En este caso, deberíamos esperar un descenso en el número de territorios ocupados por individuos no adultos en los próximos años.

En especies de larga vida, la tasa de supervivencia adulta es el parámetro más estrechamente relacionado con tendencias poblacionales futuras (Stearns, 1976). Factores ambientales que puedan afectar la supervivencia adulta, causaran un impacto mayor en los cambios de la tasa de crecimiento de la población, que aquellos factores que afecten a la tasa de natalidad o a la dispersión (Benton and Grant, 1996). En la población objeto de estudio, sucesos no naturales, como los provocados por las molestias humanas a través del aumento de las muertes causadas por la electrocución en tendidos eléctricos o por los disparos en temporadas de caza, están directamente afectando el parámetro demográfico más sensible de la población. Análisis previos realizados en poblaciones del norte y este de la Península Ibérica y sur de Francia han mostrado que la tasa de incremento de la población es cuatro veces menos sensible a cambios en la tasa de supervivencia pre-adulta que a cambios en la supervivencia adulta, y sobre diez veces menos sensible a cambios en la tasa de natalidad (Real and Mañosa, 1997).

En este trabajo, hemos encontrados también que una disminución en PAR está ligado a una disminución en la productividad. Debido a un aumento en la tasa de mortalidad adulta, los individuos más jóvenes, con un plumaje de no-adulto, aprovechan los huecos vacíos surgidos en la población reproductora, para incorporarse de forma más temprana a la fracción reproductora de la población. Debido a este fenómeno y a la disponibilidad de una fracción flotante de individuos no reproductores, el resultado final es una disminución en la productividad (probablemente debido a una menor experiencia de los individuos más jóvenes en las tareas reproductoras), en vez de una pérdida en el número de parejas reproductoras, tal como se ha observado en otras especies de aves de presa (e.g. Steenhof et al., 1983; Pedrini and Sergio, 2001). Otro efecto asociado con una disminución en el PAR ha sido un aumento en la variación de la productividad. Estos resultados se refuerzan por estudios previos que sugieren que la edad afecta a la media y a la varianza de la productividad en el Águila perdicera (Penteriani, et. al., 2003).

II. 1.5.2. Variación espacial en los parámetros demográficos.

Los territorios difieren en como los rasgos demográficos de los individuos reproductores son afectados por una variación temporal en las condiciones ambientales. En las especies territoriales, debido a la heterogeneidad del hábitat, los individuos que ocupan diferentes territorios, tienen diferentes probabilidades de supervivencia y difieren en sus éxitos en la reproducción (Wiens, 1976; Turner, 1989; Kotliar and Wiens, 1990), dependiendo de la calidad del hábitat que ocupan (e.g., Weiss, et al., 1988; Ferrer and Donázar, 1996; Newton, 1989; Kadmon, 1993; Penteriani, et. al., 2002). Sin embargo, muy pocos estudios han demostrado una variación espacial en los parámetros demográficos, aunque algunas han demostrado una variación espacial en rasgos particulares de historia de vida (e.g. Dhondt et al., 1990; Blondel, et al., 1992; Sæther et al., 1999). En el presente estudio hemos encontrados que los territorios difieren en el PAR, productividad y en la variación de la productividad. Concretamente, las parejas que ocupan los territorios más productivos, que consideramos los territorios de alta calidad, muestran una variación menor en la productividad y están afectados en menor medida por la presencia de individuos no-adultos en parejas reproductoras. Por otro lado, los cambios en las parejas reproductoras por individuos no-adultos ocurren más frecuentemente en aquellas parejas que ocupan territorios de baja calidad y consecuentemente muestran una disminución en la productividad. Un estudio paralelo ha mostrado que los territorios ocupados por no-adultos se encontraban más cerca de carreteras o núcleos urbanos que los territorios ocupados por parejas formadas por dos adultos (Penteriani et. al., 2003). Por lo tanto, estos territorios están expuestos a un grado mayor de persecución y de molestias ocasionadas por el hombre.

II. 1.5.3. Implicaciones para la conservación

Nuestros resultados muestran la importancia que tienen la monitorización de los parámetros demográficos a largo plazo, especialmente la edad a la primera reproducción y la productividad, en aves de larga vida con maduración sexual retardada. En especies territoriales, estos datos pueden ser utilizados para la detección temprana en cambios temporales de la tasa de supervivencia adulta, una vez que otras posibles causas de un adelanto de la edad a la primera reproducción puedan ser descartados. La monitorización de forma regular de la estructura de edad de las parejas territoriales, demuestra ser un método válido para predecir cambios en la viabilidad de las poblaciones. Este método tiene una capacidad predictiva mayor que otros más utilizados, como son la simple monitorización del número de parejas presente en los territorios de cría. Además, es también importante localizar precisamente donde los recambios entre individuos jóvenes por adultos tiene lugar, con el fin de planificar intervenciones dirigidas a la conservación. Este tipo de análisis puede constituir una herramienta útil en Biología de la Conservación. En el supuesto, de que la causa en el adelanto de la edad de la primera reproducción sea debido a un incremento en los recursos disponibles (lugar de nidificación, alimento, etc.), la monitorización de estos datos demográficos pueden también indicar un aumento futuro en el tamaño de la población objeto de estudio, y por lo tanto representarían una información válida desde el punto de vista de la conservación. Si el incremento en la ocupación de los territorios por individuos no adultos esta causado por una persecución humana, las directrices de conservación deben de ir encaminadas principalmente a proteger aquellos territorios de reproducción, donde el reclutamiento de individuos no-adulto sea detectado. En el caso concreto del Águila perdicera, los esfuerzos de conservación prioritarios deben de ir dirigidos a proteger aquellas zonas incrementando la vigilancia durante la época de reproducción y la época de caza. Cabe resaltar también, que los altos valores en algunos parámetros demográficos, como la tasa de supervivencia pre-adulta o la productividad, parecen indicar, que bajo un contexto de metapoblación caracterizado por un sistema fuente-sumidero (Pulliam, 1988), la sub-población andaluza, probablemente funciona como una población fuente donde los nacimientos exceden a las muertes. Sin embargo, si la persecución humana continua, se podría reducir irreversiblemente el número de individuos adultos de la población, lo cuál afectara rápidamente a la tasa de crecimiento de la población en esta zona, tan importante para la persistencia de esta ave de presa en Europa. Además, como la estabilidad de las sub-poblaciones sumideros dependen del aporte de individuos provenientes de las sub-poblaciones fuentes (Pulliam, 1988; Pulliam and Danielson, 1991), podríamos esperar que efectos severos en la dinámica de la población de Andalucía, podrían causar un descenso acentuado en otras zonas del rango de distribución de este rapaz.

BLOQUE II. CAPITULO II.

EFFECTO SIMULTÁNEO DE LA EDAD Y LA CALIDAD DEL TERRITORIO SOBRE LA
FECUNDIDAD EN EL AGUILA PERDICERA *HIERAAETUS FASCIATUS*

VINCENZO PENTERIANI, JAVIER BALBONTÍN & MIGUEL FERRER

RESUMEN

Diversos factores que actúan de forma simultánea con la edad pueden afectar al éxito reproductor. Debido a la heterogeneidad del hábitat, los individuos pertenecientes a distintas sub-poblaciones pueden experimentar diferentes probabilidades de reproducción, dependiendo del hábitat que ocupen. El objetivo de este trabajo es testar la hipótesis de que la edad y la calidad del territorio independientemente afectan al éxito reproductor. Hemos analizados datos sobre biología reproductiva y natalidad en 298 territorios de reproducción de Aguila Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en Andalucía desde el año 1980 hasta el año 2000. Nuestros datos confirman que la edad y la calidad del territorio simultáneamente afectan al éxito reproductor. Después de controlar por los efectos debido al año y a la edad, encontramos variación en el éxito reproductor entre territorios. Independientemente de la calidad del territorio, la edad de las aves reproductoras afectó al número de pollos volantones y a la variación en la productividad.

II. 2. 1. INTRODUCCION

La mayor parte de las especies de aves que se han estudiado apropiadamente muestran patrones específicos en el efecto de la edad sobre el éxito reproductor, generalmente la fecundidad aumenta con la edad (Sæther 1983, Forslund & Pärt 1995). Tres diferentes mecanismos se han propuesto para explicar la relación entre edad y fecundidad (see reviews in Curio 1983, Forslund & Pärt 1995). La Hipótesis "constrictiva" (*The constraint hypothesis*) propone que los cambios en las habilidades competitivas durante la vida pueden aumentar las habilidades que son esenciales para llevar a buen término las tareas reproductoras. La hipótesis "restrictiva" (*restraint hypothesis*) sugiere que las aves jóvenes se abstienen o ponen un esfuerzo menor en la reproducción, debido a que a esa edad, un esfuerzo encaminado a la reproducción aumenta el riesgo de morir. Ambos mecanismos pueden operar en un mismo individuo, por lo que es difícil distinguirlos. Por esta razón, fueron recientemente englobados en la "Hipótesis de experiencia inadecuada" (*inadequate experience hypothesis*, see Espie *et al.* 2000). Un tercer mecanismo, la Hipótesis de "mortalidad diferencial" (*differential mortality hypothesis*) propone que los individuos de diferente calidad fenotípica difieren a la edad de la primera reproducción o en la probabilidad de supervivencia, lo que conduce a una aparición o desaparición progresiva de fenotipos de diferente calidad en las cohortes reproductoras.

Algunos factores pueden afectar simultáneamente al éxito reproductor, interaccionando con los efectos debido a la edad. Las parejas reproductoras pueden encontrar una variabilidad importante de hábitas dentro de un rango de distribución reducido, por lo tanto, individuos pertenecientes a diferentes sub-poblaciones pueden experimentar diferentes probabilidades de supervivencia y de reproducción, dependiendo del hábitat que ocupen (Weiss *et al.* 1988, Newton 1989, Kadmon 1993, Penteriani *et al.* 2002). En las especies territoriales, la calidad del territorio puede determinar el éxito reproductor: los territorios de diferente calidad requieren diferentes niveles de esfuerzo para lograr con éxito una reproducción con éxito (Catchpole & Phillips 1992, Ens *et al.* 1992, Siikamäki 1995, Panek 1997).

Aunque muchos estudios claramente han demostrado que la fecundidad aumenta con la edad de la pareja reproductora (e.g., Newton 1989, Sæther 1983, Desrochers & Magrath 1993, Espie 2000), otros no encontraron una correlación entre edad con el tamaño de puesta o con la productividad (Davis 1976, Nol & Smith 1987, Boekelheide & Ainley 1989). Además, aunque algunos estudios han intentado determinar el efecto de la heterogeneidad del hábitat y la edad sobre el éxito reproductor y la demografía poblacional (e.g., Sæther 1983, Wunderle 1983, Danielson 1992, Dhondt *et al.* 1992, Kadmon 1993,

Ferrer & Donázar 1996, Espie *et al.* 2000), muy pocos han testado el efecto simultáneo de estos dos factores (see Newton 1991).

En este capítulo testamos la hipótesis de que la edad y la calidad del territorio independientemente afecta al éxito reproductor. Con este propósito, analizamos una serie larga de datos en el éxito reproductor en el águila perdicera *Hieraaetus fasciatus* en Andalucía.

II. 2. 2. METODOS.

II. 2.2.1. Toma de datos.

Recopilamos datos de campo sobre la biología reproductiva y la fecundidad desde el año 1998 hasta el año 2000. Visitamos al menos tres veces al año, los sitios adecuados para la reproducción. El protocolo seguido en la toma de datos en los territorios de cría se describen en el apartado 1.2 (aspectos metodológicos) de esta tesis. Consideramos como parejas mixtas aquellas en las que al menos un componente mostraba plumaje de no-adulto. La fecha de eclosión fue calculada atendiendo al desarrollo de los pollos y a las características de su plumaje, utilizando datos personales y siguiendo a Cramp and Simmons (1980) y Torres *et al.* (1981).

Las tendencias en fecundidad fueron analizadas en una muestra de 298 territorios de cría. La fecundidad, fue medida como el porcentaje de territorios en el que al menos había un pollo con edad de vuelo (entre 50-70 días), el número medio de pollos en edad de vuelo dividido entre el total de parejas reproductoras (productividad) y el número medio de pollos con edad de vuelo dividido por parejas con éxito (es decir, aquellas parejas que logran criar al menos un pollo hasta la edad de vuelo). Utilizamos la distancia al vecino más cercano (NND) para estimar la densidad (Newton *et al.* 1977).

II. 2.2.3. Análisis estadísticos.

Para determinar los posibles cambios en las tendencias en fecundidad, y relacionarlas con la calidad del territorio y la edad del individuo, llevamos a cabo el siguiente procedimiento: Primero comparamos (Mann-Whitney U-test) la productividad bajo diferentes condiciones de densidad, para lo cual consideramos dos categorías diferentes: baja densidad (aquellos territorios con NND mayor a 7 km, la media en NND de la población estudiada) y alta densidad (aquellos territorios con NND menor a 7 km). Esto nos permitió detectar si existía un efecto de la densidad sobre el éxito reproductor. Antes de testar el efecto del territorio (calidad) sobre la fecundidad, primero eliminamos el efecto del año, standarizando para ellos los datos de productividad entre años (media igual a cero). Referimos el término productividad relativa a los datos de esta forma transformados. Valores negativos indican un éxito reproductor menor que la media, mientras que valores positivos indican un mejor éxito reproductor relativo a la media

para ese año. Finalmente utilizamos ANOVA para testar la variación en productividad relativa debida al efecto del territorio como factor “aleatorio” para controlar por posible no independencia en nuestros datos. Para este análisis consideramos tan sólo aquellos territorios exclusivamente ocupados, durante todos los años de seguimiento de la población, por parejas formadas por los dos componentes en edad adulta, con el fin de controlar por el efecto de la edad. Utilizamos además un análisis de regresión múltiple por pasos (Norusis 1993) para identificar aquellas variables del paisaje que puedan determinar diferencias en el éxito reproductor entre territorios. Para ello, comparamos las características físicas de los territorios ocupados siempre por dos individuos adultos con los territorios en los cuales, al menos en alguna ocasión se había observado la presencia de un individuo con plumaje de inmaduro formando parte de la pareja reproductora.

Utilizamos un test de Signo de Wilcoxon con el fin de testar el efecto de la edad sobre la productividad relativa, utilizamos aquellos territorios en los que la composición en la edad de la pareja reproductora variaba entre años, para controlar por el efecto del territorio. Utilizamos estadística no paramétrica para explorar una posible asociación entre la edad de la pareja reproductora y las variables relacionadas con la biología reproductora, como la fecha de puesta o la productividad, y entre la productividad y su coeficiente de variación (Ferrer & Donazar 1996, Kruger & Lindström 2001).

Finalmente utilizamos análisis discriminantes (DFA) para ver si existían diferencias en la estructura del hábitat y la composición del hábitat a nivel de paisaje entre territorios ocupados siempre por una pareja formada por dos componentes de edad adulta (en todos los años en las que se realizó un seguimiento) con respecto a aquellos territorios en los que al menos un año se observó la presencia de algún componente de la pareja con edad no-adulta. Comprobamos con un test Chi-cuadrado la significación de la clasificación de los territorios establecidos mediante el análisis DFA (Sokal & Rohlf 1998). Las características del hábitat fueron medidas utilizando Sistemas de Información Geográfica (GIS; IDRISI program, Eastman 1997), disponiendo de una imagen raster clasificada con los usos del suelo y con una resolución de 50 m. Utilizamos también un Modelo Digital del Terreno (DEM) con una resolución de 20 m. Medimos ocho variables para describir el hábitat alrededor de los territorios de cría (Table 1): Las medidas se realizaron dentro de un área circular cuyo centro se correspondía con la localización de la plataforma del nido, con radio igual a 3500 m, que representa la mitad de la media de la distancia al vecino más cercano en nuestro área de estudio (Balbontín et al. 2000, Liberatori & Penteriani 2001, Penteriani *et al.* 2001).

En algunos de los análisis empleamos una sub-muestra de los territorios de cría, para los cuales todas las variables de interés estaban disponibles (características del hábitat, edad, productividad). Los datos fueron normalizados, siempre que fue posible antes de realizar test

parámetros. (Sokal & Rohlf 1998). Cuando, a pesar de ello, los datos no se aproximaban a una distribución normal, entonces utilizamos estadística no paramétrica. (Siegel & Castellan 1988). Todos los tests empleados fueron de dos colas y la significación estadística fue fijada con $P < 0.05$. Se muestra la media \pm 1 SD. Utilizamos en todos los análisis realizados SPSS 10.0.

II. 2. .3. RESULTADOS

II. 2.3.1. Éxito Reproductor

El número medio de pollos con edad de vuelo por pareja reproductora fue de 1.38 ± 0.71 ($n = 591$), y el número medio de pollos con edad de vuelo por pareja con éxito fue de 1.59 ± 0.51 ($n = 518$). No encontramos diferencias en el número medio de pollos con edad de vuelo ($z = -1.045$, $P = 0.296$, $n = 30, 29$; Mann-Whitney U-test) o con el coeficiente de variación de la productividad ($z = -0.106$, $P = 0.915$, $n = 30, 29$; Mann-Whitney U-test) entre las parejas reproductoras ocupando territorios situados en zonas de alta densidad comparadas con las que ocupan territorios de baja densidad.

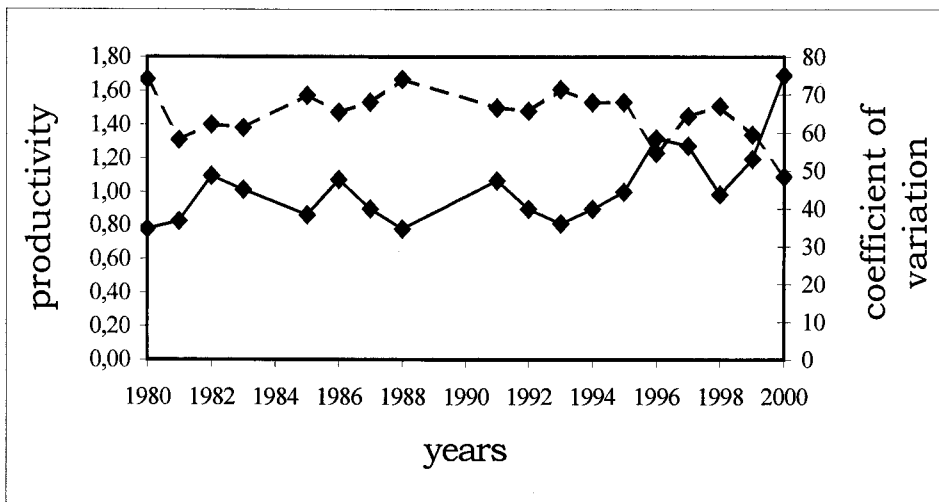
II. 2.3.2. Efectos de la calidad del territorio y la edad sobre la productividad

Encontramos diferencias significativas en el número de pollos con edad de vuelo entre territorios, después de controlar por los efectos del año y de la edad ($F_{44, 214} = 2.044$, $P = 0.0001$). La distancia a la zona abierta más cercana resulta ser la variable de hábitat que explica mejor la variación en el éxito reproductor y por la tanto la calidad de un territorio de reproducción ($n = 37$). El número de pollos con edad de vuelo ($R^2 = 0.15$) estuvo inversamente relacionado con la distancia a zonas abiertas ($\beta = -0.39$, $t = -2.45$, $P = 0.02$).

Dentro de un mismo territorio, la productividad relativa fue mayor cuando los territorios estuvieron ocupados por parejas de adultos que cuando estuvieron ocupados por parejas mixtas ($z = -2.103$, $P = 0.03$, $n = 9$; Test de Signo Wilcoxon). El número medio de pollos con edad de vuelo para las parejas mixtas fue de $0.9 (\pm 0.74)$ comparado con 1.3 pollos (± 0.63) encontrado para las parejas de dos adultos. Estos resultado ponen de manifiesto que la edad afecta la productividad, una vez que controlamos por el efecto de la calidad del territorio. No encontramos un efecto de la edad sobre la fecha de puesta ($z = -0.287$, $P = 0.774$, $n = 6, 82$; Mann-Whitney U-test), pero este factor afecta positivamente el número medio de pollos con edad de vuelo por pareja reproductora ($z = -6.439$, $P = 0.0001$, $n = 28, 431$; Mann-Whitney U-test). El coeficiente de variación de la productividad estuvo inversamente correlacionado con su media ($r_s = -0.78$, $P = 0.0001$, $n = 18$; Fig.1), y positivamente correlacionado con el porcentaje de individuos no-adultos en parejas reproductoras ($r_s = 0.685$, $P = 0.002$, $n = 18$).

Entre territorios, el valor más alto del número de pollos con edad de vuelo por pareja reproductora (1.7) se correspondían con dos territorios en los que nunca se detectaron la presencia de individuos no-adultos formando parte de las parejas reproductoras, mientras que en los dos territorios con los valores más bajos en productividad, al menos un individuo de edad no adulta fue detectado entre el 16.7 y el 33.3 % de los intentos de reproducción observados. La productividad estuvo correlacionada inversamente con la proporción de parejas mixtas detectadas en territorios ($r_s = -0.33, P = 0.02, n = 46$).

Figura 1. Variación en la productividad (línea punteada) y su coeficiente de variación (línea sólida) para una población de Águilas perdiceras (Andalucía, España. 1980-2000)



II. 2.3.3. Características de los territorios ocupados por parejas de adultos versus parejas mixtas

El análisis discriminante indicó que existían diferencias en las características del hábitat entre territorios ocupados por parejas de dos adultos ($n = 46$) y territorios ocupados por parejas mixtas al menos en algunos de los años estudiados ($n = 19$; Tabla 1). Cuatro variables entraban en los modelos: la distancia al área boscosa más cercana (menor en territorios con presencia de individuos no adultos), la distancia a la zona abierta más cercana (mayor en territorios con presencia de individuos no adultos), la altitud en que se encuentra el cortado donde se emplaza el nido (menor en territorios con presencia de individuos no adultos), y la distancia al núcleo urbano o carretera más cercana (menor en territorios con presencia de individuos no adultos). El modelo clasifica correctamente 13 (68.4%) de los

territorios con presencia de parejas mixtas y 34 (73.9%) de los territorios con parejas formadas por dos individuos adultos: En total el modelo clasificó correctamente el 72.3% del total de los casos. Este porcentaje de casos correctamente clasificados fue mayor que el esperado al azar ($\chi^2 = 11.36$, $P = 0.02$).

Tabla 1. Características del hábitat en círculos de radio de 3500 m alrededor del nido en territorios de Águila perdicera (Andalucía, España), ocupados por parejas mixtas ($n = 19$) y pareja de adultos ($n = 46$). Las variables marcadas con un asterisco (*) son las que entraron en un análisis discriminante por pasos.

Variables	Territorios con parejas mixtas ^a	Territorios con parejas de adultos ^b
	($\bar{x} \pm sd$)	($\bar{x} \pm sd$)
% Bosque	6.1 ± 7.4	7.0 ± 10.7
% Espacios abiertos	93.9 ± 7.6	93.0 ± 12.4
Distancia más cercana a:		
Bosque(m) *	1833.6 ± 1720.	2342.4 ± 2629.4
Distancia más cercana espacio abierto (m) *	2083.3 ± 845.4	1913.2 ± 1075.4
Distancia a la carretera o Núcleo urbano más cercano(m) *	2886.1 ± 1517.1	3150.6 ± 1656.4
Distancia a los tendidos Eléctricos más cercanos (m)	7508.2 ± 6528.2	6205.9 ± 6400.7
Altitud territorio (m) *	537.8 ± 398.3	764.0 ± 390.2
Pendiente en territorio (%)	65.2 ± 31.6	65.9 ± 42.8

^a Territorios ocupados al menos una vez por una pareja mixta (con al menos un individuo con plumaje juvenil)

^b Territorios ocupados siempre por parejas de adultos

II. 2. 4. DISCUSION

Nuestros resultados muestran el efecto independiente de la edad y el territorio sobre el éxito reproductor. Después de controlar por los efectos debido a la variación interanual y la edad, el territorio afectó significativamente a la productividad, la cual estuvo correlacionada con la edad de los componentes de la pareja reproductora: la presencia de un individuo con plumaje de adulto en un territorio estaba asociado con un menor número de pollos y con una mayor variación en la productividad.

Newton (1991) ha demostrado un efecto conjunto de la calidad del territorio y la edad de los componentes de las parejas reproductoras sobre el éxito reproductor en el Gavilán común *Accipiter nisus*: la variación en el éxito reproductor entre territorios se explicaba por la calidad del hábitat y del individuo. Los gavilanes jóvenes aparecían más frecuentemente en los territorios de baja calidad. En nuestro estudio, algunos factores ecológicos, tal como la calidad del territorio pueden explicar la variación intraespecífica en las variables relacionadas con el éxito reproductor. Estas, se encuentran también influenciadas con la calidad del individuo, como su edad o experiencia (Ryder 1981, Forslund & Larsson 1992). Los individuos jóvenes, generalmente, ocupan peores territorios que aquellos ocupados por los adultos, en lugares más cercanos a fuentes de molestias humanas y con zonas menos propicias para la caza, como los bosques. Los territorios con presencia de individuos jóvenes estaban más alejados a espacios abiertos, que son zonas apropiadas para la caza, lo que negativamente afectó a la productividad, probablemente, por qué estas zonas representan zonas buenas de alimentación para esta ave de presa. Las zonas abiertas presentan una mayor abundancia de presas potenciales, como el conejo *Oryctolagus cuniculus* y la perdiz común *Alectoris rufa* (Balbontín *et al.* 2000), y además, presentan una estructura abierta que permite una detección más fácil de la presa que la estructura que presentan hábitats más cerrados, como los bosques. Más de un 60% de las causas en el fracaso en la reproducción se deben o se encuentran relacionadas con las molestias humanas (Balbontín, Penteriani & Ferrer unpublished data), por lo tanto, la elección de territorios cerca de zonas humanizadas afectan al bajo éxito reproductor que tienen los individuos jóvenes.

Los individuos jóvenes ocupan muchas veces hábitats de peor calidad, no solo por su inexperiencia (Sæther 1983) o por una menor habilidad competitiva (Newton 1989, 1991), sino también por que los individuos que ocupan territorios de menor calidad tienen mayores

probabilidades de emigrar a otros territorios de mejor calidad, y por lo tanto, ofrecen mayores oportunidades para aquellos individuos que buscan un lugar para reproducirse por primera vez. Una hipótesis alternativa que explique la presencia de individuos jóvenes en territorios de peor calidad, más humanizados, sería que en estos las tasas de mortalidad de los individuos territoriales sería más alta y por lo tanto ofrecerían vacantes disponibles para los individuos no reproductores. El número de adultos desemparejados a aumentado en la población desde el año 1997 (Balbontín *et al.* 2003). Una situación similar se ha observado en Halcones peregrinos *Falco peregrinus* (Ratcliffe 1980) y en Águilas reales *Aquila chrysaetos* (Valverde 1960, Novelletto & Petretti 1980), debido a que la persecución humana ha reducido el número de individuos adultos de la población. Como en el presente estudio, Steenhof *et al.* (1983), Sánchez-Zapata *et al.* (2000) y Pedrini and Sergio (2001) encontraron que las parejas mixtas de Águilas reales se reproducían menos eficientemente que las parejas de adultos. Las Águilas reales sub-adultas, además ocupaban territorios asociados con niveles más altos de molestias humanas (Steenhof *et al.* 1983). Un aumento en la productividad con la edad se ha encontrado también en Cernícalos vulgares *Falco tinnunculus* (Cavé 1968) y en Gavilanes (Newton 1976, Newton *et al.* 1979, 1981).

Ferrer y Donázar (1996) observaron un aumento en la variación de la productividad en una población de Aguila imperial ibérica *Aquila adalberti* bajo presiones debido a denso-dependencia en una población en crecimiento. En esta especie, una disminución en la media de la productividad fue atribuida a la ocupación de nuevos territorios (de más baja calidad) por parejas de nueva formación, unos resultados que apoyaban la hipótesis de heterogeneidad del hábitat (Dhondt *et al.* 1992, Kadmon 1993). Esta teoría predice que en situaciones de baja densidad los individuos se establecen en los hábitats óptimos, y la varianza en fecundidad entre individuos se espera que sea baja (i.e. los hábitats ocupados no difieren mucho en calidad). Conforme la densidad va aumentando, proporcionalmente un mayor número de individuos se ven forzados a ocupar hábitats de más baja calidad, y consecuentemente, la media en la productividad de la población disminuye y la varianza aumenta. Nuestros resultados muestran, que estos efectos sobre la media y la varianza de la productividad que se dan en situaciones de denso-dependencia (en poblaciones en crecimiento) se dan también cuando los individuos jóvenes reemplazan a los adultos en los territorios de más baja calidad. Por esta razón, sugerimos que la hipótesis de heterogeneidad del hábitat, en la que la fecundidad se ve disminuida debido a la heterogeneidad del hábitat de una forma denso-dependiente (Ferrer & Donázar 1996), puede ser ampliada a una depresión edad-dependiente también, cuando los individuos de menor edad y por lo tanto menor calidad reemplazan a los individuos adultos en los territorios de peor calidad. Dos situaciones diferentes (densidad y edad) pueden producir un

efecto similar sobre la fecundidad (disminución de la media e incremento de la variación en la productividad) en las poblaciones animales.

BLOQUE I. CAPITULO III.

LA LLUVIA AFECTA LA CONDICIÓN FÍSICA DE POLLOS DE NIDADAS GRANDES EN EL
ÁGUILA PERDICERA *HIERAAETUS FASCIATUS*

JAVIER BALBONTÍN & MIGUEL FERRER

RESUMEN

Un aumento en el tamaño de pollada puede tener un coste en forma de condición física o supervivencia. Utilizando Modelos Mixtos Lineales Generalizados (GLMMs) investigamos los factores que afectan a la condición física de pollos volantones de Águila Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*), la cual se evaluó mediante los niveles de urea en plasma sanguíneo. La fecha de puesta, el tamaño de pollada, el sexo y el año se estudiaron como posibles variables explicativas que pudieran afectar a la condición física. El tamaño de pollada tuvo un efecto significativo en la condición física solamente en un año con condiciones ambientales desfavorables (alta precipitación). Durante este año, los pollos pertenecientes a nidadas de dos hermanos tuvieron una condición física peor que los pollos pertenecientes a nidadas de un solo pollo. Opuestamente, el tamaño de pollada no tuvo efecto sobre la condición física de los pollos en los otros dos años analizados, lo que sugiere la existencia de compromiso entre condición física y fecundidad (tamaño de pollada), solo durante años con condiciones ambientales adversas. Ni el sexo de los pollos, ni la fecha de puesta tuvieron efectos significativos sobre la condición física. La condición física no estuvo relacionada con la supervivencia durante el primer año.

II. 3. 1. INTRODUCCION

Lack (1954) sugiere que el tamaño de puesta ha evolucionado de forma que el número de pollos supervivientes sea máximo. Esta hipótesis predice la existencia de un tamaño de puesta óptimo intermedio que depende de un compromiso surgido entre el tamaño de puesta (o de pollada) y la supervivencia de los pollos. Experimentos realizados manipulando el tamaño de puesta (o de pollada), han demostrado que el tamaño de puesta más productivo es mayor que la media del tamaño de puesta de la población (Loman 1980, Slagsvold 1982, Nur 1984). Éstos estudios han demostrado que las aves frecuentemente tienden a realizar puestas más pequeñas de las que verdaderamente podrían llegar a sacar adelante (e.g. Klomp 1970, Perrins & Moss 1975, Rockwell et al. 1987). Una extensión de la teoría original de Lack sugiere que el tamaño de puesta o de pollada ha evolucionado maximizando la adecuación o fitness a lo largo de toda la vida del ave (LRF) (Cody 1966, Williams 1966, Charnov & Krebs 1974, Tuomi et al. 1990). Por lo tanto, esta teoría predice que existe un compromiso no sólo entre el tamaño de pollada y la supervivencia de los pollos, sino además, también, entre el tamaño de pollada con la supervivencia de los progenitores.

Högstedt (1980), ha postulado que una población esta formada por diferentes individuos que presentan diferentes tamaños de puesta óptimos. En aves territoriales, la calidad del territorio debe explicar una parte importante en la variación en el tamaño de puesta o de pollada. Por lo tanto, en estudios experimentales que manipulan el tamaño de pollada o de puesta, las consecuencias en adecuación o fitness sólo pueden ser realizadas en experimentos donde el tamaño de puesta para una pareja determinada se manipule desviándolo de su óptimo o bien las condiciones ambientales se manipulen de forma que cambiemos el óptimo en el tamaño de puesta para cada una de las parejas

En este capítulo investigamos la relación existente entre la condición física de los pollos y el tamaño de pollada, con datos recopilados de 25 pollos en 14 territorios durante un período de tres años (1998-2000), con condiciones ambientales diferentes. Por lo tanto, de igual forma que en un estudio experimental, pero bajo condiciones naturales, comprobamos el efecto de condiciones ambientales adversas (cómo alta precipitación durante el período de reproducción), sobre la condición física de los pollos de tamaños de pollada diferentes.

De acuerdo con la hipótesis de Högstedt (1980), predecimos un coste en la reproducción en términos de la condición física de los pollos, solamente en años con condiciones ambientales adversas. Utilizamos los niveles de urea y ácido úrico en sangre para evaluar la condición física de los pollos (Ferrer 1994). Este método de medida de la condición física resulta ser apropiado, como lo demuestran claramente estudios experimentales en aves, los cuales manipulan la dieta, aumentando o disminuyendo el

aporte de comida durante un tiempo prolongado (Alonso-Alvarez & Ferrer 2001, García-Rodríguez et al. 1987). En aves, el tiempo que un individuo tarda en catabolizar sus reservas de grasas y el momento en que empieza a utilizar sus propios tejidos musculares como fuente de energía, depende de la condición inicial del individuo y la capacidad específica de almacenar reservas en forma de grasas (Okumura & Tasaki 1969, Cherel & Le Maho 1985, Ferrer et al. 1987, Boismenu et al. 1992, Handrich et al. 1993; Balbontín & Ferrer 2002). En rapaces, como se ha demostrado en otras especies, incluyendo el Águila imperial ibérica, *Aquila adalberti*, la activación en el catabólismo de las proteínas ocurre de forma muy rápida debido a la baja capacidad que este grupo de aves tiene para almacenar reservas de grasas, una característica muy común en aves con capacidad de vuelo (Ferrer 1990).

En el presente estudio, controlamos por la fecha de puesta, debido a que la reproducción temprana se ha asociado con una mejora en el éxito reproductor en aves (Klomp 1970, Perrins 1970, Lundberg 1981, Murphy 1983, Furness 1983, Newton & Maquiss 1984, Ferrer 1994). Además, debido a que en esta especie presenta dimorfismo sexual invertido, y por lo tanto, los nidos con dos hembras serían las nidadas más, controlamos en los análisis por el efecto del sexo, y por la interacción entre el tamaño de pollada y el sexo.

II. 3. 2. METODOS

II. 3.2.1. Toma de datos

II. 3.2.1.1. Tamaño de pollada y fecha de puesta

La fecha de puesta fue calculada a partir del desarrollo y estado del plumaje de los pollos. La edad de los pollos se calculó utilizando como referencia nuestras observaciones personales y la información disponible en Cramp & Simmons (1980) y Torres et al. (1981). Consideramos un tiempo medio de incubación de 40 días. El tamaño de muestra final para el tamaño de pollada y fecha de puesta fue de 41 territorios monitorizados durante un período de tres años (1998-2000).

II. 3.3.1.2. Condición física de los pollos

Aunque marcamos 28 pollos, nuestra muestra final en condición física fue de 25, 13 hembras y 12 machos, extraídos de 14 territorios marcados en tres años diferentes (ocho nidos en 1998, cuatro nidos en 1999 y cuatro nidos en 2000). A cada pollo se le extrajo una muestra de sangre de 2 mm³ de la vena brachial del ala, cuando éstos contaban con una edad aproximada de entre 47 y 53 días. Para evitar redundancia en los análisis, como medida de la condición física utilizamos los niveles de urea en sangre, ya que, la urea y el ácido úrico estaban correlacionados positivamente (Correlación de Spearman, $r_s=0.74$, $P<0.0001$, $n=25$). Todas las muestras de sangre se tomaron entre las 11:00 a.m y las 15:00

p.m., con el fin de reducir las variaciones en los parámetros sanguíneos debido al ritmo circadiano. Las muestras de sangre se almacenaron en tubos de heparina-litio, y se centrifugaron, para separar el plasma de la fracción celular (10 min a 3000 rpm), antes de no más de 12 h posterior a la extracción de la muestra. El plasma y la fracción celular fueron inmediatamente congelados (-80°C). Los análisis se llevaron a cabo con un analizador Hitachi 705 automático multicanal, con los reagentes recomendados por Boehringer-Mannheim (Darmstadt, F.R.G). Dos parámetros fueron analizados en plasma, (abreviatura y método en paréntesis), la urea (UREA; urease método) y ácido úrico (URAC; uricase método).

La fracción celular de la muestra de sangre fue utilizada para el sexado de los pollos. Para éstos análisis, los cebadores 2945F, cfR y 3224R fueron utilizados de acuerdo con Ellegren (1996). Utilizamos datos meteorológicos locales (precipitación) cedidos por el Instituto Español de Meteorología, con el objetivo de analizar diferencias entre años en la cantidad de precipitación caída durante la época de reproducción del Águila perdicera, (desde Enero hasta Junio, ambos meses incluidos).

II. 3.2.1.3. Estimación de la supervivencia

Realizamos el marcaje de 28 pollos, los cuales fueron equipados con radio-emisores de tipo convencional con autonomía de tres años. Los transmisores presentaban un peso de 30–35 g, constituyendo un peso por debajo del 2-3 % del total del peso del pollo a la edad de vuelo. Los transmisores fueron adquiridos a Biotrack (Wareham, BH20 5AX, UK), y se fijaron a la espalda del águila por medio de un arnés de teflón tal como describe Kenward (1987). Una vez marcados, realizamos prospecciones desde sitios elevados con el fin de aumentar las posibilidades de recepción de las señales emitidas por los emisores. Este método nos permitió recibir la señal a una distancia media de 40 km (rango 5-80 km). En total, empleamos 590 días de trabajo de campo, prospectando un área aproximada de alrededor de 16.000 km² desde Junio del año 1998 hasta Septiembre del año 2000. Cada águila joven fue localizada al menos tres veces al mes por medio de triangulaciones a corta distancia (2 km), con un error de 100 m. En total, recopilamos datos sobre la supervivencia de los jóvenes durante el primer año de vida (desde los 50 días hasta los 420 días de edad) para un total de 16 águilas jóvenes. Este tamaño de muestra fue más pequeño al obtenido para otros análisis previos debido a varias causas: (1) un emisor colocado tuvo un fallo de fábrica y dejó de emitir al poco tiempo de haber sido colocado, (2) otros tres emisores fueron encontrados en las zonas que las águilas frecuentaban a los pocos meses de haber sido colocados, con evidentes muestras de que el emisor había caído por rotura del teflón, (3) la muestra de ocho pollos marcados en el último año de este estudio (año 2000), no fueron

utilizados en estos análisis, ya que éstos no fueron seguidos durante un año completo. Debido a que no encontramos ningún cadáver de las águilas supuestamente muertas, un individuo fue considerado que estaba muerto si la pérdida de contacto con este se prolongó por lo menos durante dos años consecutivos, después de llevar a cabo una búsqueda intensiva de las águilas perdidas, incluso fuera de la zona habitualmente prospectada. Con este método, estábamos seguros de que un águila pérdida se encontraba muerta, debido que aunque las águilas jóvenes pueden hacer movimientos a muy larga distancia (Alcántara et al. 2002, Real & Mañosa 2001), éstos regresan regularmente a las áreas natales o de dispersión previamente utilizadas, las cuales fueron prospectadas intensivamente durante al menos 27 meses (Balbontín & Ferrer, unpubl. data).

II. 3.1.3. Análisis estadísticos

Utilizamos Modelos Mixtos Lineales (GLMMs, Little et al.1996), mediante el procedimiento macro GLIMMIX del programa estadístico SAS (SAS institute 1996), con el fin de investigar los factores que pudieran afectar a la condición física, medida con los niveles de urea en plasma. Para ello consideramos una distribución normal de los errores y por lo tanto la función de enlace fue la de identidad. El procedimiento GLIMMIX ajusta automáticamente por extra-dispersión, dividiendo la devianza por un parámetro de extra-dispersión. Las hipótesis se testaron utilizando estadísticos F para los factores fijos y estadísticos Z para los factores aleatorios (consultar Little et al. 1996 para más detalles). Las variables independientes fueron la fecha de puesta, el tamaño de pollada (TP), el sexo (S), y el año (Y). El Tamaño de pollada, el Sexo y el año se consideraron como factores fijos en el modelo. Debido a que la muestra fue extraída durante un período de tres años (1998 hasta 2000), que diferían en las condiciones ambientales (precipitación). Por lo tanto, consideramos el año como un factor fijo, debido a que nuestro interés era averiguar el efecto que diferentes condiciones ambientales pudieran tener sobre la condición física de los pollos. Al Considerar el año como factor fijo no nos permitió extraer conclusiones sobre una muestra hipotética de otros posibles años o otras condiciones ambientales diferentes (Eisenhart 1947, Bennington & Thayne 1994). Los modelos GLMMs son una extensión útil de los tradicionales GLMs (McCullags & Nelder 1983), debido a que permiten la incorporación como factores aleatorios de variables independientes, con el objeto de controlar por una posible no independencia de los datos (e.g. Herrera 2000, Serrano et al. 2001). Cuando las observaciones están agrupadas y se toman medidas repetidas sobre la misma unidad, los factores aleatorios proveen los parámetros de covarianza. Necesarios. Debido a que nosotros obtuvimos una muestra de 25 pollos en 14 territorios diferentes durante un período de tres años, varios individuos (1-2 en un mismo año, o 1-4 teniendo en cuenta todos los años) podrían haberse extraído en el mismo territorio, por lo tanto

consideramos el territorio como factor aleatorio. Nuestro interés principal fue utilizar el factor aleatorio para controlar por la posible no independencia de nuestros datos. Un beneficio adicional de incorporar efectos aleatorios, es que éstos nos permiten extraer conclusiones sobre los efectos fijos, que pueden ser generalizados a una muestra diferente de otros territorios, y no sólo a los datos analizados. De igual forma, utilizamos un segundo GLMMs con el objetivo de investigar la relación existente entre la supervivencia y la condición física, considerando para ello una distribución binomial de los errores y como enlace la función logística. En estos análisis, la supervivencia (1, vivo; 0, muerto) era la variable dependiente. El tamaño de pollada, el sexo, y la concentración de urea en sangre fueron las variables independientes. En este modelo, el año y el territorio fueron considerados efectos aleatorios. Empleamos estadística no paramétrica para analizar las tendencias entre años en el tamaño de puesta. Todos los tests fueron de dos colas y la significación estadística fue fijada con $P < 0.05$. Se muestra la media ± 1 SD.

II. 3.3. RESULTADOS

II. 3.3.1. Tamaño de puesta

Teniendo en cuenta todos los años, encontramos que el 68.29 % de los nidos contenían dos pollos y el 31.70 % de los nidos contenían un solo pollo. No encontramos diferencias significativas en el tamaño de puesta entre años. ($\chi^2=1.25$, $df=2$, $n=41$, $P=0.53$) Tampoco, encontramos un efecto del fecha de puesta sobre el tamaño de pollada ($F_{1,10}=0.00$, $P=0.96$).

II. 3.3.2. Condición física de los pollos

La concentración media de urea en plasma fue de 14.55 ± 4.83 mg/dl (rango = 5.50-26.00, $n=25$). El análisis con GLMMs indicó que existía un efecto significativo en la interacción entre el tamaño de pollada y el año ($F_{2,4}=7.70$, $P=0.04$). Concretamente, en el año 1998, los pollos pertenecientes a nidadas de dos pollos mostraron unos niveles de urea en plasma de 18.0 ± 5.37 mg/dl y por lo tanto presentaban una peor condición física comparados con el resto de los pollos (Fig 1). La variación en la condición física de los pollos no fue explicada por el sexo ($F_{1,4}=0.01$, $P=0.94$), o por la fecha de puesta ($F_{1,4}=3.76$, $P=0.12$). El GLMMs también mostró que el año ($F_{2,4}=1.32$, $P=0.36$) no tuvo un efecto significativo en la condición física de los pollos (Tabla 1). El estimador para los componentes de covarianza asociados con el efecto aleatorio fue significativamente diferente de cero (Estimador del parámetro de covarianza= 12.2219 , $Z=2.09$, $P<0.05$). Esto muestra que la variación en los niveles de urea en plasma dentro de territorios fue menor que entre

territorios, pero este resultado no tiene influencia sobre todas las inferencias realizadas a cerca de los factores fijos.

II. 3.3.3. Condición física y supervivencia

Encontramos que cinco águilas jóvenes de un total de 16 (31.25%) murieron durante el primer año de vida. No encontramos un efecto significativo del tamaño de pollada ($F_{1,2}=0.00$, $P=0.98$), del sexo ($F_{1,2}=1.48$, $P=0.34$) o la concentración de urea en plasma ($F_{1,2}=1.38$, $P=0.36$) en la supervivencia de las jóvenes águilas (Table 2). Los estimadores de los componentes de covarianza asociados a los efectos aleatorios no difirieron de cero en este modelo mixto.

Figura 1: Efecto del tamaño de pollada en la condición física (concentración de urea en plasma) durante un período de tres años con diferentes condiciones ambientales: favorables (1999 y 2000) y desfavorables debido a altas precipitaciones (1998).

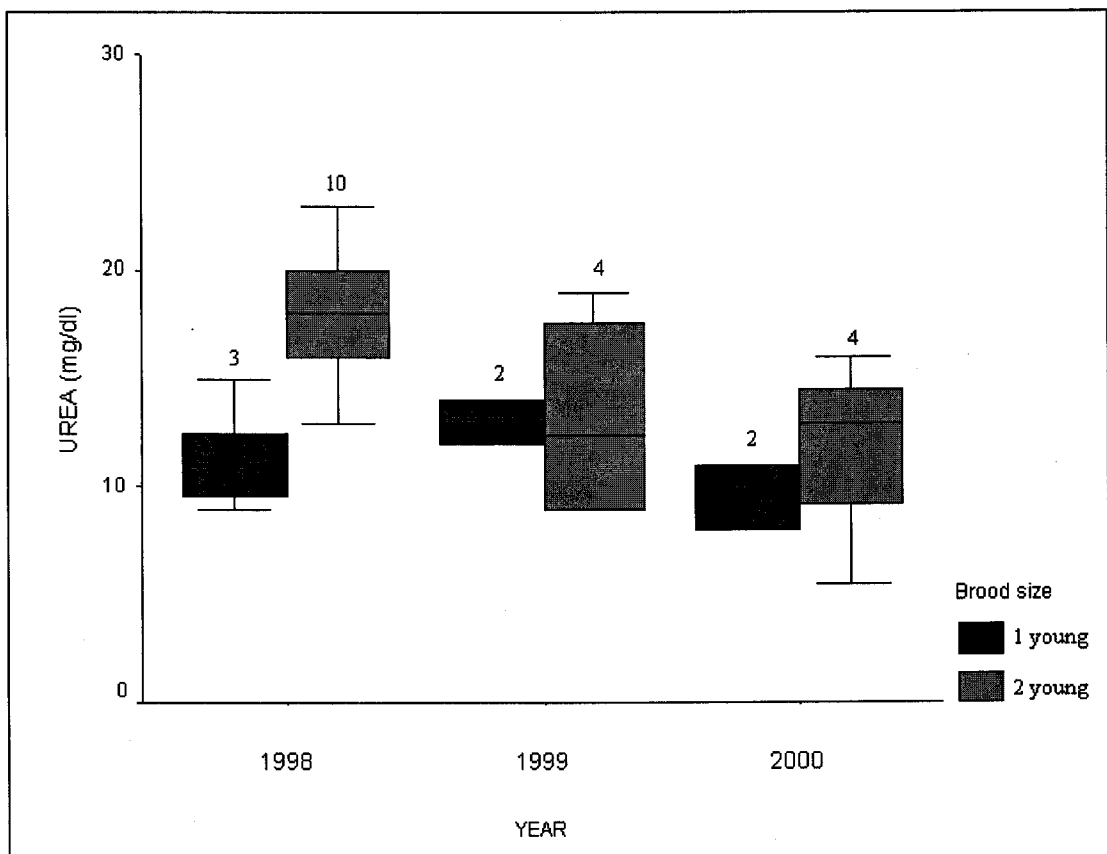


Tabla 1: Factores incluidos en un GLMM para explicar la variación en la condición física (concentración de urea en plasma) de los pollos en pollos de Águila perdicera.

Efecto	Estimate	SE
Intercept	7.0917	2.3920
Fecha de puesta	0.4347	0.2243
Año 1998	7.3313	1.4956
Año 1999	3.4064	1.1901
Año 2000	0.0000	_____
Sexo	-1.5009	0.8502
Tamaño de pollada	-0.4083	3.1321
Tamaño de pollada x Sexo	2.7594	2.9436
Tamaño de pollada x año 1999	-8.5025	3.1021
Tamaño de pollada x año 1999	-1.5546	4.0101
Tamaño de pollada x año 2000	0.0000	_____

Tabla 2. Modelo GLMMs utilizado para explicar la variación en la supervivencia durante el primer año en el Águila perdicera.

Efecto	Estimate	Error Standard
Intercept	4.8242	4.1922
Tamaño de pollada	17.7819	771.04
Sexo	2.5263	2.0798
Concentración de urea en plasma	0.2451	0.2087

II. 3. 4. DISCUSION

En este estudio hemos encontrado que el tamaño de puesta estuvo inversamente correlacionado con la condición física de los pollos solamente durante un año con condiciones ambientales adversas. En el área de estudio, el año 1998 fue un año donde se registraron una alta cantidad de precipitación durante la época de reproducción. La media de precipitación fue significativamente más alta en el año 1998 (26.8 ± 44.6 mm) comparadas con las épocas de reproducción de los años 1999 y 2000 (16.7 ± 25.5 mm) ($Z=1.425$, $P=0.05$). Por lo tanto, las diferencias en las condiciones ambientales que tienen lugar entre diferentes años, tienen una influencia en el efecto del tamaño de pollada sobre la condición física. La lluvia o la climatología adversa puede afectar al éxito reproductor en aves, incluido las rapaces (Gargett 1977, Adamcik et al. 1979, Swenson et al. 1986, Kostrzewa 1989, Kostrzewa & Kostrzewa 1990; Penteriani 1997; Steenhof et al. 1997). En concreto, la lluvia puede afectar el tiempo que un águila tiene disponible para la caza y puede disminuir el éxito de caza (Hirons 1982, Village 1986). Cuando la lluvia es abundante, la detección de la presa es más difícil y puede aumentar los costes energéticos necesarios para el desarrollo de los vuelos de caza. Por lo tanto, aquellas parejas reproductoras que intentan criar dos pollos durante épocas con condiciones ambientales adversas pagan un coste en términos

de la condición física de su progenie, debido a que bajo estas condiciones, los progenitores no pueden obtener los recursos necesarios para criar dos pollos en una buena condición física. Probablemente, las parejas reproductoras no pueden pronosticar o no tienen señales que le indiquen la cantidad de lluvia que puede caer durante el período de reproducción, y ajustar así, el tamaño de puesta conforme a las condiciones climatológicas venideras.

Frecuentemente ha sido demostrado que las hembras que se reproducen más temprano tienen tamaño de puesta mayores o crían pollos en mejor condición física (Klomp 1970, Perrins 1970, Lundberg 1981, Murphy 1983, Furness 1983, Newton & Maquiss 1984, Ferrer 1994). Por ejemplo, en el Águila imperial ibérica *Aquila adalberti*, los pollos nacidos antes en la época de reproducción, estuvieron en mejor condición física que los pollos nacidos más tardes (Ferrer 1994). Aunque los resultados sobre efectos no significativos deben de ser tomados con cautela, ya que el tamaño de muestra es pequeño y el poder del test estadístico es bajo. En el presente estudio, no encontramos un cambio en las tendencias, ni en el tamaño de pollada ni en la condición física con la fecha de puesta. De igual forma, tampoco hubo diferencias significativas en la condición física de los pollos entre machos y hembras o en la interacción entre sexo y el número de pollos presentes en la nidada.

En aves, frecuentemente, se ha relacionado la condición física de los pollos con su supervivencia (Williams et. al. 1993, Sedinger et al. 1995). Sin embargo, en el presente estudio no hemos encontrado una relación entre la condición física y la supervivencia durante el primer año de vida. Aunque, no encontramos una relación entre estas dos variables, la condición física de los pollos pudiera estar relacionada con otros parámetros relacionados con la historia de vida de esta especie no investigados en este estudio, como podría ser, por ejemplo, la edad de la primera reproducción. Aunque algunos estudios han demostrado una correlación inversa entre el tamaño de pollada y la supervivencia (Murphy 1978, DeSteven 1980, Ross & McLaren 1981, Nur 1984), nosotros no hemos encontrado esta relación.

De acuerdo con los modelos de optimización en el tamaño de puesta (Lack 1954), el tamaño de puesta óptimo maximiza el número de pollos supervivientes. Opuestamente a lo predicho por Lack y como ha postulado Högstedt (1980), una población de aves debe de estar formada por diferentes individuos con diferentes óptimos en el tamaño de puesta. Concretamente, en aves territoriales, la calidad del territorio debe explicar una parte importante de la variación en el tamaño de puesta o en el tamaño de pollada. Las parejas reproductoras que ocupen territorios de alta calidad tendrían un tamaño de puesta óptimo, que será mayor, que las parejas reproductoras que ocupen territorios de menor calidad. La condición física y la supervivencia pueden también diferir entre territorios. Además,

diferencias entre años en la disponibilidad de alimento pueden prevenir a los individuos alcanzar su máxima capacidad reproductora. Nuestros resultados sugieren la existencia de un compromiso entre la reproducción (tamaño de puesta) y la condición física de los pollos, solamente durante un año con condiciones ambientales desfavorables, lo cual apoya la idea de que existe un óptimo en el tamaño de puesta para cada individuo y para una serie de condiciones ambientales particulares. Aunque, estamos de acuerdo con la idea de Lack de que parte de la información requerida debe ser obtenida a partir de estudios experimentales, sin embargo, tal como postuló Endler's (1986), mucho puede ser ganado estudiando poblaciones naturales, en donde no es posible conseguir ese tipo de aproximación, como por ejemplo, en aves de presa de gran tamaño, difíciles de estudiar y además con un estatus de conservación de "en peligro".

BLOQUE I. CAPITULO IV.

LOS HUMANOS ACTUÁN CONTRA EL PROCESO NATURAL DE SELECCIÓN DE
REPRODUCTORES: UNA ENFERMEDAD MODERNA EN LAS POBLACIONES
ANIMALES.

JAVIER BALBONTÍN, VINCENZO PENTERIANI & MIGUEL FERRER

RESUMEN

Presentamos una idea nueva sobre los posibles efectos causados por mortalidad no natural, provocadas por ciertas actividades humanas, sobre diferentes cohortes (es decir, individuos reproductores versus individuos no reproductores) Nuestra hipótesis esta basada en la idea de Curio sobre el efecto de los procesos de selección natural en cohortes para explicar el incremento en el éxito reproductor con la edad (Hipótesis de Selección). Creemos que la presión negativa ocasionada por el hombre puede modificar la proporción de fenotipos de alta/baja calidad en cohortes reproductoras, alterando la estructura genética de la población. Ecólogos y gestores del medio natural deben de ser conscientes de cómo fenómenos estocásticos provocados por el hombre puede inducir cambios en la estructura genética de las poblaciones en especies de larga vida.

En la mayoría de las especies de aves que se han estudiado, se ha comprobado que la edad tiene un efecto sobre el éxito reproductor. La fecundidad generalmente aumenta con la edad (Sæther 1983; Newton 1989; Desrochers and Magrath 1993; Forslund and Pärt 1995; Espie et al. 2000; Nielsen and Drachmann 2003) hasta la senescencia, donde es esperada una disminución en la fecundidad (Newton 1981; Partridge 1989), y un aumento en la probabilidad de muerte (Watcher and Finch 1997). La mayoría de estos estudios muestran que los adultos por regla general son más productivos que los jóvenes y por lo tanto contribuyen con sus genes a las generaciones futuras. Tres diferentes hipótesis han sido propuestas con el objetivo de explicar los patrones observados en la relación entre edad y fecundidad, las cuales incorporan diferentes causas, como diferencias en la calidad del individuo entre clases de edad, experiencia y costes en la reproducción (consultar las revisiones de Curio 1983, Forslund and Pärt 1995; Cam and Monnat 2000): (1) Mejora con la edad de las habilidades competitivas (i.e., Hipótesis constrictiva); y (2) Optimización del esfuerzo reproductor (i.e., Hipótesis restrictiva); (3) Aparición o desaparición progresiva de fenotipos en cohortes (i.e., Hipótesis de selección). La hipótesis constrictiva, propone cambios con la edad en las habilidades competitivas durante la vida del individuo, esenciales para lograr un éxito reproductor adecuado. La hipótesis restrictiva, propone que las aves más jóvenes se abstienen o ponen menos esfuerzo en las tareas reproductoras, debido a que a esta edad el esfuerzo reproductor disminuye sus probabilidades de supervivencia.

La hipótesis de selección (Curio 1983), propone que los procesos de selección natural conllevan una disminución en la proporción de fenotipos de baja calidad en las cohortes reproductoras, lo que resultaría en un aumento del éxito reproductor a nivel poblacional (Forslund and Pärt 1995; Cam and Monnat 2000). La selección natural elimina individuos de baja calidad fenotípica a tasas más rápidas de las cohortes de clase de edad joven, que de las cohortes de clase de edad adulta, lo que resulta a un aumento en la proporción de individuos de alta calidad en las cohortes reproductoras (Vaupel and Yashin 1985). Este proceso de selección que actúa entre cohortes puede explicar las diferencias encontradas en fecundidad a nivel de población, en individuos pertenecientes a diferentes clases de edad, en la mayoría de especies de larga vida. (Cam and Monnat 2000), aunque también otros factores pueden actuar paralelamente aumentando el éxito reproductor con la edad (Nielsen and Drachmann 2003).

Sin embargo, fenómenos estocásticos, como impactos provocados por la población humana pueden cambiar la proporción de individuos de buena y mala

calidad fenotípica en cohortes, actuando de forma opuesta a la selección de individuos de alta calidad. En algunos casos, debido a la alta presencia de los adultos reproductores en un lugar determinado (territorio), en donde pueden llegar a ser muy conspicuos, debido a sus vocalizaciones durante la época de cortejo, lo que puede facilitar un incremento en la mortalidad debido a factores humanos sobre los individuos de clase de edad adulta, especialmente durante la época de reproducción. De esta forma, los individuos de más baja calidad fenotípica, pertenecientes por regla general a las cohortes no reproductoras, tendrán una probabilidad mayor de incorporarse a la fracción reproductora de la población, lo que provocaría una disminución en la calidad genotípica total de la población.

Incluso en aquellas situaciones en donde los individuos adultos y juveniles esten expuestos a un riesgo similar de mortalidad por causas debido al hombre (por ejemplo, venenos, electrocución, persecución directa, etc.), que son eventos que pueden afectar por igual tanto a la población reproductora, como a la población no reproductora, entonces los efectos negativos (incremento de la mortalidad), debidos a los seres humanos puede ser relativamente más fuerte en las clases de edad adulta, ya que el proceso natural de selección es más intenso sobre los individuos pertenecientes a la clase de edad joven que sobre los individuos pertenecientes a la clase de edad adulta.

Por ejemplo, un resumen sobre información de las tasas de mortalidad en aves de presa (Table 1), pone de manifiesto: (a) Una supervivencia más altas en la clase de edad adulta que en la clase de edad joven; (b) Las diferencias en las tasas de mortalidad entre adultos y jóvenes disminuye cuando existe mortalidad debida a factores provocados por el hombre (mirar, *Accipiter gentilis*, *Falco mexicanus*, *Falco peregrinus*, *Haliaeetus leucocephalus*). Este fenómeno observado, puede afectar en mayor medida a aquellas especies de larga vida con maduración sexual retardada, como depredadores, expuestos a mortalidad debido a interferencias con el hombre, especialmente donde ambos interfieren con especies presas de importante valor económico (Thirgood et al. 2000).

El Águila perdicera *Hieraaetus fasciatus* puede servir de ejemplo claro para ilustrar el fenómeno expuesto con anterioridad. En la última década, numerosos estudios han puesto de relieve la regresión que esta especie está sufriendo en Europa. (Cugnasse 1984, Palma et al. 1984, Hallmann 1985, Arroyo et al. 1990). Esta ave de presa se caracteriza por tener una moda en el tamaño de puesta de 2 huevos (rango 1-3) y una edad de maduración sexual de 3.5 años (Cramps & Simmons 1980). Por lo tanto, se puede considerar como una "especie superviviente", caracterizada por una

maduración sexual retardada, una baja tasa reproductora y una alta tasa de supervivencia adulta.

Un estudio sobre la población en Andalucía (sur de España), ha demostrado que la interferencia con el hombre afecta principalmente a la fracción reproductora de la población, disminuyendo la tasa de supervivencia adulta, lo cuál permite el reclutamiento de individuos jóvenes como reproductores (Balbontín et al. 2003; Penteriani, et al. 2003). La tasa de supervivencia adulta ha descendido aproximadamente un 5 % debido a interferencias con la población humana. Contrariamente, la tasa de supervivencia de los individuos jóvenes, medida gracias al seguimiento durante dos años y medio de 30 jóvenes águilas con técnicas de radioseguimiento se mantuvo a unos niveles aceptables (Balbontín et al. 2000). Además, en un estudio realizado por Real et al. (2001), recopilando datos entre el año 1990 hasta el año 1998, fueron registrados 241 causas de muerte en Águilas perdiceras en España, de las cuales, el 38% fueron adultos. Este estudio, puso también de manifiesto que sobre el 60% de los adultos reproductores habían muerto debido a los disparos causados por los humanos (Real et al. 2001).

La eliminación gradual de individuos pertenecientes a la clase de edad adulta, la cual representa, en proporción, la cohorte de mayor calidad fenotípica, puede interpretarse como un proceso que actúa en sentido opuesto a la selección natural. De esta forma, la persecución humana elimina individuos de la población de manera aleatoria, independientemente de la edad o la calidad fenotípica de los individuos. Es bien conocido que la fuerza relativa con la que actúa la selección natural disminuye con la edad de los individuos (Halmiton 1966; Charlesworth 1994). Por lo tanto, si los humanos interfieren eliminando, bien de forma equitativa, o con mayor intensidad los individuos pertenecientes a cohortes reproductoras, entonces es esperable que la proporción de fenotipos de alta versus baja calidad cambie en la población. Para finalizar, los cambios que se han detectado recientemente en las características genéticas en varias poblaciones animales, debido a interferencias con la población humana (e.g., Amos 1996; Baranyi et al. 1997; Reisenbichler 1997; Becher and Griffiths 1998; Gibbs 1998; Krane et al. 1999), parecen que apoyan decididamente nuestra hipótesis de los posibles cambios que pueden ocurrir en la estructura genética de las poblaciones animales, causadas por las interferencias que los humanos tienen con las poblaciones de algunas especies animales.

Las actividades humanas y su interferencia con los procesos naturales, ha sido ya anteriormente reivindicado, por constituir un grave problema en las poblaciones animales, cuyas causas de extinción son muchas veces difíciles de interpretar. Así,

como han dicho bien, Moulton and Sanderson (1999) “con demasiada frecuencia oímos o leemos sobre la misteriosa desaparición de muchas especies de animales y plantas “. Tal como ocurre con el Águila perdicera, y más generalmente, cuando los humanos actúan de forma inconsciente sobre las poblaciones naturales, debemos preguntarnos si estamos asistiendo ahora a una forma moderna de interferencia entre las poblaciones humanas y las poblaciones animales, alterando la forma en que la evolución actúa manteniendo una estructura intrínseca estable a lo largo del tiempo evolutivo. Ignorar este aspecto sobre las posibles consecuencias que puedan tener las mortalidades ocasionadas por el hombre, significa que no estamos teniendo en cuenta una parte importante de la historia natural. Esperamos que esta pequeña contribución sirva para llamar la atención de los posibles cambios ecológicos y evolutivos que puedan ocurrir bajo este nuevo punto de vista. El conocimiento de los posibles efectos negativos entre los procesos naturales y las actividades humanas pueden servir como un marco útil de actuación para la conservación de especies y su manejo, y pueden ayudar a evitar la repetición de tristes historias, como la ocurrida con los salmones Europeos y Norteamericanos, para los cuales una interacción continuada con el hombre (e.g. cultivo y domesticación) ha resultado en cambios importantes en los rasgos de la historia de vida y en la estructura genética de sus poblaciones, lo cual ha afectado a esta especie, de una forma, que todavía hoy, resulta difícil de cuantificar (Ruckelshaus et al. 2002).

Table 1. Mortalidad juvenil y adulta en aves de presa diurnas y nocturnas. Cuando fue posible, se presentan datos cuando la mortalidad se debe a causas naturales y causas provocadas por interferencias con actividades relacionadas con humanos.

<i>Especies</i>	<i>Mortalidad Natural</i>		<i>Natural + Inducida por humanos</i>		<i>Fuente</i>
	<i>Juvenil</i>	<i>Adulta</i>	<i>Juvenil</i>	<i>Adulta</i>	
<u>Birds of Prey</u>					
<i>Accipiter cooperii</i>			80.5	39	Henny and Wight 1972
<i>Accipiter gentilis</i>		87	78		Höglund 1964
	63	26			Haukioja and Haukioja 1970
	58	38			Kramer 1973
	64	26.5			Saurola 1976
<i>Accipiter nisus</i>	68	51			Tinbergen 1946
	63	40			Schelde 1960
	62	42			Kramer 1973
	70	57			Newton 1975
	66	32.5			Newton 1986
	60	31			Newton 1986
<i>Aquila adalberti</i>	84	6			Ferrer and Calderon 1990
<i>Aquila chrysaetos</i>		7.5			Bezzel and Fünfstück 1994
	70				PBRG 1995
	85	5			Watson 1997

Bloque I. Capítulo IV

Aquila verreauxi	55.7	8 – 9			Gargett 1990
Buteo buteo	57	25			Olsson 1958
	5	25.5			Mebis 1964
Buteo jamaicensis	64.5	22.5			Henny and Wight 1972
Buteo lineatus	58	31			Henny 1972
Circus cyaneus		30			Hickey 1952
	62	30			Watson 1977
Falco columbarius	29				James et al. 1989
Falco mexicanus	74	25	67	45	Enderson 1969
Falco naumann	34	29			Hiraldo et al. 1996
Falco peregrinus	70	25	50	30	Enderson 1969
	71	19			Mebis 1971
	56	28			Mebis 1971
	59	32			Lindberg 1977
	55	5			Olsen and Olsen 1988
Falco sparverius	65	49			Roest 1957
	69	47			Henny 1972
Falco tinnunculus		44			Nordstrom 1963
	50	35			Schifferli 1964
	60	40.5			Snow 1968
	68	34			Village 1990
Gyps coprotheres	83	26			Piper et al. 1981

Haliaeetus leucocephalus	95			Sherrod et al. 1977
		6 – 8		Gerrad et al. 1992
			12	Bowman et al. 1995
	23.1	5.4		Jenkins 1996
Haliaeetus vocifer		4 – 6		Brown and Pommery 1984
Hieraaetus fasciatus	9.9	90		Real et al. 1996b
Milvus migrans		30		Schifferli 1967
	56	27.1		Forero 1998
Neophron percnopterus	11.2	10.3		Donázar et al. 2002
Pandion haliaëtus	54.4	1 8.5 – 16.4		Henny and Wight 1969
	56 – 60	78 – 82		Saurola 1983
	51.5 – 57.3	16.2 – 18.5		Postupalski 1989
Terathopius ecaudatus		3 – 6		Brown and Pommery 1984
Owls				
Strix occidentalis	69.4	12.5		Thraikill et al. 1997
Tyto alba	46.7	16.7		Henny 1969
	65 – 75	30 – 40		

BLOQUE I. CAPITULO V.

VALORES DE REFERENCIA DE LOS PARÁMETROS BIOQUÍMICOS EN SANGRE
DE POLLOS DE AGUILA PERDICERA *HIERAAETUS FASCIATUS*

JAVIER BALBONTÍN & MIGUEL FERRER

RESUMEN.

Este trabajo presenta información sobre los valores de referencia normales de parámetros bioquímicos presente en plasma sanguíneo de pollos estudiados en libertad de Águila Perdicera (*Hieraaetus fasciatus*). Investigamos diferencias en los parámetros sanguíneos entre sexos. Los machos muestran unos niveles más altos de glucosa y una actividad enzimática de Alanino-amino transferasa (AST) mayor que las hembras. Los pollos fueron comparados con jóvenes águilas mantenidas en cautividad. Las águilas cautivas tuvieron valores más bajos de urea, ácido úrico, fosfatasa alcalina, creatinina quinasa y valores más altos de glucosa que los pollos estudiados en libertad.

II. 5. 1. INTRODUCCION.

Actualmente hay una falta en los estudios relacionados con los valores de referencia normales en parámetros bioquímicos en plasma sanguíneo en aves salvajes. La mayoría de ellos tratan sobre aves domesticas o mantenidas en cautividad en zoológicos, en centros de recuperación de fauna silvestre o centros de investigación (Lewandoski et al. 1986, Redig 1991, Ferrer 1993, Dobado-Berrios et al. 1998). El conocimiento de los valores de referencia de los parámetros químicos en plasma en aves salvajes es muy importante en un amplio rango de materias multidisciplinares. Los veterinarios necesitan tener disponible esta información con el objetivo de poder diagnosticar mejor las aves que ingresan en centros de rehabilitación o zoológicos (Lepoutre et al. 1983, Cooper et al. 1986). La información recopilada sobre hematología con fines científicos es de gran importancia, por ejemplo, para ecólogos, debido a que estos datos pueden aportar información sobre la salud de los individuos estudiados. La condición física, que esta relacionada con otros factores ecológicos, como la supervivencia, la natalidad o la calidad del hábitat, puede ser estimada a través de los niveles de urea o ácido úrico en sangre, u otros parámetros sanguíneos (Cherel et al. 1987, Ferrer et al. 1987, Garcia-Rodriguez et al. 1987, Robin et al. 1987).

Es también importante conocer los valores normales de éstos indicadores bioquímicos para aquellas especies, que debido a su estatus de conservación esten englobadas en programas de reintroducción o reforzamiento de sus poblaciones, con el fin de comprender mejor el estado fisiológico de los individuos que vayan a ser liberados en dichos programas. Los valores de referencia normales en parámetros bioquímicos son conocidos para no más del 5% de las especies de aves, casi todos estos estudios han sido llevado a cabos con aves mantenidas en cautividad. (Ferrer 1993).

Aunque la mayor parte de la información disponible proviene de aves cautivas, es conocido que esta situación afecta los valores hematológicos (Bell and Freeman, 1971, Miglirioni et al. 1973, Wolf et al. 1985, Sturkie 1986, Ferrer et al. 1987, Garcia-Rodriguez et al. 1987). Otros factores, como la edad o el sexo tienen influencia sobre la variación total de las enzimas plasmáticas, proteínas, metabolitos y otras moléculas orgánicas. Sin embargo, actualmente, la influencia de estos factores sobre los parámetros bioquímicos son poco conocidos, debido a la dificultad de obtener esta información en diferentes clases de edad en las especies que viven en libertad. Otros factores que afectan a los valores de las sustancias químicas en plasma sanguíneo son: el ritmo circadiano (García-Rodriguez et al. 1987), los cambios estacionales

(Wolf et al. 1985), o los métodos de conservación del plasma sanguíneo (Bustamante and Traviani 1993).

En éste capítulo, presentamos los valores de referencia normales en la bioquímica sanguínea para una población de pollos de Águila perdicera en régimen de libertad. Aportamos datos de 21 sustancias bioquímicas (incluidas metabolitos, proteína total, iones inorgánicos, y actividad enzimática). Las diferencias encontradas entre sexos para esta clase de edad es también presentada. Además, examinamos las diferencias existentes en los parámetros hematológicos entre una población salvaje y otra cautiva.

II. 5. 2. MÉTODOS

Estudiamos una población reproductora en la provincia de Cádiz, localizada en el sur de España (5°32'W, 36°41'N). Recopilamos muestras de sangre tanto para pollos de esta población salvaje, como de jóvenes mantenidos en cautividad. En nuestra zona de estudio, la dieta de este águila esta compuesta primordialmente por conejos (*Oryctolagus cuniculus*, *Columba sp.*) y perdices (*Alectoris rufa*) (Gil-Sánchez et al. 1994, Ontiveros and Pleguezuelos 2000). Las aves cautivas fueron alimentadas ad libitum con perdices y conejos. A cada pollo se le extrajo una muestra de sangre de 2 mm³ de la vena brachial del ala cuando contaban con una edad aproximada de entre 47 y 53 días. Todas las muestras de sangre se tomaron entre las 11:00 las 15:00 H. CST, con el fin de reducir las variaciones en los parámetros sanguíneos debido al ritmo circadiano. Las muestras de sangre se almacenaron en tubos de heparina-litio, y se centrifugaron, para separar el plasma de la fracción celular (10 min: 907.2 X g), con una anterioridad de no más de 12 h posterior a la extracción de la muestra. El plasma y la fracción celular fueron inmediatamente congelados (-80°C). Los análisis se llevaron a cabo con un analizador Hitachi 705 automático multicanal (Tokio, Japón), con los reagentes recomendados por Boehringer-Mannheim (Darmstadt, F.R.G).

Las sustancias analizadas en plasma (abreviatura y método indicado en parentesis) fueron: amilasa (AMY; reacción maltoheptaose), colesterol (CHOL; colesterol esterase), creatinina (CREA; Kinetic Jaffé reacción), creatinina quinasa (CK; método óptimo standard DGKC), glucosa (GLUC; método hexoquinasa), aspartato amino transferasa (AST; DGKC technique), alanino amino transferasa (ALT; DGKC technique), proteínas totales (TP: reacción de biuret), triglicéridos (TRIG; método enzimático), urea (UREA; método ureasa), ácido úrico (UA; método uricase), fosfato alcalina (AP; método paranitrophenyl-phosphate), colinoesterasa (colinesterase CHE), L-lactato deshidrogenasa (LDH; SFBC técnica), bilirubina (BILIR; método DPD), calcio (Ca; reacción cresolphthalein complexone), fósforo (iP; reacción

molibdenum azul), sodio (Na, Indirect potentiation, E. Selective), potasio (K; Indirect potentiation, E. Selective), magnesio (Mg; reacción azul xilidil).

La fracción celular de la muestra de sangre fue utilizada para el sexado de los pollos. Para éstos análisis, los cebadores 2945F, cfR y 3224R fueron utilizados de acuerdo con Ellegren (1996). El número total de águilas muestreadas fue de 28 pollos, 14 hembras y 14 machos, extraídos de una población en régimen de libertad y de dos águilas jóvenes machos y tres hembras mantenidas en condiciones de cautividad.

Utilizamos estadísticos t-student para comprobar si existían diferencias en las medias de los parámetros sanguíneos entre sexos y entre águilas mantenidas en cautividad y en régimen de libertad. Utilizamos estadística no-parámetrica para aquellas variables que no cumplían los criterios de normalidad o homocedasticidad (Siegel and Castellan 1988). Los datos fueron normalizados utilizando la transformación logarítmica, antes de realizar test paramétricos. (Sokal & Rohlf 1998). Cuando a pesar de ello, los datos no se aproximaban a una distribución normal, entonces utilizamos estadística no paramétrica (Siegel & Castellan 1988). Solamente las variables AP y K no pudieron ser normalizadas. Todos los tests empleados fueron de dos colas y la significación estadística fue fijada con $P < 0.05$. Se muestra la media \pm 1 SD. También mostramos los rangos mínimo y máximo para todas las variables. En algunos casos debido a un volumen pequeño en la muestra de plasma, no todos los parámetros químicos pudieron ser hallados, y por lo tanto el tamaño de muestra no es el mismo para todas las variables. Utilizamos en todos los análisis realizados el software Statistica Ax 99 package (Statistica. 1996. Version 5. Statsoft, Inc.).

II. 5. 3. RESULTADOS.

Los valores de referencia normales para los parámetros bioquímicos en plasma se muestran en la Tabla 1. En pollos de la población de águilas salvajes encontramos diferencias entre sexos en dos de 21 parámetros bioquímicos analizados. Los machos muestran niveles más altos de glucosa y una actividad de AST más baja que las hembras (Table 1). Los valores de urea ($t = 3.78$, $df = 32$, $P < 0.001$), ácido urico ($t = 3.21$, $df = 33$, $P < 0.001$), fosfatasa alcalina ($t = 3.52$, $df = 32$, $P < 0.001$) y creatinina quinasa ($t = 2.5$, $df = 32$, $P < 0.05$) fueron menores para las águilas de la población salvaje que para las águilas de la población cautiva. Sin embargo, los valores de glucosa ($t = -3.89$, $df = 33$, $P < 0.001$) fueron más altos en las águilas cautivas que en las águilas libres.

Table 1. Valores de referencia en la bioquímica en plasma sanguíneo en pollos machos y hembras de Águila perdicera de Cádiz, España.

Variable (SI unit)	MACHOS			HEMBRAS			t	df	P ^a
	Media ± SD	rango	N	Media ± SD	rango	N			
GLU (mmol L ⁻¹)	15.74 ± 2.09	(12.06 - 18.50)	14	14.03 ± 1.39	(11.3 - 15.7)	14	2.53	26	0.017*
UREA (mmol L ⁻¹)	2.27 ± 0.56	(1.33 - 3.17)	13	2.52 ± 0.98	(0.92 - 4.33)	14	-0.84	25	0.40
UA (μmol L ⁻¹)	684.2 ± 279.6	(434.3 - 1362.5)	14	827.0 ± 307.6	(321.3 - 1362.5)	14	-1.51	26	0.14
CREAT (μmol L ⁻¹)	24.8 ± 4.43	(17.7 - 35.4)	14	25.6 ± 3.54	(21.2 - 32.7)	14	-0.44	26	0.66
PT (g/l)	29.8 ± 1.5	(26 - 32)	10	30.1 ± 2.8	(27 - 36)	10	-0.36	18	0.71
ALP (UI L ⁻¹)	2148 ± 696	(509 - 3160)	13	2280 ± 327	(1696 - 2759)	14	-0.63 (1)	25	0.52 ^b
CHE (UI L ⁻¹)	1191 ± 272	(961 - 1860)	9	1140 ± 228	(789 - 1571)	10	0.45	18	0.65
AMY (UI L ⁻¹)	1148 ± 303	(784 - 1776)	9	942 ± 194	(726 - 1310)	12	1.90	19	0.07
CK (UI L ⁻¹)	3859 ± 883	(2116 - 5034)	13	3853 ± 918	(1880 - 5352)	14	0.01	25	0.98
LDH (UI L ⁻¹)	1647 ± 160	(1489 - 1903)	6	1828 ± 355	(1199 - 2417)	8	-1.15	12	0.27
COL (mmol L ⁻¹)	4.35 ± 0.60	(3.06 - 5.54)	16	4.53 ± 0.73	(3.29 - 5.80)	14	-0.65	26	0.51
TG (mg/dl)	71.3 ± 35.1	(28 - 166)	13	81.7 ± 36.6	(36 - 161)	14	-0.93	25	0.35
MG (mmol L ⁻¹)	0.77 ± 0.04	(0.54 - 0.70)	6	0.72 ± 0.07	(0.54 - 0.79)	8	-1.67	12	0.12
NA (mmol L ⁻¹)	66.09 ± 1.27	(65 - 67.7)	5	65.95 ± 1.81	(62.2 - 68.1)	8	0.13	11	0.89
K (mmol L ⁻¹)	22.3 ± 11.9	(0.89 - 28.1)	5	21.2 ± 11.7	(1.15 - 28.6)	8	0.21(1)	11	0.82 ^b
CA (mmol L ⁻¹)	2.15 ± 0.25	(1.63 - 2.38)	6	2.20 ± 0.23	(1.80 - 2.45)	8	-0.25	12	0.80
P (mmol L ⁻¹)	1.55 ± 0.23	(1.2 - 1.94)	7	1.49 ± 0.19	(1.10 - 1.68)	8	0.54	13	0.59
BILIR (μmol L ⁻¹)	1.19 ± 0.17	(0.85 - 1.70)	6	1.02 ± 0.51	(0.51 - 2.22)	8	0.44	12	0.66
AST (UI L ⁻¹)	171.6 ± 18.2	(153 - 202)	6	203.2 ± 31.5	(139 - 241)	8	2.17	12	0.04*
ALT (UI L ⁻¹)	11.5 ± 2.2	(10 - 16)	6	13.3 ± 3.8	(9 - 19)	8	-1.04	12	0.31
GGT (UI L ⁻¹)	14.5 ± 14.5	(7 - 53)	9	15.1 ± 10.0	(5 - 39)	12	-0.41	19	0.67

^aProbabilidad de que las medias son iguales calculados con t-test.

^bProbabilidad que las distribuciones son iguales calculada con Mann-Whitney U test.

II. 5. 4. DISCUSSION.

Nuestros datos muestran que existen diferencias significativas en los niveles de glucosa entre sexo en pollos de Águila perdicera. Los machos muestran niveles más altos que las hembras (Table 1). Polo (1995) no encontró ninguna diferencia en parámetros bioquímicos en sangre entre sexo en ocho órdenes de la clase aves, incluidos falconiformes. Sin embargo, Polo (1995) examinó solamente aves mantenidas en cautividad. Los niveles de glucosa en plasma se correlacionan con la tasa metabólica (Umminger 1977). Las aves que muestran tasas metabólicas altas, tienen también niveles altos de glucosa en sangre. El Águila perdicera presenta un dimorfismo sexual acentuado, siendo las hembras de mayor tamaño que los machos, lo que implica que los pollos de diferente sexo deben de tener diferentes tasas metabólicas debido a sus diferentes patrones de crecimiento. Así, cada sexo debe de estar expuesto a una demanda energética diferente durante la etapa de crecimiento. Por ejemplo, los pollos hembras deben ganar aproximadamente 7.3 gramos diarios más que los machos, durante su estancia en el nido, que tiene una duración de entre 59 (Minguez et al. 2001) y 63 días (Real et al. 1998). Por lo tanto, los machos deben de tener niveles más altos de glucosa debido a que éstos tienen unos requerimientos energéticos más bajos que las hembras. Las hembras, de mayor tamaño, deben canalizar más cantidad de glucosa con el fin de transformarla en proteínas para la formación de tejidos, que los machos. Recientemente, Casado et al. (2002) también han encontrado que los pollos machos de Águilas calzadas (*Hieraaetus pennatus*), otra águila con dimorfismo sexual acentuado, tienen niveles más altos de glucosa que los pollos hembras. Sin embargo, González y Hiraldo (1991) estudiando una población de Aguiluchos laguneros (*Circus aeruginosus*) (También con dimorfismo sexual), encontraron una tendencia opuesta, en este caso, los niveles más altos de glucosa fueron encontrados en las hembras. Una posible explicación es que los niveles de glucosa en pollos puedan indicar la cantidad y calidad de comida recibida por cada individuo durante el período de estancia en el nido. Los padres pueden distribuir la comida asimétricamente dentro de la nidada, dependiendo de las condiciones ambientales o de la disponibilidad de alimento, favoreciendo específicamente solamente a uno de los dos sexos. Por ejemplo, el pollo más grande o de más edad recibe más comida en años de escases de alimento (Mock et. al. 1987). Debido a que la mayoría del conocimiento a cerca de los valores de referencia normales en bioquímica sanguínea, han sido adquirido a partir de aves mantenidas en cautividad, nosotros comparamos los valores hematológicos de una muestra de aves estudiadas en régimen de libertad con una muestra de aves mantenidas en cautividad. Estas últimas, eran aves jóvenes en su primer año, por lo tanto, tenían más edad (menos de

un año), que las águilas que habían sido estudiadas en libertad. El factor edad, por lo tanto no se ha controlado en estos análisis. Entre algunas de las diferencias encontradas estaban aquellas relacionadas con los residuos nitrogenados. Las águilas cautivas tuvieron niveles de urea y ácido úrico más bajos que las águilas libres. Estas sustancias químicas han sido asociadas con la condición física en aves de presa. Un aumento en los niveles de estos constituyentes en plasma se ha relacionado con un período de stress, debido a la falta de alimento (Ferrer 1990, Alonso-Alvarez and Ferrer 2001). Por lo tanto, niveles bajos de urea y ácido urico en las aves cautivas indicarían que éstas presentaban en una mejor condición física, debido a que el alimento le fue suministrado ad libidum.

En este estudio también hemos encontrado que las aves mantenidas en condiciones de cautividad mostraron niveles más altos de glucosa que las águilas estudiadas en poblaciones salvajes, lo cual ha sido ya expuesto para otras especies de aves (Lewandoski et al. 1986, Casado et al. 2002). Los individuos cautivos también mostraron una menor actividad de CK que las águilas salvajes. Esta enzima interviene en la contracción muscular y se relaciona con la actividad física. Por lo que parece razonable que las águilas cautivas muestren una actividad CK menor que las águilas libres. Las diferencias encontradas en la actividad de fosfatasa alcalina entre aves cautivas y salvajes deben ser atribuidas más bien al efecto de la edad que a la condición cautivo-libre, ya que, es bien conocido que la actividad de esta enzima decrece con la edad en aves de presa. Concretamente, esta enzima esta involucrada con la osificación de los huesos frontales del craneo que tiene lugar durante la etapa de inmadurez sexual hasta la etapa adulta (Dobado-Berrios and Ferrer 1997, Viñuela et al. 1991).

BLOQUE II. ESTUDIO DE LA FRACCIÓN NO REPRODUCTORA DE LA POBLACIÓN.



BLOQUE II. CAPÍTULO VI.

FACTORES QUE AFECTAN LA DURACIÓN DEL PERÍODO DE DEPENDENCIA EN
EL ÁGUILA PERDICERA (*HIERAAETUS FASCIATUS*)

JAVIER BALBONTÍN & MIGUEL FERRER

RESUMEN

Investigamos que factores afectan a la duración del periodo de dependencia en 28 jóvenes de Águila perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) marcadas con emisores. Los pollos nacidos en el año 1999 mostraron un periodo de dependencia más corto que los pollos nacidos en el año 1998 o en el año 2000. Según La Hipótesis por Competencia de los Recursos (RCH), predecimos que los jóvenes eclosionados en territorios de alta calidad tendrían periodos de dependencia más largos. Medimos variables relacionadas con el uso del suelo, la topografía, y las molestias humanas en los territorios de nacimiento. No encontramos un efecto de la calidad del territorio natal en la duración del periodo de dependencia. Los pollos hermanos dependen de sus padres un número muy parecido de días, lo que sugiere que el territorio y/o la calidad de los progenitores afectan la duración del periodo de dependencia. También medimos la condición física utilizando los niveles de urea en sangre, para testar la Hipótesis por Cambios Ontógenicos (OSH), la cual predice una mejor condición física para aquellos pollos que se dispersan antes. No encontramos un efecto de la condición física sobre la duración del periodo de dependencia. La fecha de puesta estuvo directamente correlacionada con la fecha de independencia, pero no estuvo relacionada con la duración del periodo de dependencia. Ni el tamaño de pollada, ni el sexo afectaron el tiempo los pollos dependen de sus progenitores.

III. 6.1. INTRODUCCION

En la comunidad científica existe actualmente una preocupación creciente por intentar comprender los fenómenos dispersivos en animales y plantas, ya que éstos, juegan un papel importante en la dinámica y la estructura genética en las poblaciones naturales (Arcese 1989, Johnson & Gaines 1990, Clobert *et al.* 2001). A pesar de su importancia, todavía hoy en día, los mecanismos que rigen la dispersión son pocos conocidos para la mayoría de las especies animales. Antes de alcanzar la independencia, la mayoría de las aves, incluidas las aves de presa, tienen un período prolongado de dependencia de sus progenitores (Newton 1979). Este período de tiempo, llamado período de dependencia, abarca desde la edad en la que el pollo realiza su primer vuelo hasta que éstos, se hacen independientes. La duración de este período depende de muchos factores. El momento en que el águila comienza el proceso dispersivo está influido por sus progenitores, los cuales paulatinamente disminuyen la inversión parental con el fin de ahorrar sus propios recursos, que le son o pueden ser necesarios para afrontar el siguiente evento reproductivo (Ferrer 1992a). Por otra parte, las águilas jóvenes intentan recibir tantos recursos como puedan de sus padres, ya que así aumentarán sus probabilidades de supervivencia, el resultado final es un conflicto entre padres e hijos, que se ha denominado "conflicto paterno-filial" (Trivers 1974).

Dos interpretaciones diferentes han sido expuestas para explicar el papel de la disponibilidad de recursos alimenticios en el comienzo de la dispersión. Si el alimento es abundante, los jóvenes deben pasar más tiempo dentro de sus áreas natales y retrasar el comienzo de la dispersión (Kennedy & Ward 1995, Walker 1988). Esta constituiría una predicción de la Hipótesis por Competencia por los Recursos (HCR), propuesta inicialmente, para explicar por qué los jóvenes se dispersan de sus áreas de nacimiento (Greenwood 1980). Esta hipótesis postula que los jóvenes se dispersan debido a la competencia intraespecífica por el alimento, por la pareja, o por el territorio. Alternativamente, si el alimento es abundante, los jóvenes alcanzarán antes la condición física adecuada necesaria para afrontar con garantías de éxito la dispersión, y por lo tanto, se dispersarán antes (Ferrer 1993b, Bustamante 1994, Walls & Kenward 1994, Wood *et al.* 1998). Esta afirmación está apoyada por la Hipótesis por Cambios Ontogénicos (HCO), que predice que los jóvenes en mejor condición física tendrán una fecha de dispersión más temprana (Holekamp 1986).

En el presente capítulo estudiamos los factores que afectan la duración del período de dependencia en 28 jóvenes marcados con emisores entre el año 1998 y el año 2000. Bajo las predicciones de HCR debemos esperar que: (1) los jóvenes nacidos en territorios de alta calidad tuvieran períodos de dependencia más largos que

los jóvenes nacidos en territorios de baja calidad; (2) los hermanos tuvieran una duración similar en el período de dependencia, ya que comparten las mismas condiciones ambientales dentro de sus territorios de nacimiento. Con el fin de testar estas predicciones medimos la calidad del hábitat de los territorios natales basándonos en las características del hábitat de cada territorio. Por otro lado, medimos la condición física de los jóvenes con el objetivo de testar la HCO. Utilizamos los niveles de urea en sangre para evaluar la condición física (Ferrer 1994). Predecimos, según esta hipótesis una correlación directa entre los niveles de urea en plasma y la duración del período de dependencia.

III. 6. 2. METODOS

III. 6.2.1. Marcaje de los pollos y radio seguimiento

Marcamos pollos de Águilas perdiceras con radio emisores tal como describimos en el capítulo tres del bloque primero de esta tesis. Nuestra muestra final para el estudio del período de dependencia fue de 28 águilas, 14 hembras y 14 machos, marcados en 14 territorios en tres años diferentes (1998-2000). Una vez marcados, las jóvenes águilas fueron localizadas una vez por semana con triangulación a corta distancia (2 km) con un error de 100 m, utilizando un receptor Stabo adquirido a GFT (Eichenbeg 26, Horst, Alemania) y una antena direccional tipo Yagui. La fecha en la que las águilas se dispersan (fecha de independencia), fue determinada, tomando como criterio, aquella fecha en la que cada águila joven fue localizada por dos veces consecutivas a mayor distancia de 3.5 km de su nido, que es la mitad de la distancia media al vecino más cercano para una muestra de 203 territorios (Balbontín et. al, 2000, Penteriani et al., 2003). Para los análisis de los movimientos utilizamos los programas informáticos Ranges V (Kenward and Hodder 1996) y Animal Movement Analysis (extensión para Arcview; Hooge and Eichenlaub 1997).

III. 6.2.2. Calidad del hábitat en los territorios natales

Utilizamos Sistemas de Información Geográfica (S.I.G.) para cuantificar las características del hábitat (en los sitios de reproducción) relacionadas con la topografía, los usos del suelo, y las molestias humanas (Tabla 2). Medimos los usos del suelo utilizando una cobertura tipo raster con 50 m de resolución, basada en una combinación de una clasificación supervisada y no supervisada de imágenes Landsat 5 TM con interpretación de fotografías aéreas a color a escala 1:60.000 (Moreira & Fernández-Palacios 1995). Las variables topográficas fueron medidas utilizando un Modelo Digital del Terreno con 20 m de resolución, elaborado por el mismo organismo

público (RediaM 1999). Las distancias a posibles infraestructuras relacionadas con molestias humanas se realizaron utilizando un Mapa Digitalizado de Andalucía a escala 1:100.000 (Ministerio de Obras Públicas y Transporte).

La cobertura original de usos del suelo fue clasificada agrupándola en diez tipos de usos o coberturas del suelo diferentes. La medición de las variables se realizó de dos formas diferentes: (1) algunas variables fueron medidas como distancias desde el centro del territorio natal (nido activo) hasta la zona más cercana con indicios de posibles molestias humanas, como la distancia a carreteras asfaltadas o a núcleos urbanos. (2) otras variables fueron medidas como porcentaje ocupado por tipos de vegetación (usos del suelo) o por superficie ocupada por ecótonos entre dos tipos de hábitats diferentes, dentro de un círculo 3.5 km de radio (la mitad de la media de la distancia al vecino más cercano). Para medir las variables de hábitat utilizamos el programa Idrisi para Windows 32 (IDRISI program, Eastman 1997). En total, medimos 13 macrovariables relacionadas con las características del paisaje (Tabla 1). Conocimientos previos sobre los requerimientos de hábitat, indican que este águila prefiere zonas abiertas, con un porcentaje alto de pastizal y de ecótonos en sus territorios (Balbontín et al. 2000, Mañosa et al. 1998). Las zonas abiertas son zonas buenas de alimentación para un número importante de falconiformes (Pedrini & Sergio 2001), incluido el Águila perdicera (Carrete 2002; Penteriani et al. 2003). Estas características favorece la presencia de sus principales presas, como son, el conejo *Oryctolagus cuniculus* y la perdiz *Alectoris rufa*. Angulo (2003) ha relacionado la abundancia de conejos con los ecótonos, los cultivos de secano y la vegetación natural, empleando 307 puntos de muestreo en el sur de España. Las zonas abiertas facilitan la detección de la presa por parte del depredador, y aumenta por lo tanto la eficacia de su caza (Carrete et al. 2002). Reducimos las 13 variables de hábitat originales a una sola variable utilizando Análisis de Componentes Principales (PCA) (e.g. Pimental 1979). La primera variable canónica clasificó los territorios natales en un primer eje a lo largo en un gradiente desde hábitats más cerrados hasta hábitats más abiertos. El primer componente explicó el 38.00 % de la varianza y sus scores variaron entre -1.71910 y 1.93992 (n=14). Valores positivos para un territorio se correspondían con hábitats con alto porcentaje de zonas abiertas y ecótonos, y por lo tanto de buena calidad, con zonas apropiadas para la detección y caza de las presas. Opuestamente, los valores negativos se correspondían con territorios conteniendo poco porcentaje de zonas abiertas y ecótonos a su alrededor, y por lo tanto, a hábitats de menor calidad, donde las águilas tenían más difícil la detección y caza de sus presas (Tabla 1).

III. 6.2.5. Análisis estadísticos

Utilizamos Modelos Mixtos Lineales (GLMMs, Little et al.1996), mediante el procedimiento macro GLIMMIX del programa estadístico SAS (SAS institute 1996), con el fin de investigar los factores que pudieran afectar la duración del período de dependencia. Para ello consideramos una distribución normal de los errores y como función de enlace la de identidad. Las hipótesis se testaron utilizando estadísticos F para los factores fijos y estadísticos Z para los factores aleatorios (consultar Little et al. 1996 para más detalles). Las variables independientes fueron la fecha de puesta, el tamaño de pollada, el sexo, el año, y el valor para cada territorio dado por el primer factor del PCA, como medida de la calidad del territorio natal, y la concentración de urea en plasma, como medida de la condición física. El año y el territorio fueron considerados como factores aleatorios para controlar por la pseudoreplicación de nuestros datos.

Utilizamos la correlación de Spearman para testar la posible correlación entre la duración del período de dependencia y la fecha de independencia, usando la media de la nidada para controlar la pseudoreplicación. Todos los tests fueron de dos colas y la significación estadística fue fijada con $P < 0.05$. Se muestra la media ± 1 SD.

Como encontramos que los pollos hermanos presentaban una duración del período de dependencia similar. Utilizamos métodos de re-muestreos (Matlab 5 code "bootstrp.m") con el fin de comprobar la probabilidad de obtener un valor en la correlación de Spearman (r_s) en la duración del período de dependencia entre no hermanos, igual a la obtenida para hermanos. Este algoritmo extraía muestras de 14 individuos, en la variable duración del período de dependencia, de nuestra muestra total (los 28 pollos). Los 14 individuos eran emparejados dos a dos, con la condición de que no fueran hermanos, y la correlación de Spearman era calculada. La correlación entre pares de no hermanos se calculo para una muestra de $n=7$, por que este era el número de nidos que había en la muestra original con dos hermanos. El programa fue ejecutado para repetir este proceso 1000 veces y obtener una distribución con 1000 valores de r_s .

III. 6. 3. RESULTADOS

Como media las águilas jóvenes realizaron su primer vuelo el 14 de Mayo (rango: 29 de Abril- 22 de Junio, $n=29$), y la media en la fecha de independencia fue el 30 de Julio (rango: 25 de Junio- 2 de Octubre 2, $n=28$). Uno de los jóvenes no logró sobrevivir al período de dependencia. Ninguna de las 28 águilas restantes permaneció en el territorio natal más de 114 días desde la realización del primer vuelo hasta el

inicio de la dispersión. Como media la duración del período de dependencia fue de 77 ± 19 días (rango: 50-114, $n=28$). Encontramos una correlación positiva entre la fecha de independencia y la fecha de puesta ($r_s=0.56$, $n=20$, $P=0.002$). Los pollos nacidos antes durante la época de reproducción, también se dispersaron antes que los pollos nacidos más tarde en la época reproductora.

El análisis con GLIMMIX indicaba que había un efecto significativo del año ($F_{2,4}=14.51$, $P=0.014$) en la duración del período de dependencia. En 1999 los pollos dependieron de sus progenitores como media durante 61 ± 11 días, lo cual significativamente era menos tiempo del que dependían los pollos nacidos en los años 1998 (Media: 84 ± 17 días) o los nacidos en el año 2000 (Media: 95 ± 14 días). No encontramos un efecto significativo de ninguna del resto de las variables independientes, incorporadas en el modelo mixto con el fin de explicar la variación en la duración del período de dependencia: como la concentración de urea en sangre ($F_{1,4}=0.07$, $P=0.80$), los scores del primer factor del PCA ($F_{1,4}=3.06$, $P=0.15$), la fecha de puesta ($F_{1,4}=1.28$, $P=0.32$), el tamaño de pollada ($F_{1,4}=0.44$, $P=0.54$), el sexo ($F_{1,4}=0.55$, $P=0.50$) o la interacción entre el tamaño de pollada y el sexo ($F_{1,4}=3.67$, $P=0.12$) (Tabla 2). El componente de covarianza asociado al efecto aleatorios no fue diferente de cero en este modelo ($Z=0.18$, $P=0.42$).

Los pollos hermanos dependen de sus progenitores un período de tiempo similar. Así, encontramos que la duración del período de dependencia estuvo correlacionada entre hermanos ($r_s=0.892$, $P<0.05$, $n=7$). La probabilidad de obtener un valor de r_s en la correlación en la duración del período de dependencia, similar a la obtenida entre hermanos, de una muestra obtenida al azar de individuos que no fueran hermanos, fue menor de 0.0294 después de 1000 bootstrap.

Tabla 1. Variables utilizadas para caracterizar los territorios de reproducción en el Águila perdicera. Estimadores para el primer factor del primer componente principal extraído de un PCA utilizado para reducir las 13 variables de hábitat originales.

Variable	Descripción	PCA1
DBOSQUE	Distancia a la zona arbolada más cercana.	0.19598
DMATORRAL	Distancia a la zona cubierta por matorral más cercana	0.59359
DPASTIZAL	Distancia al patizal más cercano	-0.27356
DSECANO	Distancia al cultivo de secano más cercano	-0.87986
ALTITUD MEDIA	Altitud media dentro de un círculo de 3.5 km de radio	-0.14406
PENDIENTE MEDIA	Pendiente media dentro de un círculo de 3.5 km de radio	0.28969
PSECANO	% Cultivos de secano	0.78817
PBOSQUE	% Bosque	-0.61802
PMATORRAL	% Matorral	-0.79826
PPASTIZAL	% Pastizal	0.13595
SECMAT	Ecotono (ha) entre cultivos de secano y matorral dentro de un círculo de 3.5 km de radio	0.40867
SECPAS	Ecotono (ha) entre cultivos de secano y pastizal dentro de un círculo de 3.5 km de radio	0.76973
MATPAS	Ecotono (ha) entre matorral y pastizal dentro de un círculo de 3.5 km de radio	-0.19293

Tabla 2. GLMMs explicando la variación del período de dependencia en el Águila perdicera.

Efecto		Estimate	SE
Intercept		94.414	14.0980
Tamaño de pollada (TP)	1 pollo	7.5356	6.9897
	2 pollos	0	-----
Sexo (S)	Macho	7.4766	6.9897
	Hembra	0	-----
Año 1998		-3.8445	8.2819
Año 1999		-38.1735	7.7545
Año 2000		0	-----
Fecha de puesta		-0.7583	0.6571
Urea		0.2158	0.8344
Factor 1 (PCA)		5.4368	3.1087
TP * S	1 pollo macho	-24.9868	13.049
	1 pollo hembra	0	-----
	2 pollos machos	0	-----
	2 pollos hembras	0	-----

III. 6. 4. DISCUSION

La mayoría de las aves exhiben un período de dependencia más o menos prolongado. En el Águila perdicera, este período dura 77 días por término medio, el cual, es más largo que la media de 51 días descrita para la mayor Águila imperial ibérica *Aquila adalberti* (Ferrer 1992a). Rapaces de tamaño mediano, como el Milano negro *Milvus migrans* (media=26.5 días, Bustamante 1989) o el Milano real *Milvus milvus* (media=25.6 días, Bustamante 1993), muestran períodos de dependencia más

cortos que el Águila perdicera. Newton (1979) describió la existencia de una relación entre la duración del período de dependencia y el tamaño corporal en aves de presa. En este estudio, no hemos encontrado dicha relación, ya que la duración de este período en el Águila perdicera, fue mayor que la duración encontrada, en un águila de mayor tamaño, tal como el Águila imperial, lo cual no apoya las observaciones descritas por Newton

En el Azor común *Accipiter gentilis*, las hembras se dispersan una semana más tarde que los machos (Kenward et al. 1993). Nosotros no hemos encontrados diferencias en la duración del período de dependencia entre machos y hembras. En otros estudios se han encontrado una relación inversa entre la duración del período de dependencia y la fecha de puesta. Así, se ha descrito en varias especies, que los jóvenes nacidos más tarde durante la estación reproductora tienen períodos de dependencia más cortos. En algunos casos, probablemente relacionado con la necesidad impuesta por la migración (Pomarol 1994, Arroyo 1995, Bustamante & Hiraldo 1990). En este estudio, no encontramos un efecto de la fecha de puesta en la duración del período de dependencia, probablemente debido a que este ave de presa es una especie no migradora. Sin embargo, Ferrer (1992a) estudiando el Águila imperial ibérica, también encontró una correlación inversa entre la duración del período de dependencia y la fecha de puesta. Una época reproductora demasiado duradera en esta especie (ocho meses), puede probablemente determinar que los progenitores provoquen antes la independencia de sus pollos más tardíos, como resultado de un conflicto paterno-filial (Ferrer 1992a).

El tamaño de pollada puede afectar la duración del período de dependencia en aves. En el Águila imperial ibérica las nidadas de tres pollos tuvieron períodos de dependencia más cortos que las nidadas de dos pollos o de uno solo. Otra vez, el conflicto entre padres e hijos puede ser más intenso en padres que críen tres pollos que en padres que críen nidadas menores (Ferrer 1992a). Opuestamente a estos estudios, nosotros no encontramos un efecto del tamaño de pollada en la duración del período de dependencia. Probablemente, la variación en el tamaño de pollada, que es mayor en el Águila imperial (rango:1-4 pollos) que en el Águila perdicera (rango=1-2 pollos) podría explicar el por qué el efecto del tamaño de pollada en la duración del período de dependencia, no ha sido encontrado en el presente estudio.

Algunos estudios han postulado que los individuos que se dispersan más tarde tienen unas habilidades competitivas menores que los que se dispersan antes (Waser 1985). También se ha expuesto que aquellos individuos que se dispersan antes son individuos emprendedores, de mayor calidad, que se dispersan antes para obtener una ventaja adaptativa (Lidicker & Stenseth 1992). Aunque, parece que existen

algunos beneficios en la dispersión temprana, el coste de dispersarse tempranamente puede ser demasiado alto, si los individuos no han alcanzado una condición física apropiada antes del inicio de la dispersión. Durante la dispersión, los individuos tienen que soportar condiciones ambientales desfavorables y por lo tanto asumir riesgos relacionados con la falta de familiaridad de los hábitats visitados, lo cual puede disminuir sus probabilidades de supervivencia. La Hipótesis por Cambios Ontogénicos (HCO) postula que los individuos se dispersan tan pronto como alcancen una condición física adecuada (Holekamp 1986; Ferrer 1992b). Nosotros hemos encontrado que la duración del período de dependencia no fue diferente entre las jóvenes águilas con una condición física diferente. Por lo tanto, nuestros resultados no apoyan la HCO, ya que bajo esta hipótesis deberíamos de esperar que los pollos con niveles de urea en plasma más bajos (buena condición física) se dispersarían antes que los pollos con niveles de urea más altos (mala condición física).

Por otra parte, según una de las posibles predicciones de la HCR, deberíamos esperar que las águilas jóvenes, nacidas en territorios de alta calidad, tuvieran períodos de dependencia más largos que las águilas jóvenes nacidas en territorios de baja calidad. Nuestros resultados no apoyan, de forma clara esta hipótesis. Por un lado, no encontramos un efecto en las características de hábitat del territorio natal sobre la duración del período de dependencia. Los jóvenes nacidos en territorios con una mayor proporción de hábitats abiertos y de ecótonos (territorios de alta calidad) no permanecieron más tiempo en el área natal, que los pollos nacidos en territorios de baja calidad. Sin embargo, en sentido opuesto, las águilas hermanas tendían a iniciar la dispersión fuera del área natal a edades similares. Los hermanos comparten y están expuestos a las mismas condiciones ambientales durante la época de estancia en el nido y durante el período de dependencia. Por ejemplo, comparten las mismas condiciones en la disponibilidad de alimento. En el caso, de que la competencia por los recursos (e.g. alimento) pueda ser la causa del comienzo de la dispersión, entonces cabría esperar que las águilas hermanas tuvieran una duración en el período de dependencia similar.

Por otra parte también encontramos que existía variación interanual en la duración del período de dependencia. Probablemente, diferencias en los años de estudio, bien en las condiciones ambientales o en la calidad fenotípica de los progenitores, podrían afectar el tiempo que las águilas jóvenes dependen de sus progenitores. Las águilas nacidas en 1999 permanecieron menos tiempo en su área natal que las águilas nacidas en el año 1998 o el año 2000. Aunque los individuos reproductores pueden cambiar de un año a otro en un territorio dado, nosotros no pudimos controlar la existencia o no de dichos cambios, ya que en nuestro estudio no

consideramos la posibilidad de marcar individuos adultos para su posterior reconocimiento. Es posible que en los diferentes años en que se han estudiado a los pollos, las condiciones climatológicas hayan variado afectando a la disponibilidad de alimento. Como hemos visto en el capítulo III, la cantidad de precipitación caída ha sido diferente en los años estudiados, siendo mayor en el año 1998 que en los años 1999 y 2000. Aunque la lluvia puede afectar la eficacia de caza de los individuos reproductores (Hirons 1982, Village 1986), es improbable que variaciones en la cantidad de precipitación recogida sea la causa de una diferente duración del período de dependencia entre las águilas nacidas en diferentes años, ya que en nuestro área de estudio, es en verano, cuando las águilas están en el período de dependencia. En lugares con clima mediterráneo, no se recogen por regla general precipitaciones durante esta época. No sabemos si otras diferencias en las condiciones climatológicas podrían explicar las diferencias encontradas en la duración del período de dependencia entre los pollos nacidos en diferentes años.

Previamente al presente estudio, existía información disponible a cerca de la descripción del período de dependencia en la población de Águilas perdiceras de Cádiz (Minguez, et al. 2001). Los autores de este estudio encontraron que la duración del período de dependencia estaba relacionada con cambios en la abundancia estacional de las presas principales de este águila, como el conejo y la perdiz. Las águilas jóvenes que pasaban su período de dependencia durante el pico máximo en la abundancia estacional de conejos tuvieron períodos de dependencia más cortos. Sin embargo, en esta investigación los resultados deben de tomarse con cautela, ya que los autores no tuvieron en consideración las diferencias en la abundancia de conejos entre territorios, lo que probablemente ha influido en las interpretaciones finales de dicho trabajo.

BLOQUE II. CAPITULO VII.

COMPORTAMIENTO DE INMADUROS DE AGUILA PERDICERA DURANTE LA
DISPERSIÓN

JAVIER BALBONTÍN y MIGUEL FERRER

RESUMEN

Estudiamos el comportamiento de inmaduros de Águila perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) durante la dispersión utilizando radio telemetría. Encontramos dos fenotipos diferentes: algunas de las jóvenes águilas se caracterizaron por mostrar un patrón de comportamiento nómada y otros por mostrar un patrón de comportamiento con tendencia al asentamiento o colonizador. Testamos algunas predicciones sobre hipótesis existentes sobre selección de hábitat. Asumiendo que las áreas de asentamiento temporal son zonas buenas de alimentación, testamos algunas predicciones de la Distribución Despótica Ideal (IDD), y la Distribución por Prioridad Ideal (IPD). De acuerdo con IDD, las águilas con comportamiento colonizador mostraron una condición física mejor que las águilas nómadas, lo que sugiere que los jóvenes colonizadores tienen habilidades competitivas mejores que los jóvenes nómadas. Sin embargo, contrario a IDD, no encontramos diferencias en la calidad del territorio natal entre águilas nómadas y colonizadoras. Las primeras águilas en dispersarse no tendían a mostrar un comportamiento colonizador, lo cual no avalaba la predicción del IPD. No encontramos diferencias en el comportamiento entre machos y hembras. Tampoco hubo diferencias entre los jóvenes nómadas y los jóvenes colonizadores ni en la distancia entre el territorio natal y el primer área de asentamiento temporal utilizada, ni en el tamaño de los centros de actividad. Las águilas jóvenes no se asentaron hasta la edad de un año, lo que sugiere una situación de saturación en las áreas de asentamiento temporal.

II. 7. 1. INTRODUCCION

La dispersión es probablemente uno de los rasgos de "historia de los ciclos de vida" más importante por su influencia en la evolución y persistencia de las especies. La dispersión es un proceso que consta de tres etapas: la decisión de abandonar el área natal (emigración), una etapa intermedia, y una etapa final, en la que se selecciona un hábitat adecuado para la reproducción (Clobert et al. 2001). La etapa intermedia es el período de tiempo en el los individuos buscan o se mueven a sitios nuevos (Wiens 2001). El comportamiento que muestran los individuos durante esta fase, puede estar influenciado por la fase previa (emigración) y afecta, con seguridad, la fase final del proceso dispersivo (inmigración). El período de tiempo completo se conoce mejor y esta así referido en la literatura científica como dispersión natal. Muy poca información existe sobre lo que ocurre durante la etapa intermedia de la dispersión en la mayoría de las especies animales, debido a que no todos los métodos disponibles para el estudio de la dispersión aportan información de calidad. Los métodos que se basan en estudios de marcaje con anillas u otras marcas son bastantes limitados, ya que en la mayoría de las ocasiones, las recuperaciones de los animales se realizan una sola vez (Bennets et al. 2001). Solamente los métodos que permiten conocer la situación de los individuos (principalmente radio telemetría) en cada momento, resultan adecuados para el estudio del comportamiento durante la fase intermedia de la dispersión.

Entre las rapaces, esta fase de la dispersión se ha estudiado, por ejemplo en el Águila imperial ibérica (*Aquila adalberti*) En esta especie los individuos inmaduros realizan tres tipos de movimientos, una vez abandonan sus áreas de nacimiento: vuelos exploratorios, retornos a las áreas natales y asentamientos temporales (Ferrer 1993a). Otros estudios de los patrones de movimientos observados en rapaces, como los del Ratónero común (*Buteo buteo*), han puesto de manifiesto que no todos los individuos jóvenes abandonan su área natal durante el primer año de vida y que los individuos que abandonan sus áreas de nacimiento, frecuentemente retornan a ellas durante su etapa de inmadurez sexual (Walls & Kenward 1995).

En este capítulo describimos el comportamiento espacial durante la dispersión para 10 águilas monitorizadas entre el año 1998 hasta el año 2000. Estudiamos los patrones de movimientos desde el final del período de dependencia hasta la edad de 2.5 años, lo cual representa el 71.4 % del total del período de inmadurez sexual en esta especie (2-4 años). Los individuos se pueden clasificar en dos grupos diferentes de acuerdo con su comportamiento: el primer grupo estaba compuesto por cinco águilas que mostraron un patrón con tendencia a los asentamientos en sus patrones de movimientos. Un segundo grupo, estaba formado por otros cinco individuos que

mostró un patrón de movimientos nómada. A partir de aquí, llamaremos a los individuos pertenecientes al primer grupo “águilas colonizadoras” y aquellas pertenecientes al segundo grupo “águilas nómadas” (mirar los resultados para su justificación).

Nuestro principal interés ha sido describir el comportamiento, poco conocido, que muestran los inmaduros de águila perdicera durante la dispersión. Además, como encontramos individuos que presentaban patrones de comportamientos diferentes, investigamos algunas de las asunciones previstas por las teorías clásicas de selección de hábitat. Los modelos presentados para la hipótesis de la Distribución Libre Ideal (DLI) (Fretwell & Lucas 1970) explican la distribución de los individuos en los hábitats atendiendo a la relación entre la densidad de la población y los parámetros reproductivos (Oksanen et al. 1992). Este modelo asume que los individuos son libres de elegir el hábitat con la media más alta en el éxito reproductor esperado. Los modelos de Distribución Ideal Despótica (DID) proponen una distribución alternativa de los individuos, en la cual los individuos no son igualmente libres a la hora de seleccionar el hábitat (Fretwell 1972). Esto es debido a que los individuos con una mejor capacidad competitiva monopolizan los mejores hábitats. Aunque, estas hipótesis originalmente se lanzaron para explicar la distribución de los individuos en sus lugares de reproducción, se han aplicado también, de forma amplia para explicar la distribución de los individuos en sus lugares de alimentación (revisiones por, Milinski and Parker 1991, Kacelnick et al. 1992, Tregenza 1995). Bajo esta perspectiva la adecuación o fitness es investigado en términos de variación individual en la tasa de ingestión de alimento que se puede relacionar, por ejemplo, con la condición física o la tasa de supervivencia.

Pulliam and Danielson (1991) propusieron una segunda alternativa a la DLI, llamada la Distribución Ideal por Prioridad (DIP). Si la selección de hábitat es por prioridad, el primer individuo que visite un determinado área, siempre se asentará, en aquel hábitat más adecuado, de entre los disponibles, en términos del éxito reproductor esperado o tasa de supervivencia esperada para dichos hábitats. Los hábitats alternativos solamente empezaran a ocuparse, cuando el hábitat en el orden siguiente en la adecuación esperada se encuentre desocupado, una vez los mejores hábitats estén saturados.

En este trabajo asumimos que el hábitat disponible para un individuo juvenil de Águila perdicera es heterogéneo y está compuesto “patches” de diferente calidad. Además, asumimos que las áreas de asentamiento temporal son “patches” de buena calidad, por lo tanto aquellos individuos que se asienten en estas áreas (águilas colonizadoras) tendrán una ventaja (en términos de tasa de ingestión de alimentos o

tasa de supervivencia) que las águilas que no se asienten por tiempos prolongados en éstas áreas (águilas nómadas). Esta asunción esta basada en los conocimientos previos que tenemos de las zonas de asentamiento temporal. Gracias a nuestros propios estudios y al de otros autores, es conocido, que las áreas de asentamiento temporal son buenas zonas de alimentación (Balbontín et al. 2000, Mañosa et al. 1998). Esto ha sido demostrado mediante conteos en coche de las principales presas consumidas por este águila, como son el conejo (*Oryctolagus cuniculus*) y la perdiz (*Alectoris rufa*), en las zonas de dispersión (Gil-Sánchez et al. 1994, Mañosa et al. 1998) y caracterizando las características del hábitat en las zonas de asentamiento temporal. Algunas características de hábitat están correlacionadas con la abundancia de conejos en áreas mediterráneas (Angulo 2002, capítulo VIII de esta tesis).

Debido a que es asumido que los animales difieren en sus habilidades competitivas, nos centramos en la DDI y testamos una de sus predicciones: los individuos más competitivos monopolizan los mejores hábitats. Nuestra predicción para esta hipótesis fue que las águilas colonizadoras presentan habilidades competitivas mejores que las águilas nómadas. Bajo este supuesto las águilas más competitivas (águilas colonizadoras) ocuparan los hábitats de mayor calidad (zonas de asentamiento temporal). Debido a que los territorios donde los individuos estudiados también difieren en calidad. Nuestras predicciones para DDI fueron las siguientes: (1) los territorios de nacimiento de las águilas colonizadoras eran de una mayor calidad comparadas con los territorios de nacimiento de las águilas nómadas, (2) las águilas colonizadoras presentaban una condición física mejor que las águilas nómadas.

Por otra parte, también nos centramos en algunas de las predicciones del DIP: (1) Las águilas jóvenes que lleguen antes a las zonas de dispersión tendrán una mayor probabilidad de ocupar áreas de asentamiento temporal. Por lo tanto, las águilas colonizadoras se dispersan antes que las águilas nómadas.

Según los diferentes escenarios propuestos por los modelos DDI, una vez que las águilas se dispersan, aquellos "patches" de mejor calidad (áreas de asentamiento temporal) serían ocupados por los individuos con mejores habilidades competitivas (águilas colonizadoras). Los individuos menos competitivos ocuparán hábitats de peor calidad, y se verán obligados a moverse entre "patches" con más frecuencia, con el fin de encontrar un hábitat apropiado y desocupado. Según los supuestos, de la hipótesis alternativa de la DIP, los primeros individuos en abandonar sus territorios de nacimiento, llegaran antes a las zonas de asentamiento temporal, y serán por tanto los individuos en ocupar estas zonas. Nuestro principal objetivo no ha sido testar todas las asunciones o predicciones de los principales modelos de selección de hábitats hasta ahora propuestos, debido a que no disponíamos de los datos necesarios para esto,

como por ejemplo, datos acerca de la diferencia en densidad de individuos entre "patches" o registros completos sobre tasas de supervivencia o de tasa de eficacia de caza. Por lo tanto comprobamos solo algunas de las asunciones propuestas en dichos modelos.

III. 7. 2. METODOS.

III. 7.2.1. Área geográfica

Realizamos un seguimiento de la población reproductora localizada en el región sur y occidental de Andalucía (sudeste de España, 5°32' W, 36°41' N). Los territorios de reproducción se encuentran en un rango de altitud entre los 80 y 1500 m. El clima es mediterráneo y sub-árido (Rivas-Martinez, 1986), caracterizado por un rango anual en la precipitación de entre 200 y 1500 mm. Las águilas jóvenes se dispersan fuera de las áreas natales (regiones montañosas), hacia zonas de campiña, situadas a más baja altitud. El hábitat disponible para las águilas jóvenes esta formado por: 70.65 % de cultivos de secano, principalmente cereales como el trigo; un 9.43 % formado por cultivos de regadío (principalmente remolacha, algodón y arroz); un 0.36 % de bosque (*Quercus suber*, *Q. rotundifolia* y *Pinus* spp.), un 7.83 % de matorral (*Quercus coccifera*, *Thymus vulgaris* y *Rosmarinus officinalis*), un 9.20 % de pastizal y un 2.37% de zonas urbanas.

III. 7.2.2. Toma de datos

El protocolo en la toma de datos sobre el marcaje de los pollos, la estimación de la condición física y el seguimiento de las águilas jóvenes durante su etapa de inmadurez sexual se ha descrito previamente en esta tesis en los capítulos III y VI. Las águilas jóvenes fueron monitorizadas diariamente, cinco días a la semana, desde la fecha de salida del territorio natal hasta Septiembre del año 2000. El criterio que tomamos para estimar la fecha de independencia esta descrito en el capítulo VI y la forma en que llevamos a cabo el radio seguimiento de los jóvenes se describe en el capítulo III. Para este estudio concreto, sobre el comportamiento de los jóvenes durante la dispersión, la muestra total fue de diez jóvenes, estudiados desde la salida de su territorio natal hasta aproximadamente los dos años y medio de edad (rango: 137-920 días). En total obtuvimos una media de 47.7 ± 9.1 (rango: 39-64) localizaciones por individuo. Para el estudio en el comportamiento espacial de los inmaduros, investigamos: (1) Para cada patrón de movimientos realizados por un individuo dado, testamos la hipótesis nula si éstos patrones en las localizaciones seguían una distribución al azar, utilizando análisis de la distancia al vecino más

cercano (Clark & Evans 1979). Un valor de R menor de uno indicaba una distribución agregada de las localizaciones (e.g. patrón de movimientos), un valor de R igual a uno indicaba una distribución al azar y un valor de R mayor a uno indicaba un patrón uniforme. (2) Para cada individuo, investigamos la distribución en la distancia entre dos localizaciones sucesivas (e.g. la distancia entre la primera localización y la segunda, entre la segunda y la tercera, y así sucesivamente, obtenidas para un individuo determinado) (3) Calculamos los "centros de actividad" eliminando el porcentaje de localizaciones que provocaban una discontinuidad en el área de campeo acumulada, utilizando la curva Utilización-Distribución (UD) (Kenward & Hodder 1996) y un kernel-fijo como medida del punto focal (Dixon & Chapman 1980). Utilizamos localizaciones separadas al menos 24 horas para asegurar la independencia de los datos obtenidos mediante telemetría. En el caso concreto de que tuviéramos más de una localización diaria para un mismo individuo, escogimos una sola localización, preferentemente aquellas obtenidas dos horas después del amanecer o dos horas antes del anocheecer. Los emisores fueron colocados con arnés, tipo mochilas, siguiendo el método descrito por Kenward (1987). Este método no tiene efectos adversos en el comportamiento pre-dispersivo (Tyack et al. 1988), los patrones de movimientos durante la dispersión (Walls & Kenward 1995) o la supervivencia (Kenward et al. 2000).

III. 7.2.3. Calidad del hábitat en los territorios de nacimientos

Estimamos la calidad del hábitat tal como se describe en el capítulo VI. En este caso utilizamos sólo siete macrovariables para cuantificar el hábitat de los territorios donde nacieron las águilas estudiadas. Reducimos estas siete variables a sólo una variable canónica utilizando Análisis de Componentes Principales (e.g. Pimental 1979). El primer componente explicó el 42.01 % de la varianza original y ordenó los territorios de nacimiento en su primer eje a lo largo de un gradiente desde hábitats más cerrados a hábitats más abiertos. Los scores variaron entre -1.9517 y 0.7375 ($n=14$). Valores positivos para un territorio indicaban hábitats con un alto porcentaje de zonas abiertas y ecótonos, y por lo tanto de buena calidad, con zonas apropiadas para la detección y caza de las presas. Opuestamente, los valores negativos indicaban territorios con poco porcentaje de zonas abiertas y ecótonos, y por lo tanto, de menor calidad, donde las águilas tenían más difícil la detección y caza de sus presas (Tabla 2).

Como una segunda medida de la calidad del hábitat natal, utilizamos la fecha de puesta para cada uno de uno de los 14 territorios donde se realizó el marcaje de los pollos. La reproducción temprana ha sido asociada con un incremento en el éxito reproductor en aves. Por ejemplo, los individuos reproductores que ponen más

temprano durante la época reproductora, ponen puestas mayores que los que se reproducen más tarde (Klomp 1970, Perrins 1970, Lundberg 1981, Murphy 1983, Furness 1983, Newton & Maquiss 1984, Ferrer 1994). Igualmente, un aumento en la tasa de vuelo se ha asociado con una reproducción temprana (Spear & Nur 1994). Una fecha de puesta temprana puede indicar una calidad alta de la hembra reproductora o del territorio natal. Utilizamos la fecha de puesta como una variable de medida de la calidad de los individuos reproductores o de los territorios de reproducción. Ordenamos los territorios de acuerdo con su fecha de puesta, asignando el día 1 al territorio de reproducción ocupado por la pareja reproductora que inicio antes la puesta. La primera variable canónica obtenida con el PCA se correlacionó inversamente con la fecha de puesta. ($r_s = -0.74$, $P = 0.014$, $n = 14$), indicando que las parejas que iniciaban antes la reproducción ocupaban aquellos territorios caracterizados por tener hábitats apropiados para la caza (con mayor porcentaje de zonas abiertas y ecótonos). Por lo tanto, utilizamos ambas variables PCA1 y la fecha de puesta como medida de la calidad de los territorios de nacimiento. Para analizar el efecto de la fecha de puesta en el tipo de comportamiento mostrado por las águilas jóvenes, controlamos por el efecto del año, utilizando valores relativos para cada año. Para ello restamos la media en la fecha de puesta para un año dado por los valores en la fecha de puesta de los territorios estudiados en ese año (e.g. estandarizados con media igual a cero). De esta forma, los valores negativos indican un territorio con un valor en la fecha de puesta más temprana que la media para ese año, y un valor positivo indicaba un territorio más tardío que la media en ese año.

III. 7.2.4. Análisis estadísticos

Utilizamos regresión logística considerando el tipo de comportamiento (0: nómada; 1: colonizador) como variable dependiente. Las variables independientes fueron los niveles de urea en plasma (como medida de la condición física), el PCA1 y la fecha de puesta (como medida de la calidad del hábitat), y la fecha de independencia. Utilizamos estadística no paramétrica cuando las variables no pudieron ser normalizadas (Sokal & Rohlf 1998). Todos los tests fueron de dos colas y la significación estadística fue fijada con $P < 0.05$. Se muestra la media \pm 1 SD.

III. 7. 3. RESULTADOS

III. 7.3.1. Comportamiento durante la dispersión

El estudio de los patrones de movimientos de diez águilas jóvenes seguidas desde la salida de sus territorios natales hasta la edad de 2.5 años, nos ha permitido definir dos tipos de comportamientos durante esta etapa de la vida en esta especie

(Fig 1). Cinco de las águilas radio marcadas mostraron un comportamiento nómada en sus patrones de movimientos. Llamamos a los individuos que mostraban estos patrones "águilas nómadas". Estas se caracterizaban por: (1) mostrar un patrón aleatorio en la distribución de sus localizaciones ($R=1$ o mayor de 1) (Tabla 1), (2) mostrar una distancia media entre dos localizaciones sucesivas (dlocalizaciones) de 18.96 ± 3.40 km (Fig 2), y (3) presentar centros de actividad definidos por la exclusión del 80 % de las localizaciones (Fig 3). Los otros cinco jóvenes presentaron un comportamiento colonizador, con tendencias a ocupar áreas de asentamiento temporal. Estas águilas se caracterizaron por (1) mostrar un patrón agregado en la distribución de sus localizaciones ($R<1$), (2) una distancia media entre dos localizaciones sucesivas (dlocalizaciones) de 5.27 ± 2.76 km, y (3) centros de actividad bien definidos con la exclusión del 50% de las localizaciones. Las distribuciones de la distancia entre localizaciones sucesivas entre las águilas colonizadoras y las águilas nómadas fueron significativamente diferentes ($t=4.05$, $df=369$, $P<0.001$).

III. 7.3.2. Águilas nómadas

Las águilas inmaduras que presentaban este tipo de comportamiento tenían centros de actividad bien definidos cuando el 80% de las localizaciones fueron excluidas. La superficie media ocupada por estos centros de actividad fue de 1320.47 ± 995.23 ha ($n=5$). Estas áreas se encontraban como media a 42.14 ± 25.66 km de los territorios natales.

III. 7.3.3. Águilas colonizadoras

Una vez independizadas, las águilas inmaduras se asentaron a una edad media de 354 ± 64 días en un una zona de asentamiento temporal situadas como media a 33.30 ± 18.44 km ($n=5$) de los territorios de reproducción. Estas águilas utilizaron entre una y tres zonas de asentamiento temporal (Moda=1). La superficie media ocupada por los centros de actividad fue de 1197.86 ± 492.49 ha ($n=8$). En total, se detectaron ocho zonas de asentamiento temporal, siete en Cádiz y una en Sevilla. No encontramos diferencias significativas ni en la distancia de la primera zona de asentamiento temporal utilizada al área natal (U-Mann Withnney, $Z=-0.52$, $n=10$, $P=0.69$), ni en el tamaño de los centros de actividad entre las águilas nómadas y colonizadoras (U-Mann Withnney, $Z=0.00$, $n=10$, $P=1.0$).

Tabla 1. Análisis de la distancia al vecino más cercano donde se muestran los patrones de distribución de los movimientos de águilas inmaduras de Águila perdicera durante la dispersión. El estadístico Z se muestra en valores absolutos e indica una desviación significativa de una distribución al azar (un valor de R igual a 1 indica distribución al azar).

Número águila	Número de localizaciones.	R	Z	Patrón de distribución.
520	42	0.930	0.84	Azar
560	40	1.099	1.21	Azar
600	61	0.968	0.42	Azar
640	64	0.756	4.08	Agregada
660	51	0.744	3.05	Agregada
700	50	0.544	5.23	Agregada
760	45	0.961	0.48	Azar
780	52	0.656	4.73	Agregada
863	39	0.790	2.30	Agregada
960	57	0.926	0.93	Azar

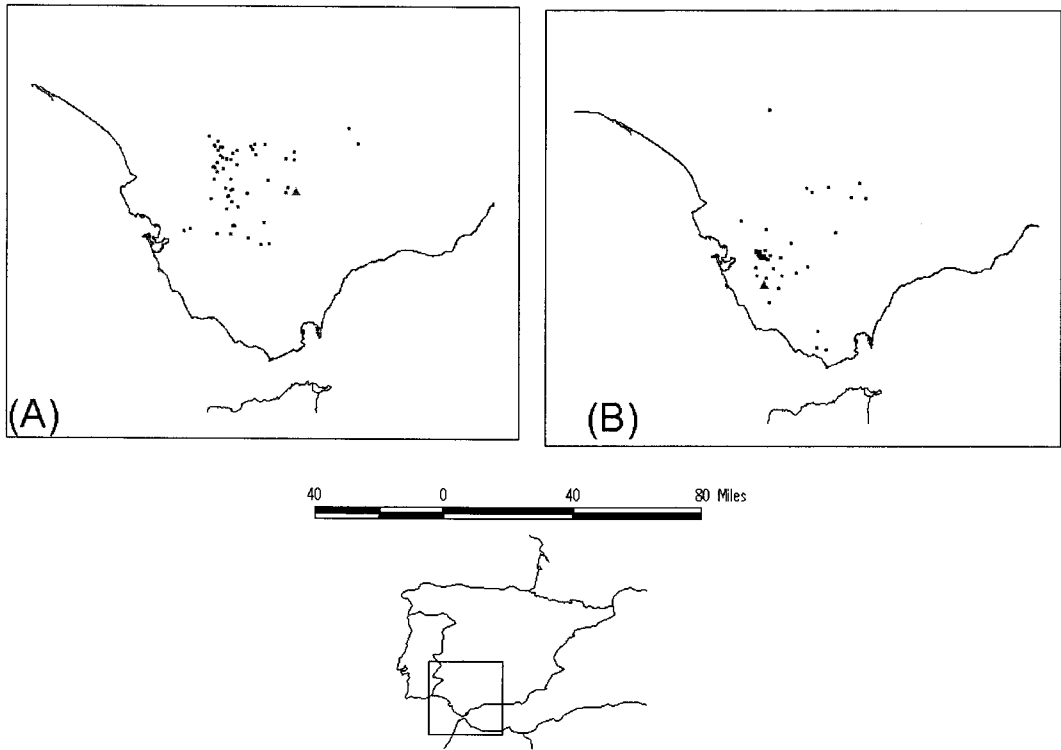


Figure 1. Dos ejemplos de las diferentes estrategias mostradas por las águilas inmaduras en el Águila perdicera. El águila número 960 como ejemplo de un águila nómada (a) muestra una distribución al azar en el patrón de sus movimientos, u el águila número 640 como un águila colonizadora (b) muestra un patrón agregado en sus movimientos. ● localizaciones, y el ▲ área natal.

Figura 2. Distribución de la distancia entre dos localizaciones sucesivas para (a) águilas colonizadoras, y (b) águilas nómadas.

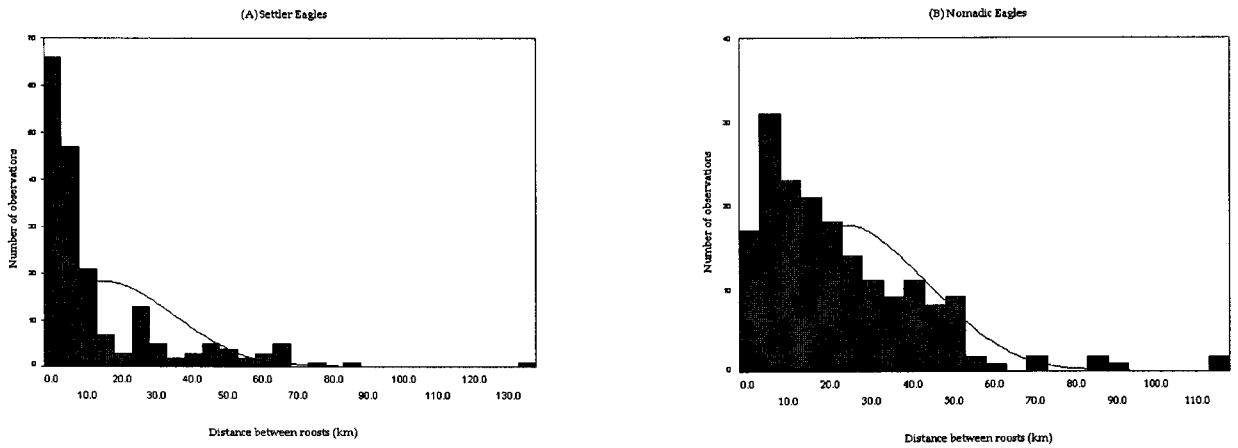
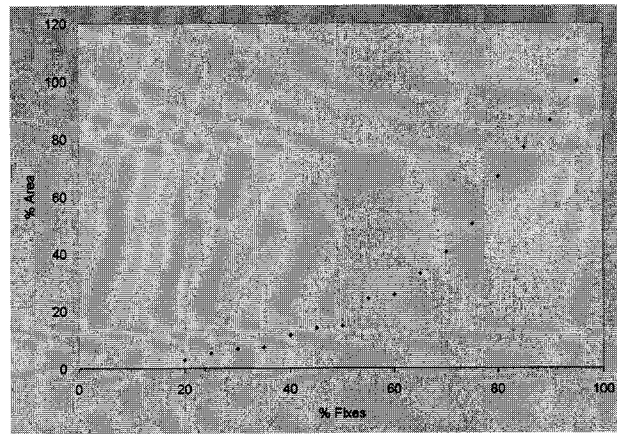
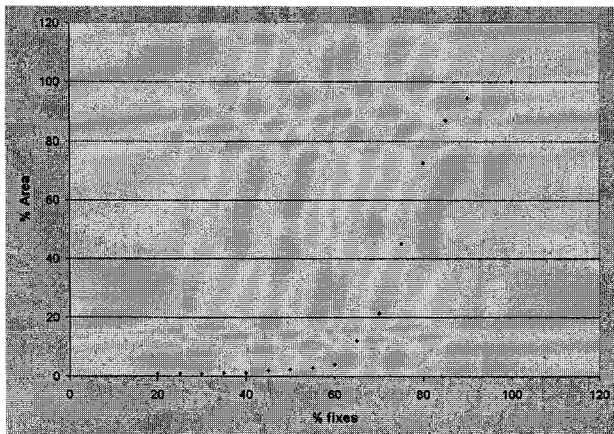


Figure 3. Curva de Utilización-Distribución (UD), utilizando un kernel fijo como punto focal. (a) águila número 960 (águila nómada) muestra centros de actividad sólo cuando el 87% de las localizaciones son excluidas, y (b) águila número 640 muestra centros de actividad bien definidos cuando el 50% de las localizaciones son excluidas.



III. 7.3.4. Factores que afectan el comportamiento

En este trabajo, no encontramos un efecto ni del año (U-Mann Witney, $Z = 1.90$, $n=10$, $P=0.16$) ni el sexo ($\chi^2 = 0.00$; $n=10$, $P=1.00$) en el tipo de comportamiento mostrado por las águilas inmaduras. La Tabla 3 muestra el efecto de la calidad de hábitat natal (PCA1 y fecha de puesta), la condición física (niveles de urea en plasma), y la fecha de independencia sobre el comportamiento de las águilas en esta etapa de su vida. La calidad del territorio natal medida con el PCA1 o con la fecha de puesta no tuvo un efecto significativo sobre el tipo de comportamiento, posteriormente mostrado por las águilas jóvenes. La condición física medida con los niveles de urea en plasma mostró un efecto cerca de la significación estadística ($P < 0.1$) sobre el tipo de comportamiento mostrado por las águilas jóvenes. Las águilas que mostraron un comportamiento nómada estaban en una condición física más baja (media 19.40 ± 4.93 mg /dl, $n=5$) comparadas con las águilas que mostraron un comportamiento colonizador (media 13.50 ± 4.45 mg/dl, $n=5$).

Tabla 2. Variables topográficas utilizadas para caracterizar los territorios de reproducción del Águila perdicera. Se muestran los valores de las estimaciones de los coeficientes para el primer componente de un PCA, utilizado para reducir las siete variables de hábitat originales. (* indica la entrada del factor > 0.7000).

Código variable	Definición	PCA1
ALTMED	Altitud media (m) en el área circular de muestreo.	-0.68162
PENDSD	Desviación Standard de la pendiente (%) en el área circular de muestreo.	-0.17076
BOSQUE	% Bosque en el área circular de muestreo..	-0.235609
MATORRAL	% Matorral en el área circular de muestreo.	-0.257759*
ESPACIOS ABIERTOS	% Espacios abiertos en el área circular de muestreo.	0.298886*
SECANO-PASTIZAL	Ecótono entre seco y pastizal (ha).	0.246172*
DHUMAN	Distancia (km) al núcleo urbano o carretera más cercana.	-0.185996

Tabla 3. Tabla de devianza de la regresión logística realizada para explicar el comportamiento de los inmaduros de Águila perdicera durante la dispersión, utilizando como variables independientes, aquellas variables relacionadas con la calidad del hábitat (PCA1) del territorio natal, la condición física (concentración de urea en plasma) y la fecha de independencia.

Variable	Coefficiente	S.E.	Residual devianza	Cambio en devianza	P
Null			11.090		
Fecha de independencia	-0.4331	0.3742	9.469	1.62	0.20
PCA1	0.8977	1.022	10.182	0.90	0.34
Fecha de puesta	-0.593	0.427	8.449	2.64	0.10
Urea (mg/dl)	-0.407	0.315	7.69	3.39	0.06

III. 7.4. DISCUSION

En aves de presa es bien conocido que el comportamiento de los individuos en la etapa de inmadurez sexual difiere del comportamiento territorial que muestran los individuos reproductores. Tal como se ha descrito para otras especies de rapaces, el comportamiento que muestran los inmaduros de Águila perdicera, difiere en gran medida del comportamiento territorial de los individuos reproductores. Los adultos defienden los territorios de reproducción, que están localizados en zonas montañosas, durante todo el año. Sin embargo, una vez las águilas jóvenes se dispersan, éstas pasan la mayor parte del tiempo fuera de las zonas de reproducción, principalmente en áreas situadas a más baja altitud, donde no existen cortados apropiados para la

reproducción. Durante el desarrollo de este trabajo, hemos encontrado que las águilas perdiceras inmaduras siguen dos tipos de estrategias en su comportamiento: algunos individuos se comportan de forma nómada y otros de forma colonizadora. El estudio de los movimientos de 112 jóvenes de águila perdicera marcadas con marcas alares en el nordeste de España, puso de manifiesto que el 57% de las águilas recuperadas (avistamientos o recuperadas muertas) se encontraban alrededor de un radio de 100 km de las zonas de reproducción, y que un 33% se encontraron dentro de un radio de 200 km de las zonas de reproducción (Real & Mañosa 2001), lo cual sugiere la existencia de dos grupos de aves con patrones en sus movimientos diferentes.

En la mayoría de las especies de aves las hembras se dispersan más lejos o más frecuentemente que los machos (Greenwood 1980). Nosotros no hemos encontrado un efecto del sexo en el tipo de comportamiento mostrado por las águilas jóvenes. En caso de que el comportamiento durante la dispersión este relacionado con las distancias de dispersión, entonces no cabría esperar encontrar una diferencia en las distancias de dispersión entre sexos, a diferencia de tal como ocurre en la mayoría de las aves. Aunque, sin embargo, este aspecto particular de la dispersión, tiene que ser estudiado en futuras investigaciones.

En los modelos de selección de hábitat de distribución ideal despótica, se describieron por primera vez los costes asociados al asentamiento llevado a cabo en un hábitat determinado (Fretwell & Lucas 1970; Fretwell 1972). Estos modelos asumían que los individuos primeros en asentarse actuaban agresivamente contra los individuos que llegaban más tarde. Algunos de éstos, asumían el coste por intentar asentarse en el área nueva, pero lograban el asentamiento, otros, sin embargo, pagaban dichos costes pero fracasaban en su intento de asentarse. En nuestra área de estudio, las zonas de asentamiento temporal son zonas buenas de alimentación (Balbontín et al. 2000, Mañosa et al. 1998). Estas áreas son ricas en la abundancia en sus presas principales. Por lo tanto, aquellas águilas que logren asentarse, obtendrán un beneficio en términos de un incremento en la eficacia de caza, o un incremento en su tasa de supervivencia, ya que evitarían los costes asociados a un comportamiento nómada. Es bien conocido, que el comportamiento asociado en la búsqueda de un nuevo hábitat conlleva costes asociados a un aumento de la mortalidad, debida a depredación, a accidentes, o a muertes por inanición (Stoner 1990; Lubin et al. 1993). Real & Mañosa (2001) describieron un coste asociado a mortalidad en individuos que se dispersaban a larga distancia, lo que sugiere costes de mortalidad asociados a un comportamiento nómada. En este estudio, después de monitorizar los movimientos de 17 jóvenes águilas, hemos encontrado que cinco de éstos jóvenes murieron antes de alcanzar la edad de un año, mientras su comportamiento era de tipo nómada.

En caso de que la selección de hábitat fuera ideal despótica, los individuos de buena calidad (más competitivos) ocuparán los hábitats de buena calidad (zonas de asentamiento temporal). Bajo esta hipótesis las águilas colonizadoras deben de presentar habilidades competitivas mejores que las águilas nómadas. Por lo tanto, deberíamos esperar que las águilas colonizadoras hubieran nacidos de parejas que ocuparán territorios de alta calidad. Sin embargo, no encontramos una relación entre la calidad del territorio natal y el comportamiento mostrado por las águilas jóvenes durante la dispersión. Por otra parte, otra de las predicciones de la DID es que las águilas colonizadoras tuvieran una mejor condición física que las águilas nómadas. La condición física medida con la concentración de urea en plasma tuvo un efecto cerca de la significación estadística, en el tipo de comportamiento mostrado por las águilas durante la dispersión. Así, aquellos individuos que se comportaron como colonizadores estaban en mejor condición física ($P < 0.1$), que aquellos que se comportaron como nómadas.

Alternativamente, si la selección de hábitat fuera por prioridad, entonces, cabría esperar que aquellos individuos que iniciaran antes la dispersión, podrían ocupar los hábitats de mejor calidad (zonas de asentamiento temporal). Sin embargo, nuestros resultados muestran que no existían diferencias en la fecha de independencia con el tipo de comportamiento mostrados por las águilas durante la dispersión. Aquellas águilas que se dispersaban antes no tendían a comportarse preferentemente de ninguna de las dos formas descritas.

Resumiendo, el estudio del comportamiento de los inmaduros durante la dispersión, no muestran claramente las estrategias utilizadas por los individuos en la selección del hábitat. Las predicciones de la DIP no fueron apoyadas por nuestras observaciones, y aquellas propuestas por la DID, fueron apoyadas sólo parcialmente. Así, aunque no encontramos una tendencia de los individuos más competitivos de proceder de territorios de buena calidad, encontramos que las águilas colonizadoras presentaban una mejor condición física que las águilas nómadas, sugiriendo que las primeras presentaban habilidades competitivas mejores que las segundas. Estos resultados deben de tomarse con cautela, debido a que los tamaños de muestras son pequeños y por lo tanto la potencia del test estadístico es baja, debido a una alta probabilidad de error de tipo II. Sin embargo, es sumamente difícil la obtención de tamaños de muestras mayores en el estudio de la dispersión en aves de presa de larga vida, debido a múltiples factores. En este trabajo, marcamos 21 individuos, de los cuales, finalmente, sólo logramos obtener una información completa para diez águilas. Factores asociados a la mortalidad durante la dispersión y a problemas surgidos con el material utilizado para el marcaje con emisores, redujeron nuestra muestra de

forma impredecible.

Los individuos que mostraron un comportamiento colonizador, no lograban asentarse en un área determinada hasta la edad de un año. Por lo tanto, incluso aquellos individuos que lograban asentarse, tardaron en lograrlo como media un año de tiempo. Por lo tanto, podrían existir fenómenos de competencia (tanto inter como intraespecífica) entre las águilas jóvenes por asentarse en las áreas de dispersión. Los juveniles de Águila imperial ibérica utilizan entre tres y ocho áreas de asentamiento en rotación (Ferrer 1993a). Este autor observó que la tasa en el éxito de caza disminuía a pesar de un aumento en el esfuerzo dedicado a dicha tarea, desde la llegada de las águilas a las zonas de asentamiento hasta su abandono, lo cual fue interpretado como una depresión de los recursos alimenticios en las zonas de asentamiento temporal (Ferrer 1993d). Por lo tanto, la presencia de un águila grande en las zonas de asentamiento podría provocar un descenso en la calidad del hábitat (medida como recursos tróficos disponibles) de estas zonas. En nuestra zona de estudio, las áreas de asentamiento temporal eran utilizadas incluso por águilas jóvenes procedentes de poblaciones lejanas (>1000 km) (Alcantára et al. 2001; Real & Mañosa 2001). Esta situación donde hay un gran número de águilas, tratando de ocupar un área determinada, puede provocar un efecto de saturación, donde puede resultar sumamente difícil lograr el asentamiento.

Desde un punto de vista de la conservación, la disponibilidad de zonas de asentamiento temporal cerca de las poblaciones reproductoras, puede ayudar a aumentar la tasa de supervivencia pre-adulta de dichas poblaciones. Sin embargo, los pollos pertenecientes a aquellas áreas de reproducción, que no tengan disponibles buenas zonas de dispersión en zonas cercanas, tendrán tasas más bajas en la supervivencias pre-adulta. Por ejemplo, tres inmaduros de Águila perdicera marcadas con emisores tipo satélites en el norte de España, mostraron movimientos a larga distancia (media= 2052.66 ± 901.77 km) antes de asentarse muy lejos de sus áreas de nacimiento (aproximadamente 1000 km) (Alcántara et al. 2001). Todos ellos murieron antes de alcanzar la edad de un año, lo que sugiere costes de mortalidad asociados a un comportamiento nómada. Por otro lado, si existe algún factor que afecte la mortalidad de individuos en las zonas de asentamiento (tendidos eléctricos, venenos, caza, etc.), entonces sería apropiado conocer con exactitud la localización de las zonas de asentamiento temporal, con el fin de poder poner solución lo antes posible a los problemas de conservación presentes en dichas zonas.

BLOQUE II. CAPITULO VIII.

PREDICCIÓN DE HÁBITAT DE DISPERSIÓN JUVENIL PARA INMADUROS DE AGUILA PERDICERA (*HIERAAETUS FASCIATUS*), UTILIZANDO TELEMETRÍA, MODELOS DE PRESENCIA/AUSENCIA Y SISTEMAS DE INFORMACIÓN GEOGRÁFICA (S.I.G.)

JAVIER BALBONTÍN

RESUMEN

Predecimos la disponibilidad de hábitat adecuado para inmaduros de Aguila perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) durante el periodo de dispersión utilizando Modelos Lineales Generalizados (GLM). En primer lugar, identificamos los centros de actividad de jóvenes radio-marcados y cuantificamos el hábitat de dispersión a nivel del paisaje, en los centros de actividad y en áreas circulares similares alrededor de puntos escogidos al azar dentro de hábitat disponible. La disponibilidad de hábitat fue definida por el polígono que englobaba todas las localizaciones tomadas a los individuos radio-marcados. Realizamos tres modelos (GLM) diferentes utilizando como variables explicativas aquellas relacionadas con la topografía, los usos o coberturas del suelo y las molestias humanas. Las águilas inmaduras prefirieron aquellos hábitats con un mayor porcentaje de pastizal dentro de las áreas circulares, que sirvieron como unidades de muestreo. Las características topográficas indicaron que los inmaduros utilizaron más frecuentemente, aquellas áreas con pendientes más pronunciadas y orientadas preferentemente en dirección Sudeste. Los centros de actividad, estuvieron también situados más lejos de núcleos urbanos y carreteras de lo esperado. El modelo de uso del suelo incorporó el pastizal como única variable predictiva. Este modelo tuvo un buen resultado, clasificando correctamente el 85.9 % de los casos, validados con una estrategia de partición de datos. El modelo topográfico también tuvo un buen resultado, clasificando correctamente el 81.9 % de los casos utilizando la misma metodología de validación. Construimos cartografía predictiva incorporando las funciones obtenidas por los modelos GLM en un Sistema de Información Geográfica. El mapa predictivo construido con el modelo de uso de suelo indicó que existían 2961 km² de hábitat adecuado para esta especie en el área de estudio.

III. 8. 1. INTRODUCCION

Desde tiempos históricos, los ecólogos se han preocupado en comprender como se distribuyen los organismos en el ambiente donde viven (Gaston & Blackburn 1995, Lawton 1996). Recientemente, han sido numerosos los estudios que han incorporado modelos matemáticos, con el fin de predecir bien la presencia / ausencia o la abundancia de los individuos en un área geográfica determinada (González et al. 1992, Donazar et al. 1993, Ferrer & Harte 1997, Penteriani et al. 2001, Suárez et al. 2000, Seoane et al. 2003, Fernández et al. 2003). La cuantificación del hábitat, utilizando variables relacionadas con los usos del suelo (tipos de vegetación), la topografía, o con molestias humanas, medidas a diferentes escalas: macro-variables para la descripción de características del paisaje o micro-variables para la descripción del microhábitat, han sido utilizadas como variables explicativas en la mayoría de estos modelos. Predecir el hábitat apropiado para una especie tiene muchas aplicaciones en biología de la conservación (Manel et al. 2001). Para especies cuyo status de conservación es delicado, los esfuerzos de conservación deben de canalizarse con el fin de utilizar adecuadamente los recursos disponibles, priorizando las actuaciones en los diferentes hábitats utilizados por dichas especies. Identificar aquellas características del hábitat que favorezcan la presencia y/o la reproducción de la especie, es un paso fundamental antes de planificar cualquier programa de conservación. Los Sistemas de Información Geográficas (S.I.G.) constituyen herramientas muy útiles para los ecólogos, ya que permiten la incorporación de modelos predictivos para la elaboración de cartografía digital. La información obtenida de esta forma, es también fundamental, para las personas dedicadas a la gestión de especies amenazadas, que pueden identificar huecos en la distribución y diagnosticar las causas de las ausencias, o pueden definir directrices con el fin de guiar acciones de conservación, manipulando las características del hábitat para favorecer la presencia o abundancia de la especie objeto de los programas de conservación. (Li et al. 1999, Bradbury et al. 2000). La planificación en los cambios o abandonos en los usos del suelo, pueden también ser modificados, en aquellos casos que éstos sean perjudiciales para la especie gestionada (Buckland & Elston 1993).

La etapa dispersiva es un período de tiempo relativamente largo en la vida de un águila (Newton 1979, Del Hoyo et al. 1994, Real & Mañosa 1997). En esta especie, aquellos factores que influyan sobre la supervivencia de los individuos durante esta fase, pueden tener consecuencias importantes sobre la estabilidad de la población (Real & Mañosa 1997). El objetivo de este estudio ha sido identificar las preferencias de hábitat que las águilas juveniles tienen durante el período de dispersión, y elaborar cartografía predictiva, útiles para la identificación de aquellas áreas donde las águilas jóvenes

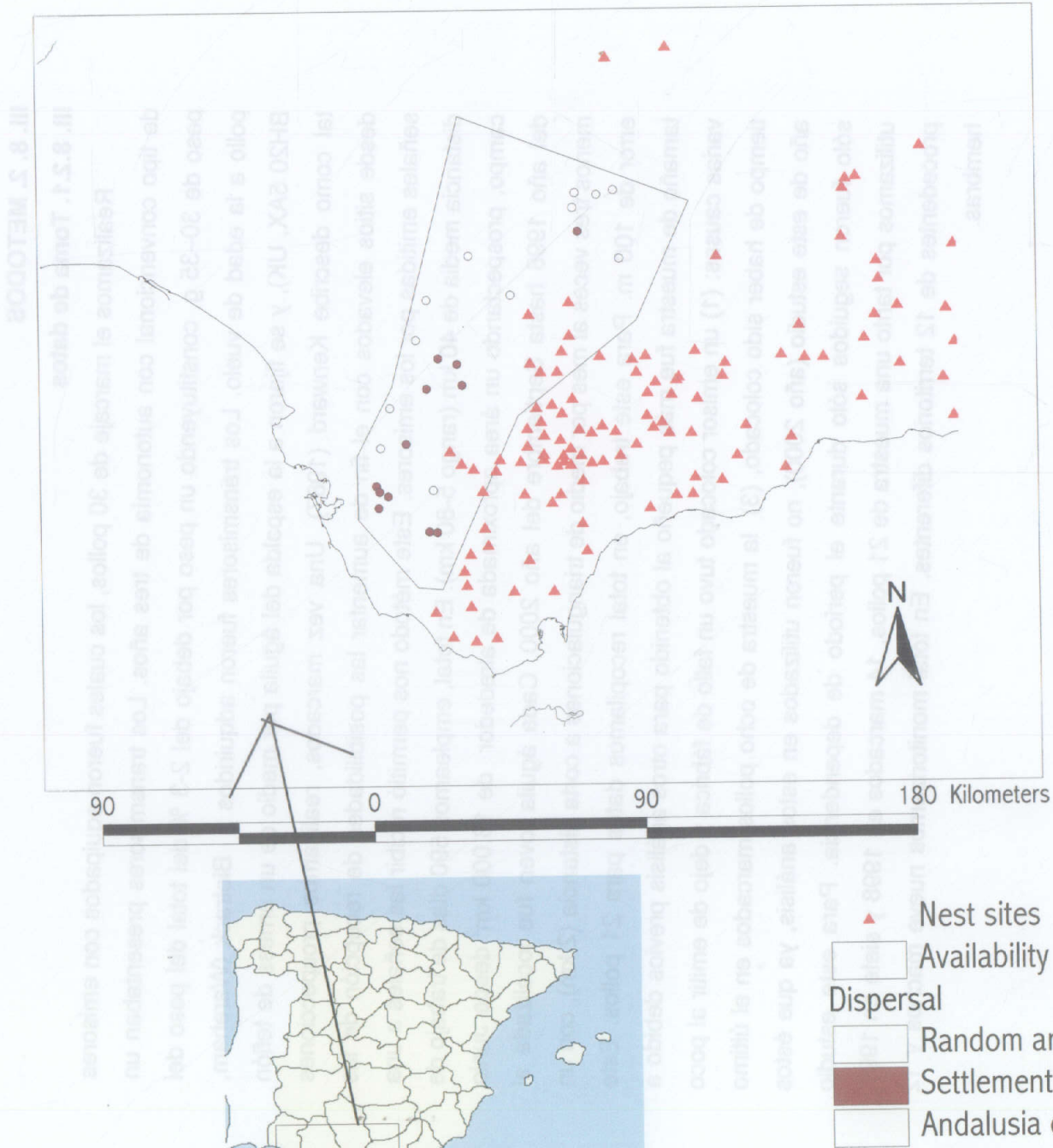
pueden ser encontradas con una mayor probabilidad. Lo cual, sin duda, repercutirá en un mejor manejo del hábitat y ayudará a reducir los riesgos de mortalidad a los que los individuos jóvenes están expuestos. Con este propósito marcamos con emisores a 21 pollos de águila e identificamos las áreas más frecuentemente utilizadas (centros de actividad) por ellos en la fase de dispersión. Comparamos las características de hábitat a nivel del paisaje entre estas áreas y puntos escogidos al azar dentro del hábitat disponible. Construimos modelos de presencia / ausencia utilizando análisis de regresión logística.

III. 8. 2. METODOS

III. 8.2.1. Toma de datos

Realizamos el marcaje de 30 pollos, los cuales fueron equipados con emisores de tipo convencional con autonomía de tres años. Los transmisores presentaban un peso de 30–35 g, constituyendo un peso por debajo del 2-3 % del total del peso del pollo a la edad de vuelo. Los transmisores fueron adquiridos a Biotrack (Wareham, BH20 5AX, UK), y se fijaron a la espalda del águila por medio de un arnes de teflón tal como describe Kenward (1987). Una vez marcados, realizamos prospecciones desde sitios elevados con el fin de aumentar las posibilidades de recepción de las señales emitidas por los emisores. Este método nos permitió recibir las señales a una distancia media de 40 km (rango 5-80 km). En total, empleamos 590 días de trabajo de campo, prospectando un área aproximada de alrededor de 16.000 km² desde Junio del año 1998 hasta Septiembre del año 2000. Cada águila joven fue localizada al menos tres veces al mes por medio de triangulaciones a corta distancia (2 km), con un error de 100 m. Para este trabajo, en total recopilamos datos para 21 pollos. Este tamaño de muestra fue más pequeño al obtenido para otros análisis previos debido a varias causas: (1) un emisor colocado tuvo un fallo de fábrica y dejó de emitir al poco tiempo de haber sido colocado, (3) la muestra de ocho pollos marcados en el último año de este estudio (año 2000), no fueron utilizados en estos análisis, ya que éstos sólo fueron seguidos sólo durante el período de dependencia. Para este estudio utilizamos por tanto una muestra de 21 pollos, 14 marcados en 1998 y siete en 1999, procedentes de 12 territorios diferentes. En total monitorizamos nueve machos y 12 hembras.

Figura 1. Área de estudio mostrando los centros de actividad (círculos) y las zonas escogidas al azar (cuadrados) y las áreas de reproducción (triángulos) El polígono marcado con línea negra representa el hábitat disponible para los juveniles de Águila perdicera en el sur de España.



- ▲ Nest sites
- Availability
- Dispersal
- Random areas
- Settlement areas
- Andalusia cost limits

Consideramos como zonas de asentamiento temporal, aquellas áreas intensamente utilizadas por las águilas jóvenes. Para ello calculamos los “centros de actividad” eliminando el porcentaje de localizaciones que provocaban una discontinuidad en el área de campeo acumulada, utilizando la curva Utilización-Distribución (UD) (Kenward & Hodder 1996) y un kernel de tipo fijo como medida del punto focal (Dixon & Chapman 1980). Utilizamos localizaciones separadas al menos 24 horas para asegurar la independencia de los datos obtenidos mediante telemetría. En el caso concreto de que tuviéramos más de una localización diaria para un mismo individuo, escogimos una sola localización, preferentemente aquellas obtenidas, dos horas después del amanecer o dos horas antes del anochecer. Obtuvimos una media de 47.7 ± 9.1 (rango: 36-61) localizaciones por joven desde la fecha de independencia hasta los 2.5 años de vida.

III. 8.2.2. Cuantificación del hábitat

Medimos 19 macro-variables para describir el paisaje alrededor de 11 zonas de asentamiento temporal y 11 zonas escogidas al azar (Tabla 1). Escogimos 11 puntos al azar dentro de hábitat disponible para las águilas inmaduras. El hábitat disponible fue definido como el polígono que limitaba todas las localizaciones obtenidas durante el período de radio seguimiento, excluyéndose aquellas localizaciones situadas dentro de las zonas de reproducción, que no son utilizadas por los inmaduros como zonas de asentamiento temporal. La cuantificación de las características del hábitat se basaron en la medición de éstas, dentro de un círculo de radio 1365 m (que constituye el área media para 11 zonas de asentamiento temporal), y con centro en un punto focal (media armonica) para cada zona de asentamiento y para cada zona escogida al azar. La toma de medidas de las variables de hábitat se llevo a cabo tal como se describe en el capítulo VI, pero en vez de en las áreas de reproducción, se llevaron a cabo en las áreas de asentamiento temporal y las zonas escogidas al azar dentro del hábitat disponible.

III. 8.2.3. Análisis estadísticos

III. 8.2.3.1. Estadística univariante

Los valores medios de las variables medidas en las áreas de asentamiento y las zonas escogidas al azar fueron comparados utilizando el estadístico Wilconxon rank-sum, con tests de corrección para diferencias entre las medias. Las diferencias en la orientación media fue comprobada utilizando estadística circular (test de

Rayleigh's). Todos los tests fueron de dos colas y la significación estadística fue fijada con $P < 0.05$. Se muestra la media ± 1 SD

III. 8.2.3.2. Modelos Presencia-ausencia

Utilizamos regresión logística a través de un Modelo Lineal Generalizado, utilizando el procedimiento GLM de S-Plus 2000 (Mathsoft 1999), con el fin de identificar la serie de variables que mejor separaba las áreas de asentamiento temporal de las zonas escogidas al azar. Las variables explicativas fueron aquellas variables tomadas para medir el hábitat a nivel de paisaje (tabla 1). Utilizamos una distribución binomial de los errores y una función de enlace logística. Los parámetros de los modelos fueron estimados utilizando el método de máxima verosimilitud (McCullagh & Nelder 1989). La significación estadística de cada variable fue testada por turno en el modelo (procedimiento por pasos hacia adelante), reteniendo aquellas variables que contribuían con un cambio mayor en la devianza del modelo nulo. En cada paso, la significación de las variables incluidas en el modelo fue testada con "likelihood ratio test", excluyéndose aquellas variables que estuvieran por encima del nivel de significación de $P=0.05$. Consideramos nuestro modelo final, cuando todas las variables tuvieron un efecto significativo con $P<0.05$ (McCullagh & Nelder 1989, Collet 1991). Los datos no fueron transformados para su normalización de las variables, ya que éste, no es un requisito para los análisis con GLM.

Construimos tres modelos de ocurrencia (presencia / ausencia) diferentes, utilizando para ello una serie de variables explicativas diferentes: (1) El modelo topográfico, en el cual sólo aquellas variables relacionadas con las características topográficas del hábitat fueron incluidas en el modelo. (2) El modelo de usos o coberturas del suelo, en el cual sólo aquellas variables relacionadas con las características de usos del suelo fueron incluidas en el modelo, y (3) El modelo de molestias humanas, en el cual sólo aquellas variables relacionadas con las molestias humanas fueron incluidas en el modelo (mirar Tabla 1). Para la evaluación de los modelos utilizamos diferentes métodos. Primero, empleamos un procedimiento jack-knife utilizando validación cruzada una cada vez (cross-validation one at a time) que aislaba los datos para calibrar el modelo ($n=21$), de datos independientes para su evaluación ($n=1$), repetidos para cada observación por separado (i.e. 22 veces; Manel et al. 1999, Manel, Dias & Omerod 1999). Segundo, utilizamos una estrategia de partición de datos, desarrollando los modelos con una selección escogida aleatoriamente del 75% ($n=16$) de nuestra muestra (the training set) y utilizando el resto de los datos ($n=6$) para evaluar los modelos (the test set). Para lograr esto,

Tabla 1. Variables utilizadas para caracterizar las zonas de asentamiento temporal y las zonas escogidas al azar en las áreas utilizadas por Águilas perdiceras juveniles.

Código	Definición
Variables Topográficas	
MINALT	Altitud mínima (m) en el área circular de muestreo
MAXALT	Altitud máxima (m) en el área circular de muestreo
MEDIAALT	Altitud media (m) en el área circular de muestreo
MAXPEND	Máxima pendiente (%) en el área circular de muestreo
MEDIAPEND	Pendiente media (%) en el área circular de muestreo
ORIENT	Orientación media (°) en el área circular de muestreo
Variable de usos del suelo	
SECANO	% seco en el área circular de muestreo
REGADIO	% regadío en el área circular de muestreo
BOSQUE	% bosque en el área circular de muestreo
MATORRAL	% matorral en el área circular de muestreo
PASTIZAL	% pastizal en el área circular de muestreo
SEC-MAT	Ecótono entre seco y matorral (ha)
SEC-PAS	Ecótono entre seco y pastizal (ha)
SEC-REG	Ecótono entre seco y regadío (ha)
MAT-PAS	Ecótono entre matorral y pastizal (ha)
Molestias humanas	
URB	% núcleos urbanos en el área circular de muestreo
DURBAN	Distancia (km) al núcleo urbano más cercano
DCARRETERA	Distancia (km) a la carretera asfaltada más cercana
DELPOW	Distancia (km) al tendido eléctrico (alta tensión) más cercano.

escogimos al azar 74613 muestras diferentes de $n=16$, lo cual se corresponde con la combinación de 16 elementos tomadas de 22 elementos, utilizando para ello un script escrito con Matlab. En ambos métodos, los valores predichos por los modelos toman un valor entre 0 y 1. El punto de corte, que determinó finalmente la presencia o ausencia de un valor predicho fue aquella probabilidad en la que la suma de sensibilidad y especificidad fue máxima (Albert & Harris 1987, Zweig & Campbell 1993). Finalmente, elaboramos una matrix de confusión (Fielding & Bell 1997) y el estadístico de Cohen's Kappa fue calculado (Cohen 1960). Este estadístico objetivamente realiza una corrección del porcentajes de casos validados, debido al azar en la concordancia entre los casos observados y predichos por los modelos. Valores de Kappa entre 0.0-0.4 indican modelos de bajo poder de clasificación, valores entre 0.4-0.6, moderados, 0.6-0.8 buenos y 0.8-1.0 casi perfectos (Landis & Koch 1977). Los modelos obtenidos fueron también comparados con una modificación del Criterio de Información Akaike's (AIC_c), válidos para situaciones con bajo tamaño de muestra en relación con el número de parámetros estimados por los modelos (Fernández et al. 2003, Burnham & Anderson 1998), y con tests de razones de verosimilitud (likelihood ratio test).

III. 8.2.4. Cartografía predictiva

Elaboramos cartografía predictiva incorporando el modelo topográfico, y el modelo elaborado con las variables de uso del suelo utilizando Sistemas de Información Geográfica con el programa Idrisi 3.2 para windows (Eastman 1997). Por conveniencia dividimos nuestra área de estudio en celdillas UTM de 3 x 3 km (900 ha), lo cual es un poco más de las 585 ha unidades de muestreo donde se midieron las variables incluidas en los modelos de regresión logística. Las variables incorporadas en los modelos finales muestran valores similares en ambas escalas ($R^2=0.986$ para MAXPEND y $R^2=0.987$ para ORIENT). La probabilidad de presencia fue calculada para cada celdilla UTM, estimando primero las variables predictivas, MAXPEND y ORIENT para el modelo topográfico y PASTIZAL para el modelo de usos del suelo. Las imágenes predichas fueron finalmente clasificadas como 1 (presencia) si la probabilidad predicha estaba por encima del punto de corte de $Z=0.5$ ó 0 (ausencia) si la probabilidad predicha estuvo por debajo de este punto de corte. Inicialmente, se asignó un valor de 0 (ausencia) a aquellas celdillas UTM localizadas en las zonas de reproducción, ya que estas áreas no son utilizadas por las águilas jóvenes como zonas de asentamiento temporal.

III. 8. 3. RESULTADOS.

Las zonas de asentamiento temporal tienen una topografía más irregular (una mayor pendiente máxima y media) de lo que podríamos esperar dentro del hábitat disponible. Además, las pendientes encontradas en las zonas de asentamiento temporal estuvieron preferiblemente orientadas en una dirección sudeste (rango: 109.8°-158.9°, n=11), comparadas con la orientación de las pendientes encontradas en las zonas escogidas al azar, las cuales no estaban orientadas hacia ninguna zona de preferencia (rango: 0.95°-194.5°, n=11) (Tabla 2). Las áreas de asentamiento temporal se caracterizaban, también, por tener un mayor porcentaje de matorral y pastizal en las áreas circulares de muestreo, en comparación con las zonas escogidas al azar. Las águilas inmaduras prefieren aquellos hábitats con un mayor porcentaje de superficie ocupados por ecótonos. Así, las áreas de asentamiento presentaban un mayor porcentaje de superficie ocupada por los ecótonos entre cultivos de secano y pastizales, y entre el matorral con pastizal (Tabla 2). Las zonas de asentamiento estaban situadas más lejos de pueblos y carreteras que las zonas escogidas al azar, lo que indicaba un alejamiento de zonas humanizadas.

El modelo topográfico y el de usos del suelo, fueron altamente significativos ($P < 0.0001$). El modelo construido con las variables relacionadas con las molestias humanas fue también significativo, pero con una menor probabilidad ($P = 0.008$). Los tres modelos difirieron en el número de variables incluidas y en sus resultados. El modelo topográfico incorporó como variables predictivas la pendiente máxima y la interacción de la orientación de las pendientes con la pendiente máxima (Tabla 3). Por lo tanto, tal como sugieren los análisis univariantes, las águilas inmaduras prefieren zonas con una topografía irregular orientadas preferentemente hacia el sudeste. Los valores de Cohen's Kappa indicaron un buen resultado para este modelo (Tabla 6).

El modelo construido con las variables de usos del suelo incorporó solamente el porcentaje de pastizal dentro del área circular de muestreo, como única variable independiente (Tabla 4). El modelo topográfico explicaba un mayor cambio en la devianza del modelo nulo, que el modelo de usos del suelo. Sin embargo, el primero no fue estadísticamente mejor que el segundo ($\chi^2 = 2.11$, $P > 0.1$). Así, el modelo de usos del suelo mostró el valor más bajo del Criterio de Información de Akaike's (AIC_c), lo que sugiere que es mejor que el modelo construido con las variables topográficas. El resultado obtenido por el modelo de usos del suelo fue el mejor de todos, tal como indica los valores de Cohen's Kappa, obtenido utilizando una estrategia de partición de datos. Utilizando validación cruzada para evaluar los modelos, el valor de Cohen's Kappa más alto fue el obtenido para el modelo topográfico (Tabla 6).

Tabla 2. Comparación entre las 19 macrovariables utilizadas para cuantificar las 11 zonas de asentamiento temporal y las 11 zonas elegidas al azar en hábitat de dispersión disponible para jóvenes de Águila perdicera (sur de España). La tabla muestra la significación del estadístico Wilcoxon rank-sum con test de corrección para las diferencias entre las medias. ^R Las diferencias en la orientación fue comprobada con test de Rayleigh's. ^W Rank sum statistics. *P<0.05, **P<0.01, ***P<0.001. Ver Tabla 1 para los códigos de las variables.

	Zonas de asentamientos		Zonas al azar		Z	P
	Media	±SD	Media	±SD		
Variables topográficas						
MINALT	63.72	34.16	98.09	68.20	0.98	0.32
MAXALT	162.72	44.66	146.8	88.09	-0.09	0.92
MEDIAALT	101.45	34.91	117.61	76.78	135 ^W	0.6
MAXPEND	70.21	19.13	24.76	22.51	5.75	<0.00001***
MEDIAPEND	9.44	3.48	3.64	3.96	3.92	0.0001***
ORIENT	139.0	14.97	97.76	68.12	10.35 ^R	<0.001**
Variables de usos del suelo						
NIRRIGA	62.08	34.06	78.93	38.11	1.84	0.06
SECANO	0.12	0.41	17.48	37.09	1.52	0.12
BOSQUE	0.05	0.14	0.00	0.01	-0.66	0.50
SCRUB	4.33	6.39	0.02	0.09	-2.83	0.01**
PASTIZAL	27.96	25.35	0.92	2.06	-3.17	0.001**
SEC-MAT	8.72	14.35	3.06	9.15	1.84	0.06
NIRRIGA-PAS	30.77	20.89	3.47	7.75	-3.27	0.001**
SEC-REG	0.25	0.82	3.93	8.11	1.12	0.26
MAT-PAS	15.90	21.15	1.06	3.00	-2.54	0.01**
Molestias humanas						
URB	0.18	0.44	0.20	0.56	-1.71	0.08
DURBAN	6659.4	2011.3	4372.3	2347.8	94 ^W	0.03*
DCARRETERA	2226.3	926.1	1262.0	955.6	93 ^W	0.02*
DELPOW	2835.8	1679.4	6338.7	6916.6	0.32	0.74

El modelo construido a partir de las variables relacionadas con las molestias humanas tuvo una capacidad predictiva mucho menor que el modelo topográfico o el modelo de usos del suelo. Este modelo incorporó dos variables explicativas en el modelo final (Tabla 5). Los valores de Cohen's Kappa obtenidos, utilizando bien validación cruzada o estrategia de partición de datos, fueron moderados. Este modelo, además, mostró el valor más alto del Criterio de Información de Akaike's (AIC_c), lo que significa que era el modelo menos preferido de todos los modelos comparados. Las variables incorporadas en los modelos finales mostraron una correlación baja ($r < 0.3$), y no se pudo construir un modelo mejor, considerando todas las variables relacionadas con la topografía, los usos del suelo o las molestias humanas en un único modelo.

En la figura 2 se muestra la cartografía predictiva. El modelo de usos del suelo, clasificaba como presencias el 21.83% de las cuadrículas UTM consideradas. Por tanto indicando que en el área de estudio existen 2961 km² de hábitat apropiado para las águilas inmaduras. El modelo topográfico clasificó el 50.23% de las celdillas UTM como presencias, que se correspondía con 13.563 km² de hábitat apropiado.

III. 8. 4. DISCUSION.

Los resultados obtenidos muestran que los individuos juveniles selecciona hábitats relacionados con las características topográficas, los usos del suelo y las molestias humanas, durante la dispersión. La pendiente máxima dentro del área circular resultó predecir muy bien la presencia de jóvenes en áreas de asentamiento temporal o la ausencia de estos en las zonas escogidas al azar. Esta variable está correlacionada directamente con la pendiente media dentro del círculo, y ambas indican la irregularidad del terreno (Carrete 2002). En esta especie, los individuos reproductores (Balbontín et al. 2000), como en otras rapaces rupícolas, como el Águila real *Aquila Chrysaetos* (Carrete et al. 2000), seleccionan hábitats con pendientes más pronunciadas que la esperada por la disponibilidad. Para un ave de presa que nidifique en cortados, cabe esperar la preferencia de zonas de reproducción con topografía irregular, ya que la pendiente se encuentra relacionada con la disponibilidad de cortados. Los individuos juveniles, opuestamente a lo esperado para los individuos reproductores, pasan la mayor parte del tiempo alejados de las zonas de reproducción, en zonas situadas a más baja altitud, donde no existen cortados apropiados para la reproducción. Por lo tanto, los jóvenes no encontraran esa ventaja (disponibilidad de cortados), en las zonas de dispersión. Sin embargo, es posible que encuentren otras ventajas, como por ejemplo, un incremento en la eficacia de caza debido a un ahorro de la energía necesaria para el desarrollo del vuelo. Así, encontramos un efecto

significativo en la interacción entre la pendiente y la orientación. En las zonas de asentamiento, las pendientes dominantes estaban orientadas hacia el sudeste. En el hemisferio norte, durante la mañana, el aire se calienta y asciende por las laderas orientadas al sur. Durante la noche, ocurre el efecto contrario. Por lo tanto, las águilas jóvenes deben de preferir áreas de asentamiento con dominio de pendientes orientadas hacia el sur, sudeste, ya que de esta forma pueden ahorrar energía durante los vuelos de caza.

Ontiveros (1999), ha encontrado que los territorios seleccionados por los individuos adultos de Águila perdicera se caracterizaban por presentar pendientes más pronunciadas, comparadas con el hábitat disponible. Además, este autor encontró que los sitios donde eran ubicados los nidos estaban orientados preferentemente hacia el sudeste (media 120°), y que el éxito reproductor fue mayor en los territorios orientados en esta dirección preferente. (Ontiveros 1999). Por lo tanto, en éste ave de presa, la irregularidad del terreno y la orientación de las laderas, parecen ser factores que influyen en la selección de hábitat, tanto en los individuos reproductores como por los individuos juveniles para la elección de lugares de asentamiento temporal en las áreas de dispersión. Este águila, además, se caracteriza por tener una razón baja de “wing aspect” (Janes 1984, Parrellada 1984), lo que probablemente hace que este águila sea más dependiente de las corrientes de aires que otras aves de presa.

Las águilas inmaduras también seleccionan hábitats con un porcentaje de pastizal y matorral más alto que el esperado en hábitat disponible. El conejo *Oryctolagus cuniculus* es la presa principal consumida por este águila (Gil-Sánchez et al. 1994). Esta especie presa es muy común en zonas con matorral y pastizal en la Península Ibérica (Moreno & Villafuerte 1995, Palomares & Delibes 1997). Los pastizales son zonas abiertas que permiten una fácil detección y un alto éxito de caza de los depredadores (Tjernberg 1983, Marzluff et al. 1997, McGrady et al. 1997). Por lo tanto, las águilas perdiceras inmaduras seleccionan hábitats que son ricos en abundancia en su principal presa, y abiertos donde la presa es fácil de detectar y capturar. Las Águilas perdiceras reproductoras también seleccionan hábitats con un alto porcentaje de matorral y pastizal (Balbontín et al. 2000). Por lo tanto, las características del hábitat seleccionado por los individuos reproductores son las mismas, que las seleccionadas por los individuos en dispersión.

Tabla 3. Tabla de devianza para el modelo de presencia / ausencia, utilizando las variables topográficas como variables explicativas, en áreas de asentamiento temporal y en zonas escogidas al azar en hábitat disponible para jóvenes de Águilas perdiceras en el sur de España.

Término	Coeficiente	SE	Residual al df	Cambio en df	Residual deviance	Cambio en deviance	P
Null			21		30.498		
Intercept	-6.211692	3.1750					
MAXPEND	0.247377	0.1336			14.584	-15.914	0.000065
MAXPENDxORI ENT	-0.000833	0.0005			12.047	-2.537	0.0564

Tabla 4. Tabla de devianza para el modelo de usos del suelo explicando la presencia/ausencia de jóvenes de Águila perdicera en las zonas de dispersión

Termino	Coeficiente	SE	Residual df	Cambio en df	Residual devianza	Cambio en devianza	P
Null			21		30.498		
Intercept	-1.828031	0.8208					
PASTIZAL	0.3371751	0.1520	20	-1	14.160	-16.338	0.000238

Tabla 5. Tabla de devianza para el modelo que incorporó como variables explicativas aquellas relacionadas con las molestias humanas, explicando la presencia/ausencia de jóvenes de Águila perdicera. En las zonas de dispersión

Término	Coefficiente	SE	Residual df	Cambio en df	Residual devianza	Cambio en devianza	P
Null			21		30.498		
Intercept	-4.901515	2.3392					
DURBAN	0.0005023	0.0002			24.936	-5.561	0.022
DCARRETE RA	0.00115239	0.0006			20.927	-4.009	0.048

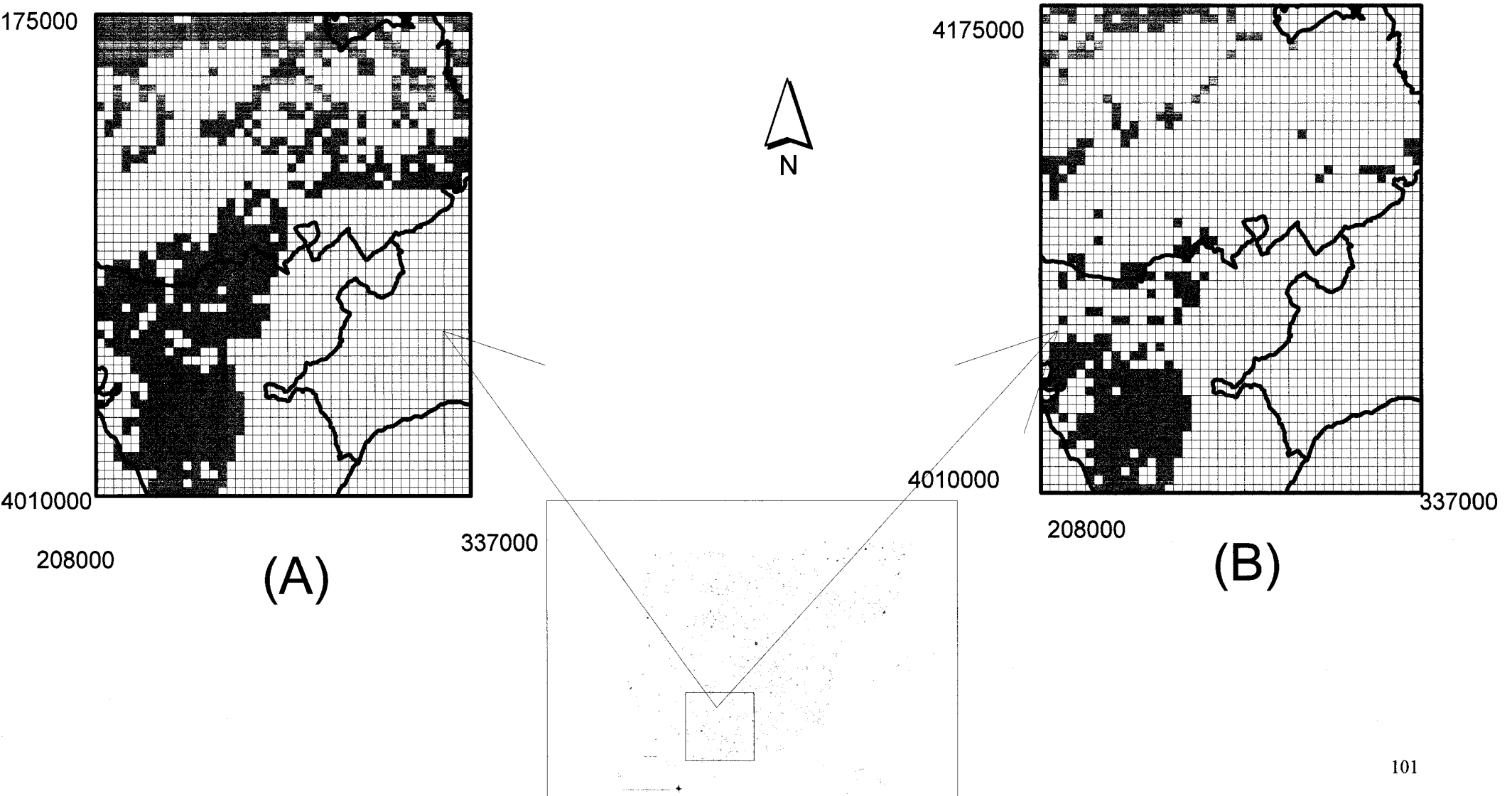
Las variables relacionadas con la superficie ocupada por los ecótonos o zonas de contacto entre dos hábitats diferentes, fueron también seleccionados positivamente por las águilas inmaduras. Los ecótonos pueden ser considerados buenas zonas de alimentación para las rapaces (Sánchez-Zapata & Calvo 1999, Carrete et al. 2000) y otros depredadores del conejo (Fernández et al. 2003). En este tipo de hábitat, el conejo encuentra refugio en uno de los "patches" y comida en el otro, alcanzando las densidades más altas (Lombardi et al. 2003). Los ecótonos fueron seleccionados positivamente por cuatro especies de rapaces forestales en hábitats mediterráneos semiáridos (Sánchez-Zapata & Calvo 1999). En el área mediterránea, el Águila real, que también depreda sobre el conejo, prefiere hábitats de reproducción con un alto porcentaje de ecótonos y matorral en celdillas de 9 km² (Carrete et al. 2000). Aunque cerca del 70% del hábitat disponible para los jóvenes de Águilas perdiceras, esta formado por cultivos de secano, lo que indica, que éstos frecuentan regiones humanizadas. Nuestros resultados indican, sin embargo, que las águilas jóvenes se asientan más lejos de carreteras y núcleos urbanos de lo esperado.

Tabla 6. Evaluación de los tres modelos de selección de hábitat utilizando como variables explicativas, aquellas relacionadas con el uso del suelo, la topografía y las molestias humanas. Se muestra el estadístico Cohen's Kappa (\pm s.e.) y el porcentaje de casos bien clasificados (%CC). También se muestra el Criterio de Información de Akaike's (AIC) y el % de devianza explicado por los tres modelos evaluados.

	Modelo usos del suelo		Modelo topográfico		Modelo molestias humanas
	Kappa	% C.C.	Kappa	% C.C.	Kappa
Validación cruzada	0.72 \pm 0.14	81.8	0.81 \pm 0.12	90.9	0.45 \pm 0.18
Partición de datos	0.71 \pm 0.001	85.9	0.62 \pm 0.001	81.3	0.29 \pm 0.001
AIC _c	13.958		17.415		26.295
% devianza explicada	60.5		53.5		31.4

Mañosa et al. (1998) ha estudiado en Cataluña (norte de España), la selección de hábitats de los juveniles de Águila perdicera. Estos autores, encontraron que los juveniles seleccionaban zonas con una abundancia alta de conejos y perdices. Además, encontraron que la proporción de hábitat compuesto por matorral bajo y pastizal era significativamente mayor en las zonas donde este águila estaba presente comparadas con las zonas en las que estaba ausente (Mañosa et al. 1998). Sin embargo, en este trabajo, los autores no encontraron diferencias en las características topográficas entre las zonas ocupadas y no ocupadas en las áreas de dispersión.

Figura 2. Cartografía predictiva utilizando el modelo topográfico (A) y el modelo de usos del suelo (B). Las celdillas UTM blancas 3 x 3 km representan la predicción de una ausencia y las celdillas UTM grises 3 x 3 km representan una predicción de una presencia para inmaduros de Águila perdicera en el sur de España.



Pensamos que las diferencias encontradas entre este estudio y el de Mañosa y colaboradores, con respecto a las características topográficas del terreno, puede deberse a la diferente metodología empleada en ambos estudios. Nosotros basamos nuestro estudio en el marcaje con emisor de las jóvenes águilas y determinamos las zonas más frecuentemente utilizadas, sin embargo, en el estudio llevado a cabo en el norte de España, se realizaron censos o conteos de jóvenes en transectos recorridos en coche. En nuestro estudio las águilas se consideraron ausentes en las zonas que no eran utilizadas intensivamente. Sin embargo, Mañosa et al. (1998) consideraron que las águilas estaban ausentes en todas las cuadrículas UTM en las que no observaron juveniles durante la realización de los transectos en coche, lo cual puede explicar algunas de las diferencias encontradas entre ambos estudios.

Para finalizar, resaltar que teniendo disponible cartografía digital de los usos coberturas del suelo o de un Modelo Digital del Terreno (DTM), de un área determinada, la utilización de Sistemas de Información Geográfica, junto con las herramientas proporcionadas por los modelos lineales generalizados, pueden ser muy útiles para la elaboración de cartografía predictiva, con información acerca de la probabilidad de que un hábitat pueda ser o no ocupado por jóvenes de Águila perdicera durante la dispersión. Estos modelos pueden ser extrapolados a otras áreas potenciales que los juveniles podrían utilizar, con el objetivo de diseñar estrategias de conservación dirigidas a reducir los riesgos de mortalidad que puedan tener las águilas en estas zonas (i.e., electrocución en tendidos eléctricos) o para manejar el hábitat con el fin de favorecer la persistencia en Europa de esta especie amenazada.

IV. CONCLUSIONES

- (1) La población de Águilas perdiceras en Andalucía está estable. El número de territorios de reproducción ocupados no ha variado en los últimos 10 años. Sin embargo, es un hecho preocupante que la natalidad ha disminuido entre los años 1996 y el año 2000, debido a un aumento de individuos que adelantan la edad de la primera reproducción. El aumento de inmaduros en las cohortes reproductoras se debe a un aumento en la tasa de mortalidad adulta. Este incremento en la mortalidad adulta ha permitido que se generen huecos vacíos en las áreas de reproducción, que son aprovechados por los inmaduros para iniciar de forma más temprana la reproducción.
- (2) La monitorización de individuos con plumaje de no adulto en la población reproductora se revela como una herramienta eficaz en Biología de la Conservación. En aves de larga vida con maduración sexual retardada esta variable nos puede servir para predecir cambios en la tendencia de crecimiento de las poblaciones, debido a que la tasa de incorporación de inmaduros en la población reproductora está relacionada con dos parámetros demográficos sumamente importantes, como son: La tasa de supervivencia adulta y la tasa de natalidad.
- (3) Los territorios de reproducción difieren en sus probabilidades de incorporación de individuos inmaduros como reproductores. Tan solo en un 25% de los territorios de reproducción se detectaron, en alguno de los años prospectados, la presencia de individuos no adultos formando parte de parejas reproductoras. Estos territorios presentaban niveles de natalidad más bajos y una variación de la tasa de natalidad mayor.
- (4) Los individuos no adultos se reproducen menos eficientemente que los individuos adultos. Esto es debido probablemente a su inexperiencia en desempeñar las tareas reproductoras. Además, los individuos no adultos se ven relegados a territorios de más baja calidad, más cercanos a zonas de influencia humana y más alejados a zonas abiertas, apropiadas para la caza.
- (5) Las áreas natales difieren en sus probabilidades de reproducción esperada. El territorio tiene un efecto significativo sobre la natalidad, una vez que se corrige por los efectos del año y la edad. Por lo tanto las zonas de reproducción son heterogéneas, y difieren en cuanto a su calidad.
- (6) La condición física no se relaciona con la tasa de supervivencia al menos durante el primer año de vida, sin embargo, ésta, se encuentra relacionada con el

comportamiento que muestran las águilas jóvenes durante la dispersión. Las águilas jóvenes que presentan una buena condición física tienden a presentar un comportamiento con tendencia a ocupar zonas de asentamiento temporal durante su etapa juvenil. Por lo tanto, la condición física influye en otros aspectos de la vida posterior de los individuos y pudiera estar relacionada con la probabilidad de reclutamiento u otros aspectos de la historia de los ciclos de vida en esta especie.

- (7) Existe un conflicto de intereses (trade-off) entre el tamaño de puesta y la condición física de los pollos, al menos durante los años de malas condiciones climatológicas, como por ejemplo, la presencia de precipitaciones abundantes.
- (8) La persecución directa sobre individuos pertenecientes a la clase de edad adulta, elimina de manera no equitativa, y al azar, a individuos con diferente calidad fenotípica, cambiando la proporción de individuos de alta versus baja calidad fenotípica en las cohortes reproductoras y por lo tanto alterando la estructura genética de la población.
- (9) Los valores de referencia de parámetros bioquímicos en plasma en pollos, se encuentra dentro de los valores normales encontrados en otras especies de ave de presa estudiadas en la naturaleza.
- (10) Los pollos machos presentan niveles más altos de glucosa en plasma, probablemente debido a que éstos se encuentren sometidos a una demanda energética menor a la que se encuentran sometidas las hembras (de mayor tamaño), durante el periodo de crecimiento en el nido.
- (11) En esta especie, el periodo de dependencia tiene una duración similar a la encontrada en otras aves de presa. Encontramos variación interanual en la duración del periodo de dependencia. Los diferentes factores que analizamos no explicaron la variación encontrada en la duración del periodo de dependencia.
- (12) Hemos encontrado que existen dos tipos de comportamiento espacial diferentes durante el periodo de dispersión juvenil. Por un lado, algunos individuos presentan un comportamiento nómada y otros presentan un comportamiento con tendencia al asentamiento. Aunque nuestro tamaño de muestra fue pequeño, existe indicios de que estos dos patrones de comportamiento pueden estar relacionado con las diferentes habilidades competitivas de los individuos. (es decir, condición física).
- (13) El uso conjunto de la radio telemetría, los modelos de presencia/ausencia y los Sistemas de Información Geográficas (SIG), se revelan como herramientas adecuadas para conseguir cartografía de predicción de la presencia o de la ausencia de águilas jóvenes en las zonas de dispersión disponibles.

V. IMPLICACIONES EN EL MANEJO DE LA ESPECIE PARA SU CONSERVACIÓN.

- (1) Desarrollar planes de monitorización de las poblaciones, en los que se tomen los siguientes datos: ocupación de los territorios, edad de los individuos reproductores (adulto, no-adulto), productividad (pollos volados/pareja/año), manteniendo dichos planes en un periodo de tiempo prolongado.
- (2) Realizar un seguimiento con el objetivo de controlar en número de individuos inmaduros que se incorporan a la fracción reproductora de la población. Este seguimiento debería realizarse al menos en los tres próximos años. El objetivo es conocer si la tendencia al aumento de jóvenes reproductores se mantiene o se estabiliza en un futuro cercano.
- (3) Llevar a cabo un control en el número de territorios ocupados sólo por un individuo adulto. El objetivo sería conocer si el número de territorios con un solo individuos se estabiliza o por el contrario sigue aumentando en los próximos tres años.
- (4) Marcaje de individuos adultos en territorios de reproducción conflictivos, es decir en aquellas zonas en las que la tasa de ocupación por individuos no-adultos es alta. El objetivo de esta medida es averiguar, si existen territorios expuestos a una mayor persecución directa que otros. Se debe crear también un plan de vigilancia en dichos territorios.
- (5) Elaborar cartografía predictiva de presencia de zonas de asentamiento temporal de jóvenes durante la dispersión. Para ello, se puede utilizar el modelo desarrollado con las variables de usos del suelo expuesto en esta tesis. Validar estos modelos mediante visita directa a los lugares donde se prediga la presencia de la especie. En aquellas zonas con resultado positivo de presencia, inventariar y aplicar las medidas correctoras apropiadas en las líneas eléctricas de distribución y apoyos peligrosos, u otras medidas tendentes a reducir las causas de mortalidad pre-adulta..
- (6) Incrementar la superficie protegida para esta especie en zonas de reproducción y De dispersión con la categoría de Zona de Especial Protección para las Aves (Z.E.P.A.).
- (7) Inventariar los territorios de reproducción en Andalucía, con especial mención a aquellos que por sus características hayan sufrido eventos de pérdida de algunos de sus individuos reproductores, o aquellos cercanos a construcciones humanas; como autovías, presas, canteras, puentes, etc. o que muestren algún tipo de riesgo, como la presencia de tendidos eléctricos o zonas de caza problemáticas.

- (8) Identificar posibles fuentes y sumideros en la población reproductora, con el objeto de elaborar un plan de recuperación para Andalucía, identificando zonas donde sería más adecuado la protección del hábitat. Elaborar cartografía digital utilizando para ello parámetros demográficos dentro de territorios, como tasas de natalidad y mortalidad y distancias al vecino más cercano.
- (9) Limitar el tránsito de vehículos, senderismo, escalada, trabajos BOSQUEales o cualquier otra actividad humana que pudiera provocar el fracaso en la reproducción. Esta medida habría que llevarla a cabo sobre todo en el periodo de tiempo que va desde Enero hasta Junio (incubación, puesta, estancia de pollos en nido) que es la época más crítica de todo el periodo de reproducción, y a ser posible en la mayoría de los territorios o al menos en aquellos que soporten una mayor presión antrópica.
- (10) Continuar los estudios sobre dispersión juvenil en otras partes de Andalucía y en otras regiones españolas o europeas. Es importante coordinar y organizar todos los trabajos que contemplen el marcaje de pollos con radio emisores en Europa con el objetivo de sacar el mayor rendimiento posible a los datos recopilados e intentar averiguar cuales son las tasas de inmigración y emigración en las diferentes poblaciones, alargando para ello el periodo de estudio hasta al menos completar la fase de incorporación de los pollos a la fracción reproductora de las poblaciones estudiadas.
- (11) Evaluar la disponibilidad de zonas adecuadas de ser utilizadas como áreas de asentamiento temporal en el resto de la región andaluza. Comparar la disponibilidad de estas zonas con el resto de las provincias andaluzas.

VI. AGRADECIMIENTOS

En primer lugar, quiero agradecer a Guadalupe por el apoyo y el ánimo que me ha prestado en todo momento, durante todos estos años.

Agradezco a Miguel Ferrer por haber confiado en mi y por haberme dado la magnífica oportunidad de realizar una tesis doctoral en un tema tan apasionante, y en un lugar, donde es un lujo poder desarrollar este tipo de trabajo. También quiero agradecer a Vincenzo Penteriani, por estar siempre dispuesto a la colaboración y por la ayuda que me ha prestado en todo momento.

La elaboración de esta tesis doctoral ha sido financiada por La Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía, englobada dentro del proyecto *“El Águila perdicera en Andalucía: situación actual y tendencias en las áreas de reproducción y de dispersión juvenil”*, incluido en el convenio suscrito entre la Junta de Andalucía y el

C.S.I.C., para el desarrollo de planes de recuperación y conservación de especies de fauna amenazada en Andalucía.

Para la obtención de información en los territorios de reproducción contamos con la ayuda desinteresada de los siguientes grupos de personas que han cedido su tiempo y dedicación al seguimiento y control de los territorios de Águila Perdicera:

En la provincia de Cádiz intervinieron:

Coordinador: José Ramón Benitez

José Luis Paz de la Rocha

Olegario del Junco

Manuel Barcell

En Almería:

Coordinador: Juan Manrique Rodríguez

Grupo de Trabajo:

José Bayo Valdivia

Manuel Sánchez Ortega

Rafael García Sánchez

José Manuel Miralles García

Enrique López Carrique

Juan Carlos Gutiérrez Buendía

Francisco Alejandro Ruiz Avilés

José Antonio Sánchez Pérez

Antonio Sariego

Miguel Angel Padilla Saez

Pedro López Acosta

Angel Montalban

Juan Motos.

Por la Provincia de Córdoba:

Coordinador: Enrique Luque Romero

Grupo de Trabajo:

Yago Miranda Arroyo

Jaime Martín Yllanes

Elena Córdoba Boge

Isabel María Luque Romero

Ignacio Romero Mora

En Granada:

Coordinador: José María Gil-Sánchez

Grupo de trabajo:

Gerardo Valenzuela Serrano

Francisco Molino Garrido

Marcos Moleón Paiz

José Francisco Sánchez Clemot

Jesús Bautista López

Manuel Otero

Otras colaboraciones: Diego Ontiveros

En Jaén:

Coordinador: Agustín Madero

Grupo de Trabajo:

Pedro Antonio Jódar

José Rico

Especialmente agradezco a José Ramón Benitez que dedicara muchos fines de semana a mostrarnos donde estaban ubicados los territorios de cría en la provincia de Cádiz. Gracias a José Luis Paz de la Rocha que nos enseñó los territorios de Grazalema. Olegario del Junco y Manuel Barcell nos ayudaron al conocimiento de esta especie en el sur de Andalucía. En el resto de las provincias, han sido muchas las personas que han colaborado en este proyecto. Muchas gracias a todos. Juan Manrique y Pedro Antonio Jódar, junto con las personas que aparecen en la lista de arriba, controlaron los territorios de Almería y las Sierras del Sur de Jaén. Los dos, me recibieron amablemente en sendos viajes a Jaén y Almería. Enrique Luque realizó la coordinación del grupo que trabajo en la provincia de Córdoba y realizó el marcaje de algunos pollos. Por supuesto agradecer al resto de los coordinadores y las personas que recopilaban desinteresadamente datos sobre la ocupación de los territorios, edad de los individuos reproductores y el éxito reproductor de muchas zonas de Andalucía. A José Antonio Gil García le agradezco su interés y el esfuerzo dedicado a la recopilación de datos sobre las jóvenes águilas una vez estas salían fuera de sus zonas de cría

Eduardo Minguez, comenzó el desarrollo de este proyecto y al le debemos que toda la información recopilada en el primer año se deba a su trabajo. Rosa Correa, Juan Cuesta, Vivian Siebering, Carlos Aguilar, Guadalupe Moreno, José Ayala, Eva Casado, Rosa Rodríguez, Benjamín, Javier Troncoso, Ernesto Sáez han participado en la toma de datos de campo. Carlos Alonso-Alvarez y Cristina Fernández Vega nos han ayudado con los análisis de las muestras de sangre de los pollos. Fernando Recio

y el personal del laboratorio del Hospital de Valme, amablemente nos permitieron utilizar los analizadores y todo el equipo necesario para los análisis bioquímicos. Zine Arhzaf nos permitió el acceso a los pollos mantenidos en cautividad en Marruecos. Muchas gracias a Hugo Le Franc, Eva Casado y Eduardo Minguez que participaron en el viaje a Marruecos para la toma de muestras de sangre de estos pollos. Emilio Calvo, alpinista de Sevilla nos ayudó a la captura de los pollos (ya casi águilas) en sus nidos correspondientes.

Agradecemos la colaboración prestada por Antonio Ortiz y al personal del Servicio Cartográfico de la Consejería de Medio Ambiente de la Junta de Andalucía por cedernos la cartografía referente a las coberturas de Usos del Suelo y el Modelo Digital del Terreno. La Confederación Hidrográfica del Guadalquivir, nos permitió utilizar una de las casas del Pantano de los Hurones. Gracias a Ignacio Infante y a Fernando Blanco por su hospitalidad y acogida en este poblado de tan sólo 11 habitantes. Queremos agradecer también a algunos de los encargados de algunas fincas de Cádiz, especialmente a Paco Mangas y a Bernardo por facilitarnos el acceso a sus fincas. Los Agentes de Medio Ambiente de la Consejería colaboraron amablemente y nos acompañaron a las visitas de muchos de los territorios. Gracias especialmente a Alfonso que nos acompañó en todas las visitas a uno de los territorios ubicado en su zona de trabajo, y a José María Cabezas por su colaboración y la ayuda prestada para poder acceder a muchas de las fincas de la provincia de Cádiz.

Queremos también agradecer la colaboración prestada por Manolo Barcell, Iñigo Sánchez y los veterinarios del Zoo de Jerez que recuperaron y nos ayudaron a la suelta de algunas águilas jóvenes que ingresaron en el Centro de Recuperación de Aves Rapaces del Zoo.

Gracias a Enrique Collado por el programa para hacer las triangulaciones que nos permitió obtener las localizaciones de los jóvenes radio-marcados y por resolver muchos de los problemas con los ordenadores. Carlos Melian nos ayudó en la realización de un Script en Matlab para calcular con técnicas de re-muestreo la correlación entre no hermanos en la duración del período de dependencia. Mi hermano gemelo, Juan, escribió una aplicación en Visual Basic para la creación de ficheros vectoriales en formato Idrisi y otra en matlab para la evaluación de los modelos GLM con técnicas de partición de datos. A Fernanda Moreno le agradezco su ayuda con la estadística. José Luis Dorado me ayudó en la realización y acabado de muchas de las figuras que aparecen en esta tesis. A Conchita Valle le agradezco su inestimable ayuda por realizar las fotocopias de muchos de los artículos y bibliografía utilizada en esta tesis.

Muchas son las personas que directa o indirectamente han participado en este trabajo. José Miguel Arroyo hizo los análisis de sexado molecular. Agradezco, también la colaboración del resto del personal del laboratorio de la E.B.D. por su ayuda prestada.

Néstor Fernández, Javier Seoane, Javier Bustamante, Ramón Soriguer, David Serrano, Eloy Revilla, Juan Manuel Grande, Carlos Rodríguez, Elena Angulo, Guyonnes Janss, Martina Carrete, José Antonio Donázar, Roger Jovani, José Luis Tella, Andy Green, José María Fedriani, Manuela Forero, José Sarasola, Juan Quetglas, Manuela de Lucas, Ricardo Díaz-Delgado; que me ayudaron con la estadística, los programas informáticos, las referencias bibliográficas, los Sistemas de Información Geográfica, la importación y exportación de archivos problemáticos, y en fin, en muchos de los problemas que van surgiendo día a día y que son muchos más fáciles y rápidos de resolver con una ayuda oportuna.

Por último agradecer, a Fabrizio Sergio, Will Cresswell, Warketin, Phil Whitfield, Mick Marquiss, Edward de Reus, Mathew Perry, B. N. K. Davis y a varios revisores anónimos por revisar y mejorar notablemente las primeras versiones de los diferentes trabajos presentados en esta tesis.

VII. BIBLIOGRAFIA

Adamcik, R.S., Todd, A.W. & Keith, L.B. 1979. Demographic and dietary responses of red-tailed hawks during a snowshoe hare decline. *Canadian Field Naturalist* **93**: 16-27.

Albert, A. and E. K. Harris. 1987. *Multivariate interpretation of clinical laboratory data.* Marcel Dekker, New York. NY.

Alcantára, M., Ferreiro, E., Gardiazábal, A. 2001. Dispersal of young Bonelli's Eagle *Hieraaetus fasciatus*: First results by satellite telemetry (LIFE project B4-3200/97/252 Conservation plan of Bonelli's Eagle In Sierra de Guara, Huesca, Aragón. 4th Eurasian Congress of Raptors. Seville, Spain Estación Biológica de Doñana. Raptor Research Foundation

Alerstam, T. & Högstedt, G. 1984. How important is clutch size dependent adult mortality?. *Oikos* **43**: 253-254.

Alonso-Alvarez, C. & Ferrer, M. 2001. A biochemical study about fasting, subfeeding and recovery processes in yellow-legged gulls. *Physiological and Biochemical Zoology* **74**:703-713.

Angulo, E. 2003. Factores que afectan a la distribución y abundancia del conejo en Andalucía. PhD. Thesis. Universidad Complutense. Madrid. España.

- Ankney, C.D. & MacInnes, C.D.** 1978. Nutrient reserve and reproductive performance of female Lesser Snow Geese. *Auk* **95**: 459-471.
- Amos, B.** 1996. Levels of genetic variability in cetacean populations have probably changed little as a result of human activities. Report International Whaling Commission 46: 657-658.
- Arroyo, B., Ferreiro, E. & Garza, V.** 1990. Inventario de la población Española de Águila Perdicera *Hieraaetus fasciatus* y sus áreas de cría. ICONA. Madrid.
- Arroyo, B., Ferreiro, E. & Garza, V.** 1998. Causas de la regresión del Águila Perdicera *Hieraaetus fasciatus* en España Central. In Chancellor, R.D., Meyburg, B.-U. & Ferrero, J.J. (eds.) *Holarctic Birds of Prey*: 291-304. ADENEX-WWGBP.
- Arroyo, B. E.** 1995. *Breeding ecology and nest dispersion in the Montagu's Harrier (Circus Pygargus) in central Spain. PhD. Thesis.* Oxford University, U.K.
- Askenmo, C.** 1982. Clutch size flexibility in the Pied Flycatcher (*Ficedula hypoleuca*). *Ardea* **70**: 189-196.
- Arcese, P.** 1989. Intrasexual competition, mating system and natal dispersal in song sparrow. *Anim. Behav.* **38**: 958-979.
- Babcock, K.W.** 1995. Home-range and habitat use of breeding Swainson's hawks in the Sacramento Valley of California. *J. Raptor Res.* **29**: 193-197.
- Balbontín, J., Penteriani, V. & Ferrer, M.** 2000. *El águila perdicera en Andalucía: situación actual y tendencias en las áreas de reproducción y de dispersión juvenil.* Sevilla: CSIC/Junta de Andalucía.
- Balbontín, J., Penteriani, V. & Ferrer, M.** 2003. Variations in the age of mates as an early warning signal of changes in population trends? The case of Bonelli's eagle in Andalusia. *Biol. Cons.* **109**, 417-423
- Balbontín, J. & Ferrer, M.** 2002. Plasma chemistry reference values in free-living Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus* nestlings. *J. Raptor Res.* **36(3)**: 231-235.
- Baranyi, C., Gollman, G. and Bobin, M.** 1997. Genetic and morphological variability in roach (*Rutilus rutilus*), from Austria. *Hydrobiologia* 350: 13-23.
- Bautista, J., Román, A., Jiménez, Luque, J.L. and Fernández, F.** 2003. Málaga Principal santuario Ibérico para el águila perdicera, *Quercus*, **204**: 18-22.
- Becher, S.A. and Griffiths, R.** 1998. Genetic differentiation among local populations of the European hedgehog (*Erinaceus europaeus*) in mosaic habitats. *Molecular Ecology* **7**: 1599-1604.
- Bell, D.J. and D.M. Freeman.** 1971. *Physiology and biochemistry of the domestic fowl.* Vol. 2. Academic Press, New York, NY U.S.A.
- Beltrán, J. F.** 1991. Temporal abundance pattern of the wild rabbit in Doñana. SW Spain. *Mammalia*, **55**, 591-599.

- Bennetts, R.E., Nichols, J.D., Lebreton, J.D., Pradel, R., Hines, J.E., Kitchens, W.M.** 2001. *Methods for estimating dispersal probabilities and related parameters using marked animals. Chapter 1. In Dispersal: Clobert, J., Danchin, E., Dhont, A.A., Nichols, J.D.* 2001. *Dispersal*. Oxford University Press. Oxford. England.
- Bennington, C.C. & Thayne, W.V.** 1994. Use and misuse of mixed models analysis of variance in ecological studies. *Ecology* 75(3): 717-722.
- Benton, T.G., Grant, A.** 1996. How to keep fit in the real world: elasticity analyses and selection pressures on life histories in a variable environment. *American Naturalist*, 147, 115-139.
- Bezzel, E. and Fünfstück, H.-J.** 1994. Brutbiologie und Populationsdynamik des Steinadlers *Aquila chrysaetos* im Werdenfelser Land/Oberbayern. *Acta Ornithologica* 3:5-32.
- Blondel, J., Pradel, R., Lebreton, J.D.** 1992. Low fecundity insular blue tits do not survive better as adult than high fecundity mainland ones. *Journal of Animal Ecology*, 61, 205-213.
- Boekelheide, R.J. & Ainley, D.G.** 1989. Age, resource availability, and breeding effort in Brandt's cormorant. *Auk* 106: 389-401.
- Boismenu, C., Gauthier, G. & Larrochelle, J.** 1992. Physiology of prolonged fasting in greater snow geese *Chen Caerulescens atlantica*. *Auk* 109: 511-521.
- Boutin, S.** 1984. Effect of late winter food addition on numbers and movements of snowshoe hares. *Oecologia* 62:393-400.
- Bowman, T.D., Schempf, P.F. and Bernatowicz, J.A.** 1995. Bald Eagle survival and population dynamics in Alaska after Exxon Valdez oil spill. *Journal of Wildlife Management* 59: 317-324
- Bradbury, R. B., Kyrkos, A., Morris, A. J., Clark, S. C., Perkins, A. J. and J. D. Wilson.** 2000. Habitat selection and breeding success of yellowhammers on lowland farmland. *Journal of Apply Ecology*, 37, 789-805.
- Brook, B.W., O'Grady, J.J., Chapman, A.P., Burgman, M.A., Akçakaya, H.R. and Frankham, R.** 2000. Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature* 404: 385-387.
- Broomer, J.E., Pietiäinen, H., Kolunen, H.** 1998. The effect of age at first breeding on Ural owl lifetime reproductive success and fitness under cyclic food conditions. *Journal of Animal Ecology*, 67, 359-369.
- Brown, D.** 1975 A test of randomness of nest spacing. *Wildfowl*, 26, 102-103.
- Brown, L.H. and Pommery, D.E.** 1984. The age structure of populations of wild birds in tropical Africa as demonstrated by plumage characters and marking techniques. *Proceedings V Pan-African Ornithological Congress*: 97-119.

- Brugère-Picoux J., H. Brugere, L. Basset, N. Sayad, J. Vaast, and J.M. Michaux.** 1987. Biochemie Clinique en pathologie aviaire. Intérêt et limites des dosages enzymatiques chez la paule. *Recl Méd. Vét.* 163:1091--1099.
- Bryant, D.M.** 1979. Reproductive costs in the House martin (*Delichon urbica*). *J. Anim. Ecol.* 48: 655-675
- Bryant, D.M. & Gardiner, A.** 1979. Energetics o growth in House martins (*Delichon urbica*). *J. Zool.* 189: 275-304.
- Buckland, S. T. And D. A. Elston.** 1993. Empirical models for the spatial distribution of wildlife. *Journal of Apply Ecology*, 30, 478-495.
- Burnham, K. P. and D. R. Anderson.** 1998. Model selection and inference. A practical information-theoretic approach. Springer-Verlag, New York, USA.
- Bustamante, J, Hiraldo, F.** 1989. Post-fledging dependence period and maturation of flight skills in the Black Kite (*Milvus migrans*). *Bird Study*, 36:199-204.
- Bustamante, J, Hiraldo, F.** 1990. Factors influencing family rupture and parent-offspring conflict in the Black Kite *Milvus migrans*. *Ibis* 132:58-67.
- Bustamante, J.** 1993. Post-fledging period and development of flight and hunting behaviour in the Red Kite (*Milvus milvus*). *Bird Study* 40:181-188.
- Bustamante, J.** 1994. Behaviour of colonial Common kestrels (*Falco tinnunculus*) during the post-fledging dependence period in South-western Spain. *J. Raptor Res.* 28(2): 79-83.
- Cam, E. and Monnat, J.-Y.**2000. Apparent inferiority of first-time breeders in thekittiwake: the role of heterogeneity among age classes. *Journal of Animal Ecology* 69: 380-394.
- Bustamante, J. and A. Traviani.** 1993. Effect of keeping plasma frozen at -20°C on the concentration of blood metabolites. *Comp. Biochem. Physiol.* 106:661--664.
- Carrete, M., Sánchez-Zapata, J. A., and J. F. Calvo.** 2000. Breeding densities and habitat attributes of Golden Eagles in Southeastern Spain. *Journal of Raptor Research*, 34 (1), 48-52.
- Carrete, M.** 2002. El Aguila real y el Aguila perdicera en ambientes mediterráneos semiáridos: distribución, ocupación territorial, éxito reproductor y conservación. PhD. Thesis. Universidad de Murcia, Murcia, Spain.
- Casado, E., J. Balbontín, and M. Ferrer.** 2002. Plasma chemistry in Booted eagle (*Hieraaetus pennatus*) during breeding season. *Comp. Biochem. Physiol.* 131:233--241
- Catchpole, C.K. & Phillips, J.F.** 1992. Territory quality and reproductive success in the Dartford warbler *Sylvia undata* in Dorset, England. *Biol. Cons.* 61: 209-215.
- Caughley, G.** 1994. Directions in conservation biology. *J. Animal Ecology*, 63: 215-244.
- Cavé, A.J.** 1968. The breeding of the Kestrel, *Falco tinnunculus* L., in the reclaimed area Oostelijk Flevoland, Netherland. *J. Zool.* 18: 313-407.

- Charlesworth, B.** 1994. Evolution in age-structure populations (2nd edn). Cambridge University Press.
- Charnov, E.L. & Krebs, J.R.** 1974. On clutch size and fitness. *Ibis* **116**: 217-219
- Cherel, Y. & Le Maho, Y.** 1985. Five months of fasting in King penguin chicks: body mass loss and fuel metabolism. *Am. J. Physiol.* **249**: R387-R392.
- Cherel, Y., J.C. Stahl, and Y. Le Maho.** 1987. Ecology and physiology of fasting in King Penguin chicks. *Auk* **104**:254--262.
- Cherel, Y., Robin, J.P., El Maho, Y.** 1987. Physiology and biochemistry of long-term fasting in birds. *Can. J. Zool.* **66**: 159-166.
- Cheyland, G., Ravayrol, A., Cugnasse, J. M., Billet, J. M. and Julot,, C. H. R.** 1997. Dispersion juvénile de la population française d'Aquila de Bonelli. *Alauda*, **64 (4)**: 413-419
- Clark, P. J. & Evans, F. C.** 1979. Generalization of a nearest neighbour measure of dispersion for use in k dimensions. *Ecology*, **60 (2)**, 316-317.
- Clobert, J., Danchin, E., Dhont, A.A., Nichols, J.D.** 2001. *Dispersal*. Oxford University Press. Oxford. England
- Cody, M.L.** 1966. A general theory of clutch size. *Evolution* **20**: 174-184.
- Cohen, J.** 1960. A coefficient of agreement for nominal scales. *Educ. Psychol. Measur.*, **20**, 37-46.
- Collet, D.** 1991. Modelling binary data. Chapman and Hall. London, UK.
- Cooper, J.E., J.R. Needham, and N.C. Fox.** 1986. Bacteriological, haematological and clinical chemical studies in the Mauritius Kestrel (*Falco punctatus*). *Avian Pathol.* **15**:349--356.
- Coulson, J.C., Duncan, N. & Thomas, C.** 1982. Changes in the breeding biology of the Herring Gull (*Larus argentatus*) induced by reduction in the size and density of the colony. *J. Anim. Ecol.* **51**: 739-756.
- Cramp, S., Simmons, K. E. L.** 1980. Handbook of the birds of Europe, the Middle East and North Africa. - Vol. 2, Oxford University Press.
- Cugnasse, J. M.** 1984. L'Aigle de Bonelli (*Hieraaetus fasciatus*) en Languedoc-Roussillon. *Nos Oiseaux* **37**: 223-232.
- Curio, E.** 1983. Why do young birds reproduce less well? *Ibis* **125**: 400-404.
- Daan, S., Dijkstra, C., Drent, R. & Meijer, T.** 1989. Food supply and the annual timing of avian reproduction. Proceedings of the XIX International Ornithological Congress (Ed. H. Quillet).pp 392-407. Ottawa 1986.
- Danielson, B.J.** 1992. Habitat selection, interspecific interactions and landscape composition. *Evol. Ecol.* **6**: 399-411.
- Davis, J.W.F.** 1976. Breeding success and experience in the Arctic Skua, *Stercorarius parasiticus* (L.). *J. Anim. Ecol.* **45**: 531-535.

- Del Hoyo, J., Elliot, A. and J. Sargatal** (Eds). 1994. Handbook of the birds of the world. Vol. 2. New World Vultures to Guinea-fowl. Lynx Edicions, Barcelona, Spain.
- Desrochers, A. & Magrath, R.D.** 1993. Age-specific fecundity in European Blackbirds (*Turdus merula*): individual and population trends. *Auk* **110**: 255-263.
- DeSteven, D.** 1980. Clutch size, breeding success, and parental survival in the Tree swallow (*Iridoprocne bicolor*). *Evolution* **34**:278-291.
- Dhondt, A.A., Kempenaers, B. & Adriaensen, F.** 1992. Density-dependent clutch size caused by habitat heterogeneity. *J. Anim. Ecol.* **61**: 643-648.
- Dhondt, A.A., Adriaensen, F., Matthysen, E., Kempenaers, B.** 1990. Nonadaptive clutch size in tits. *Nature*, **348**, 723-725.
- Dixon, K. R. & Chapman, J. A.** 1980. Harmonic mean measure of animal activity areas. *Ecology*, **61** (5), 1040-1044.
- Dobado-Berrios, P. and M. Ferrer, M.** 1997. Age-related changes of plasma alkaline phosphatase and inorganic phosphorus, and late ossification of the cranial roof in the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti* C.L. Brehm, 1861). *Physiol. Zool.* **70**: 421--427.
- Dobado-Berrios, P., J.L. Tella, O. Ceballos, and J.A. Donazar.** 1998. Effects of age and captivity on plasma chemistry values of the Egyptian Vulture. *Condor* **100**:719--725.
- Dobado-Berrios, P., Alvarez, R. & A. Leiva.** 1998. El Aguila perdicera en la provincia de Córdoba. *Quercus*, **154**: 48-49.
- Donazar, J. A., Hiraldo, F. And J. Bustamante.** 1993. Factors influencing nest site selection, breeding density and breeding success in the bearded vulture (*Gypaetus barbatus*). *Journal of Apply Ecology*, **30**, 504-514.
- Donazar, J.A., Palacios, C.J., Gangoso, L., Ceballos, O., González, M.J. and Hiraldo, F.** 2002. Conservation status and limiting factors in the endangered population of Egyptian vulture (*Neophron percnopterus*) in the Canary Islands. *Biological Conservation*. **107**: 89-97.
- Eastman, J.R.** 1997. *Idrisi for Windows. User's Guide*. Clark University.
- Eisenhart, C.** 1947. The assumptions underlying the analysis of variance. *Biometrics* **3**:1-21.
- Ellegren, H.** 1996. First gene on the avian W Chromosome (CHD) provides a tag for universal sexing of non-ratite birds. *Proc. R. Soc. Lond., B.* **263**: 1635-1641.
- Ellsworth, E. A., Belthoff, J. R:** 1999. Effects of social status on the dispersal behaviour of juveniles western screech-owls. *Anim. Behav.* **57**: 883-892.

- Enderson, J.H.** 1969. Peregrine and Prairie falcon life tables based on band-recovery data. Pp. 505-508 in Peregrine Falcon populations: their biology and decline. J.J. Hickey (ed). University of Wisconsin Press, Madison.
- Endler, J.A.** 1986. Natural selection in the wild. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- Ens, B.J., Kersten, M., Brenninkmeijer, A. & Hulscher, J.B.** 1992. Territory quality, parental effort and reproductive success of oystercatchers (*Haematopus ostralegus*). *J. Anim. Ecol.* **61**: 703-715.
- Espie, R.H.M., Oliphant, L.W., James, P.C., Warkentin, I.G. & Lieske, D.J.** 2000. Age-dependent breeding performance in Merlins (*Falco columbarius*). *Ecology* **81**: 3404-3415.
- Ferrer, M., T. Garcia-Rodriguez, J.C. Carrillo & Castroviejo, J.** 1987. Hematocrit and blood chemistry values in captive raptors. *Comp. Biochem. and Physiol.* **87A**:1123-1127
- Ferrer, M. & Calderón, J.** 1990. The Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*) in Doñana National Park: a study of population dynamics. *Biological Conservation* **51**: 151-161.
- Ferrer, M.** 1990. Hematological studies in birds. *Condor* **92**:1085-1086
- Ferrer, M.** 1992a. Regulation of the period of postfledging dependence in the Spanish imperial eagle (*Aquila adalberti*). *Ibis* **134**:128-133
- Ferrer, M.** 1992b. Natal dispersal in relation to nutritional condition in Spanish imperial eagles. *Ornis Scandinavica* **23**: 104-106.
- Ferrer, M.** 1993a. Juvenile dispersal behaviour and natal philopatry of a long live raptor, the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Ibis* **135**: 132-138.
- Ferrer, M.** 1993b. Ontogeny of dispersal distances in young Spanish imperial eagles. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **32**: 259-263.
- Ferrer, M.** 1993c. Blood chemistry studies in birds: some applications to ecological problems. Pages 1031—1044 in S.G. Pandali (ED.), Trends in comparative biochemistry and physiology. Council Scientific Research Integration, Trivandrum, India.
- Ferrer, M.** 1993d. Reduction of hunting success and settlement strategies in young Spanish imperial eagle. *Animal Behaviour*, **45**, 406-408.
- Ferrer, M.** 1994. Nutritional condition of Spanish Imperial Eagle nestling *Aquila adalberti*. *Bird Study* **41**: 120-123.
- Ferrer, M., Donázar, J. A.** 1996. Density-dependent fecundity by habitat heterogeneity in an increasing population of Spanish Imperial Eagles. *Ecology*, **77**, 69-74.
- Ferrer, M., Harte, M.** 1997. Habitat selection by immature Spanish imperial eagle during the dispersal period. *Journal of Applied Ecology*, **34**: 1359-1364

- Fielding, A. H. and J. F. Bell.** 1997. A review of methods for the assessment of prediction errors in conservation presence/absence models. *Environmental Conservation*, **24**, 38-49.
- Fernández, N., Delibes, M., Palomares, F. And D. J. Mladenoff.** 2003. Identifying breeding habitat for the Iberian Lynx: inferences from a fine-scale spatial analysis. *Ecological Applications*, **13**: 1310-1324.
- Forero, G.M.** 1998. ¿Dispersión o filopatria? Análisis de sus causas y consecuencias en la población de milanos negros de Doñana. PhD Dissertation, University of Seville, Spain.
- Forero, M. G., Tella, J. L., Hobson, K. A., Bertelloti, M., Blanco, G.** 2002. Conspecific food competition explains variability in colony size: a test using stable isotopes in Magellanic penguins. *Ecology*, in press.
- Forslund, P. & Larsson, K.** 1992. Age-related reproductive success in the barnacle goose. *J. Anim. Ecol.* **61**: 195-204.
- Forslund, P. & Pärt, T.** 1995. Age and reproduction in birds-hypotheses and tests. *TREE* **10**: 374-378.
- Forsman, D.** 1999. *The Raptors of Europe and The Middle East. A Handbook of Field Identification*. London: T & AD Poyser.
- Fretwell, S. D.** 1972. Population in a seasonal environment. *Monographs in populations biology*. Vol. 5, pp. 1-217. Princenton University Press, NJ.
- Fretwell, S. D. & Lucas, H. L.** 1970. On territorial behaviour and others factors influencing habitat distribution in birds I. Theoretical development. *Acta Biotheoretica*, **19**, 16-36.
- Furness, R. W.** 1983. Variations in size and growth of Great Skua *Catharacta skua* chicks in relation to adult age, hatching date, egg volume, brood size and hatching sequence. *J.Zool, Lond.* **199**: 101-116.
- García-Rodríguez, T., Ferrer, M. , Carrillo, J.C. & Castroviejo, J.** 1987. Metabolic responses of *Buteo buteo* to long-term fasting and refeeding. *Comp. Biochem. and Physiol.* **87A**: 381-386
- García-Rodríguez, T., M. Ferrer, F. Recio, and J. Castroviejo.** 1987. Circadian rhythms of determined blood chemistry values in Buzzards and Eagle Owls. *Comp. Biochem. Physiol.* **88**:663--669.
- Gargett, V.** 1977. A 13-year population study of the black eagle in the Matopos, Rhodesia, 1964-76. *Ostrich* **48**: 17-27.
- Gargett, V.** 1990. *The Black Eagle. A study*. Acorn. Books, Randburg.
- Gerrad, J.M., Gerrad, P.N., Gerrad, P.N., Bortolotti, G.R. and Dzus, E.H.** 1992. A 24-year study of Bald Eagles on Besnard Lake, Saskatchewan. *Journal of Raptor Research* **26**: 159-166.

- Gibbs, J.** 1998. Genetic structure of redback salamander *Plethodon cinereus* populations in continuous and fragmented BOSQUEs. *Biological Conservation* **86**: 77-81.
- Gil-Sánchez, J.M., Molino, F.M., Valenzuela, G.** 1994. Parámetros reproductivos y alimentación del Águila Real *Aquila chrysaetos* y del Águila Perdicera *Hieraaetus fasciatus* en la Provincia de Granada. *Aegyptus*, **12**, 47-51.
- Golet, G.H., Irons, D.B. & Estes, J.A.** 1998. Chick-rearing cost in Kittiwakes. *J. Anim. Ecol.* **67**: 827-841.
- González, J.L. and F. Hiraldo.** 1991. Some hematological data from Marsh Harriers *Circus aeruginosus* in central Spain. *Comp. Biochem. Physiol.* **100**:735--737.
- González, L. M., Bustamante, J., and F. Hiraldo.** 1992. Nesting habitat selection by the Spanish Imperial Eagle (*Aquila adalberti*). *Biological Conservation*, **59**, 45-30.
- Goodburn, S.F.** 1991. Territory quality or bird quality ?. Factors determining breeding success in the magpie (*Pica pica*). *Ibis* **133**: 85-90.
- Green, R.E. & Hirons, G.J.M.** 1991. The relevance of population studies to the conservation of threatened birds. In Perrins, M., Lebreton, J.-D. & Hirons, G.J.M. (eds.) *Bird Population Studies*: 594-633. Oxford: Oxford University Press.
- Greenwood, P.** 1980. Mating systems, phylopatriy and dispersal in birds and mammals. *Anim. Behav.* **28**: 1140-1162.
- Hallmann, B.** 1985. Status and conservation of birds of prey in Greece. En: Newton, I. Y Chancellor, R:D: (eds.), *Conservation Studies on Raptor*, ICBP Technical Publication **5**: 55-59.
- Halliwell, W.H.** 1981. *Serum chemistry profiles in the health and disease of bird of prey. Pages 111-112. In recent advance in the study of raptor disease (J. E. Cooper, and A. G. Greenwood, Eds.). Chiron Publ., West Yorkshire, England.*
- Hallmann, B.** 1985. Status and conservation of birds of prey in Greece. En: Newton, I. Y Chancellor, R:D: (eds.), *Conservation Studies on Raptor*, ICBP *Technical Publication* **5**: 55-59.
- Hollekamp, K.E.** 1986. Proximal causes of natal dispersal in Belding's Ground Squirrel (*Spermophilus beldingi*) *Ecol. Monographs*, **56 (4)**: 365-391.
- Halmiton, W.D.** 1966. The molding of senescence by natural selection. *Journal of Theoretical. Biology* **12**: 12-45.
- Handrich, Y., Nicolas, L. & Le Maho, Y.** 1993. Winter starvation in captive common Barn-owls: Physiological state and reversible limits. *Auk* **110**: 458-469.
- Haukioja, E. and Haukioja, M.** 1970. Mortality rates of Finnish and Swedish Goshawks (*Accipiter gentilis*). *Finnish Game Research* **31**: 13-20.
- Henny, C.J.** 1969. Geographical variation in mortality rates and production requirements of the barn owl (*Tyto alba*). *Bird-Banding* **40**: 277-356.

- Henny, C.J. and Wight, H.M.** 1969. An endangered Osprey population: estimates of mortality and production. *Auk* **86**: 188-198.
- Henny, C.J., Overton, W.S., Wight, H.M.** 1970. Determining parameters for population using structure models. *Journal of Wildlife management*, **34**, 690-703.
- Henny, C.J.** 1972. *An analysis of the population dynamics of selected avian species.* Bureau Sport Fisheries and Wildlife, Res. Rep. 1. Washington D.C.
- Henny, C.J. and Wight, H.M.** 1972. Red-tailed and Cooper's Hawks: their population ecology and environmental pollution. Pp. 229-250 in *Population ecology of migratory birds.* Symposium Volume, Patuxent Wildlife Research Center
- Herrera, C.M.** 2000. Flower-to-seedling consequences of different pollination regimes in an insect-pollinated shrub. *Ecology*, **81**:15-29.
- Hickey, J.J.** 1952. Survival studies of banded birds. U.S. Dept. Int. Spec. Sci. Rep. Wildlife 15.
- Hiraldo, F., Negro, J.J., Donázar, J.A. and Gaona, P.** 1996. A demographic model for a population of the endangered lesser kestrel in southern Spain. *Journal of Applied Ecology* **33**: 1085-1093.
- Hirons, G.J.M.** 1982. The effects of fluctuations in rodent numbers on breeding success of tawny owl *Strix aluco*. *Mammal Review* **14**: 155-157.
- Högstedt, G.** 1980. Evolution of clutch-size in birds: adaptive variations in relation to territory quality. *Science* **210**: 1148-1150.
- Höglund, N.** 1964. Der Habicht *Accipiter gentilis* Linné in Fennoscandia. *Viltrevy* **2**: 195-270.
- Hooge, P.N., Eichenlaub, B.** 1997. *Animal movement extension to arcview. Ver 1.1.* Alaska Biological Science Center, U.S. Geological Survey, Anchorage, AK, USA.
- Houston, D.C., Jones, P.J. & Sibly, R.M.** 1983. The effect of female body condition on egg-laying in Lesser black-backed gulls (*Larus fuscus*). *J. Zool. Lond.* **200**: 509-520.
- Iezekiel, S, Bakaloudis, D. E., Vlachos, C. G. & A. Legakis.** 2001. Nest site selection by Bonelli's Eagle (*Hieraaetus fasciatus*) in Cyprus. 4th Eurasian Congress of Raptors. Seville, Spain Estación Biológica de Doñana. Raptor Research Foundation.
- James, P.C., Warkentin, I.G. and Oliphant, L.W.** 1989. Turnover and dispersal in urban merlins *Falco columbarius*. *Ibis* **131**: 426-447.
- Janes, S.W.** 1984. Influences of territory composition and interspecific competition on Red-tailed Hawk reproductive success. *Ecology* **65**: 862-870.
- Jeffrey, D.A., Peakall, D.B., Miller, D.S., Herzberg, G.R.** 1985. Blood Chemistry changes in food deprived herring gulls. *Comp. Biochem. and Physiol.* **81 A**: 911-913.

- Jenkins, J.M.** 1996. Modelling of a resident Bald Eagle *Haliaeetus leucocephalus* population using empirical life table parameters. In: Eagles Studies, Meyburg, B.-U- and Chancellor, R.D. eds, WWGBP, Berlin: 189-198.
- Jennrich, R.I., Turner F.B.** 1969. Measurement of non-circular home range. *J. Theor. Bio.* **22**: 227-237.
- Johnson, M.I., Gaines, M.S.** 1990. Evolution of dispersal: Theoretical models and empirical tests using birds and mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **21**: 449-480.
- Kadmon, R.** 1993. Population dynamic consequences of habitat heterogeneity: an experimental study. *Ecology* **74**: 816-825.
- Kacelnik, A., Krebs, J. R., Bernstein, C.** 1992. The ideal free distribution and predator-prey populations. *TREE* **7**, 50-55.
- Kennedy, P.L., Ward, J.M.** 1995. Postfledging movements of the Northern Goshawk in northcentral New Mexico. *J. Raptor Res.* **29**:43.
- Kenward, R.E.** 1982. Goshawk hunting behaviour, and range size as a function of food and habitat availability. *J. Anim. Ecol.* **51**:69-80.
- Kenward, R. E.** 1987. Wildlife radio tagging. Academic Press London, U.K.
- Kenward, R.E., Hodder K.H.** 1992 *Ranges V. An Analysis System for biological location data.* Institute of terrestrial ecology. Furzebrook Research Station. Wareham, Dorset, U.K.
- Kenward, R.E., Marcstrom, V., Karlbom.** 1993. Post-nestling behaviour in Goshawk (*Accipiter gentilis*) the causes of dispersal. *Anim. Behav.* **46**: 365-370.
- Kenward, R. E., Walls, S. S., Hooder, K. H., Pahkala, M., Freeman, S. N., & Simpson, V. R.** 2000. The prevalence of non-breeders in raptors populations: evidences for rings, radio-tags and transect surveys. *Oikos*, **91**, 271-279.
- Klomp, H.** 1970. The determination of clutch size in birds. A review. *Ardea*, **58**: 1-124.
- Korpimäki, E.** 1987. Clutch size, breeding success and brood size experiments in Tengmalm's Owl *Aegolius funereus*: a test of hypotheses. *Ornis Scand.* **18**: 277-284.
- Kostrzewa, A.** 1989 The effect of whether on density and reproduction success in honey buzzards. *Pernis apivorus* Raptor in the modern world (eds. B. -U. Meyburg & R. D. Chancellor). pp. 187-191. Worl Working Group on Birds of Prey, Berlin, London & Paris.
- Kostrzewa, R. & Kostrzewa, A.** 1990. The relationship of spring and summer weather with density and breeding performance of the buzzard *Buteo bute*), goshawk *accipeter gentilis* and Kestrel *Falco tinninulus*. *Ibis* **132**: 550-559.
- Kotliar, N. B., Wiens, J. A.** 1990. Multiple scales of patchiness and patch structure: a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, **59**, 253-260.
- Kramer, K.** 1973. Habicht und Sperber. Die Neue Brehm-Bücherei. Wittenberg

Lutherstadt: Ziemsen Verlag.

- Krane, D.E., Sternberg, D.C. and Burton G.A.** 1999. Randomly amplified polymorphic DNA profile-based measures of genetic diversity in crayfish correlated with environmental impacts. *Environmental Toxicology and Chemistry* **18**: 504-508.
- Krüger, O. & Lindstrom, J.** 2001. Habitat heterogeneity affects population growth in goshawk *Accipiter gentilis*. *J. Anim. Ecol.* **70**: 173-181.
- Lack, D.** 1954. The natural regulation of animal numbers. Oxford University Press.
- Lack, D.** 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. London. Methuen and Co.
- Landis, J. R. And G. G. Koch.** 1997. The measurement of observe agreement for categorical data. *Biometrics*, **33**, 159-174.
- Lepoutre, D., J. Barbat, M. Guitet, and J. Blancou.** 1983. Contribution a l'étude de la biologie de quelques rapaces en France. *Revue Méd. Vét.* 134:481--493.
- Lewandoski, A.H., T.W. Campbell, and G.J. Harrison.** 1986. Clinical chemistries. Pages 192--200 in G.J. Harrison and L.R. Harrison (EDS.), *Clinical avian medicine and surgery*. W.B. Saunders Co. Philadelphia, PA U.S.A
- Li, W. J., Wang, Z. J., Ma, Z. J and H. X. Tang.** 1999. Designing the core zone in a biosphere reserve based on suitable habitats. Yanchang Biosphere Reserve and the red-crowned crane (*Grus japonensis*). *Biological Conservation*, **90**, 167-173.
- Liberatori, F. & Penteriani, V.** 2001. A long-term analysis of the declining population of the Egyptian vulture in the Italian peninsula: distribution, habitat preference, productivity and conservation implications. *Biol. Cons.* **101**: 381-389.
- Lidicker, J.R., Stenseth, N.C.** 1992. *To disperse or not to disperse who does it and why ?*. In *Stenseth, N.C. and Lidicker, J.R. (eds). Animal dispersal: Small mammals as a model*. Chapman and Hall. pp. 21-23.
- Lindberg, P.** 1977. The Peregrine Falcon in Sweden. Proc. ICBP World Conference on Birds of Prey, Vienna: 329-338.
- Lindén, M. & Møller, A.P.** 1989. Cost of reproduction and covariation of life-history traits in birds. *Trends Ecol. Evol.* **4**:367-371.
- Littell, R.C., Milliken, G.A., Stroup, W.W. & Wolfinger, R.D.** 1996. *SAS System for mixed models*. Cary, USA: SAS institute.
- Loman, J.** 1984. Breeding success in relation to parent size and experience in a population of the Hooded crow. *Ornis Scand.* **15 (3)** :183-187.
- Lombardi, L., Fernández, N., Moreno, S., Villafuerte, R.** 2003. Habitat-related differences in rabbit abundance, distribution and activity. *J. Mammal.* , **84**: 26-36.
- Lucherini, M., Lovari, S.** 1996. Habitat richness affects home-range sizes in the red fox (*Vulpes vulpes*). *Behav. Proc.*, **36**: 103-105.

- Lubin, Y., Ellner, S. & Kotzman, M.** 1993. Web relocation and habitat selection in a desert widow spider. *Ecology*, **74**, 1515-28.
- Lundberg, A.** 1981. Population ecology of the Ural owl (*Strix uralensis*) in Central Sweden. *Ornis Scand.* **12**:111-119.
- Madero, A. & Ruiz, I.** 1991. Distribución y censo de Aguila perdicera *Hieraaetus fasciatus* en la provincia de Jaén, *Ecología* **5**: 329-335.
- Manel, S., Williams, H. C. and S. J. Omerod.** 2001. Evaluating presence-absence models in ecology: the need to account for prevalence. *Journal of Apply Ecology*, **38**,921-931.
- Manel, S., Dias, J. M. and S. J. Omerod.** 1999. Comparing discriminant analysis, neural network and logistic regression for predicting species distribution: a case study with a Himalayan river bird. *Ecological Modelling*. **120**. 337-347.
- Mañosa, S., Real, J., and J. Codina.** 1998. Selection of settlement areas by juvenile Bonelli's Eagle in Catalonia. *Journal of Raptor Research*, **32 (3)**, 208-214.
- Marzluff, J.M., Knick, S.T., Vekasy, M.S., Schueck, L.S. & Zarriello, T.J.** 1997. Spatial use and habitat selection of Golden Eagle in Southwestern Idaho. *Auk* **114 (4)**: 673-687.
- Mathsoft, I.** 1999. S-plus 2000 Guide to Statistics. Data Analysis Products Division. Seattle, USA.
- McCullags, P. and J.A. Nelder.** 1989. *Generalized Linear Models*, 2nd edn. Monographs on Statistics and Applied Probability. Chapman and Hall, London, UK.
- McGowan, J. D.** 1975. Distribution, density and productivity of Goshawk in interior Alaska. Juneau. Alaska. Alaska Dept. Fish and Game.
- McGrady, M. J., McLeod, D.R.A., Petty, S. J., Grant, J. R., and I. P. Bainbridge.** 1997. Golden Eagles and BOSQUERY, Res. Inform. Note 292. BOSQUERY Commission Researc Agency. Aberdeen, UK.
- Meathrel, C.E., Ryder, J.P. & Termaat, B.M.** 1987. Size and composition of Herring Gull Eggs: Relationship to Position in the laying sequence and the body condition of females. *Colonial Waterbirds* **10(1)**: 55-63.
- Mebs, T.** 1964. Zur Biologie und Populationsdynamik des Mäusebussards *Buteo buteo*. *Journal für Ornithologie* **105**: 247-306.
- Mebs, T.** 1971. Death causes and mortality rates of Peregrines *Falco peregrinus* calculated by German and Finnish band-recoveries. *Die Vogelwarte* **26**: 98-105.
- Meffe, G. K., Carrol, C. R., editors.** 1994. *Principles of conservation biology*. Sinauer Associates. Sunderland. Massachussets.
- Miglrioni, R.H., C. Linder, J.L. Moura and J.A. Veiga.** 1973. Gluconeogenesis in a carnivorous bird (Black vulture). *Am. J. Physiol.* **225**:1389--1392.

- Milinski, M., Parker, G. A.** 1991. Competition for resources. In Behavioural Ecology (J. R. Krebs and N. B. Davis, eds.), pp.137-168. Blackwell Scientific, Oxford.
- Minguez, E, E. Angulo and V. Siebering** 2001. Factors influencing length of the post-fledging period and timing of dispersal in Bonelli's Eagle (*Hieraetus fasciatus*) in southwestern Spain. *J. Raptor Res.* **35**:228--234.
- Mock, D.W., T.C. Lamey, B.J and Ploger.** 1987. Proximate and ultimate roles of food amount in regulating egret sibling aggression. *Ecology* **35**:1760--1772.
- Moreira, J. M. and Fernández-Palacios, A.** 1995. Usos y coberturas del suelo en Andalucía: seguimiento a través de imágenes de satélite. Agencia de Medio Ambiente. Junta de Andalucía, Sevilla. Spain.
- Moreno, S. and R. Villafuerte.** 1995. Traditional management of shrubland for the conservation of rabbits (*Oryctolagus cuniculus*) and their predators in Doñana National Park, Spain. *Biological Conservation*, **73**, 81-85.
- Moulton, M. P. and Sanderson, J.** 1999. Wildlife Issues in a Changing World. CRC Press LLC, Boca Raton, FL, USA.
- Murphy, M.T.** 1978. Seasonal variation in reproductive output of House sparrow: The determination of clutch size. *Ecology* **59**: 1189-1199.
- Murphy, M.T.** 1983. Clutch size in the Eastern kingbird: Factors affecting nestling survival. *Auk* **100**: 326-334.
- Newton, I.** 1975. Movements and mortality of British Sparrowhawks. *Bird Study* **22**: 35-43
- Newton, I.** 1976. Breeding of Sparrowhawk (*Accipiter nisus*) in different environments. *J. Anim. Ecol.* **45**: 831-849.
- Newton, I., Marquiss, M., Weir, D.N. & Moss, D.** 1977. Spacing of Sparrowhawk nesting territories. *J. Anim. Ecol.* **46**: 425-441.
- Newton, I.** 1979. Population ecology of raptors. Vermillion. South Dakota, Buteo Books.
- Newton, I., Marquiss, M. & Moss, D.** 1979. Habitat, female age, organochlorine compounds and breeding of European Sparrowhawks. *J. Appl. Ecol.* **16**: 777-793.
- Newton, I.** 1981. Age and breeding in Sparrowhawks. *Journal of Animal Ecology* **50**: 839-853.
- Newton, I., Marquiss, M. & Moss, D.** 1981. Age and breeding in Sparrowhawks. *J. Anim. Ecol.* **50**: 839-853
- Newton, I. & Maquiss, M.** 1984. Seasonal trend in the breeding performance of Sparrowhawk. *J. Anim. Ecol.* **53**: 809-829.
- Newton, I.** 1985. Lifetime reproductive output of female Sparrowhawks. *J. Anim. Ecol.* **54**:241-253
- Newton, I.** 1986. The Sparrowhawk. T and AD Poyser, Calton.

- Newton, I.** 1989. Lifetime reproduction in birds. Acad. Press London. 479p.
- Newton, I.** 1989. *Sparrowhawk*. In Newton, I. (ed) *Lifetime reproduction in birds*: 201-219. London: Academic Press.
- Newton, I.** 1991. Habitat variation and population regulation in Sparrowhawks. *Ibis* **133**: 76-88.
- Nielsen, J.T. and Drachmann, J.** 2003. Age-dependent reproductive performance in Northern Goshawks *Accipiter gentilis*. *Ibis* **145**: 1-8.
- Nol, E. & Smith, J.N.M.** 1987. Effects of age and breeding experience on seasonal reproductive success in the song sparrow. *J. Anim. Ecol.* **56**: 301-313.
- Nordstrom, G.** 1963. Einige Ergebnisse der Vogelberingung in Finnland in der Jahren 1913-1962. *Ornis Fennica* 40: 81-124.
- Norusis, M.** 1993. *SPSS advanced statistics*. New York: Mc-Graw-Hill.
- Novelletto, S. & Petretti, F.** 1980. Ecologia dell'Aquila reale negli Appennini. *Riv. ital. Orn.* **50**: 249-262
- Nür, N.** 1984. The consequences of brood size for breeding blue tits. I. Adult survival, weight change and the cost of reproduction.- *J. Anim. Ecol.* **53**: 479-496.
- Okumura, J. & Tasaki, I.** 1969. Effect of fasting, refeeding and dietary protein level on uric acid and ammonia content of blood, liver and kidney in chickens. *J. Nutr.* **97**: 316-320.
- Oksanen, T., Oksanen, L., Fretwell, S. D.** 1992. Habitat selection and predator-prey dynamics. *Trends Ecol. Evol.*, 7: 313.
- Olsen, P.D. and Olsen, J.** 1988. Population Trends, Distribution, and Status of the Peregrine Falcon in Australia. In: *Peregrine Falcon Populations*, Cade, T.J., Enderson, J.H.,
- Olsson, O.** 1958. Dispersal, migration, longevity and death causes of *Strix aluco*, *Buteo buteo*, *Ardea cinerea* and *Larus argentatus*. *Acta Vertebratica* 1: 91-189.
- Ontiveros, D.** 1999. Selection of nest cliff by Bonelli's Eagle (*Hieraaetus fasciatus*) in southeastern Spain. *Journal of Raptor Research* **33**: 110-116.
- Ontiveros, D., Pleguezuelos, J. M.** 2000. Influence of prey densities in the distribution and breeding success of Bonelli's eagle *Hieraaetus fasciatus*: management implications. *Biological Conservation.* **93**, 19-25.
- O'toole, L.T., Kennedy, P. L., Knight, R. L., Mcewen, L. C.** 1999. Postfledging behaviour of Golden Eagle. *Willson Bull.* **111 (4)**: 472-477.
- Palma, L., Cancelada, F. & Oliveira, I.** 1984. L'alimentation de l'Aigle de Bonelli (*Hieraaetus fasciatus*) dans la côte portugaise. *Rapinyaires Mediterranis* **2**: 87-96.
- Palomares, F., and M. Delibes.** 1997. Predation upon European rabbits and their use of open and closed patches in Mediterranean habitats. *Oikos*, **80**, 407-410.

- Palomares, F., M. Delibes, E. Revilla, J. Calzada and J. M. Fedriani.** 2001. Spatial ecology of Iberian lynx and abundance of European rabbits in southwestern Spain. *Wildl. Monogr.* **65**:1-36.
- Panek, M.** 1997. Density-dependent brood production in the Grey Partridge *Perdix perdix* in relation to habitat quality. *Bird Study* **44**: 235-238.
- Parellada, X., De Juan, A. Y Alamany, O.** 1984. Ecologia de l'agila cuabarrada (*Hieraaetus fasciatus*): factors limitants, adaptacions morfològiques i ecològiques i relacions interespecífiques amb l'aliga daurada (*Aquila chrysaetos*). *Rapinyaires Mediterranis* 2: 121-141.
- Partridge, L.** 1989. Lifetime reproductive success and life-history evolution. In: Lifetime Reproduction in Birds, Newton, I. ed. Academic Press, London: pp. 421-440.
- PBRG Predatory Bird Research Group.** 1995. A pilot Golden Eagle population study in the Altamont Pass Wind Resource Area, California. University of California, Santa Cruz.
- Pedrini, P. & Sergio, F.** 2001. Density, productivity, diet, and human persecution of Golden Eagles (*Aquila chrysaetos*) in the central-eastern Italian Alps. *J. Raptor Res.* **35**: 40-48.
- Penteriani, V.** 1997. Long-term study of a goshawk breeding population on a Mediterranean mountain (Abruzzi Apennines, Central Italy): density, breeding performance and diet. *J. Raptor Res.* **31**: 308-312
- Penteriani, V., Faivre, B. & Frochet, B.** 2001. An approach to identify factors and levels of nesting habitat selection: a cross-scale analysis of goshawk preferences. *Ornis Fennica* **78**: 159-167.
- Penteriani, V., Gallardo, M. & Roche, P.** 2002. Landscape structure and food supply affect eagle owl *Bubo bubo* density and breeding performance: a case of intra-population heterogeneity. *J. Zool.* **257**: 365-372.
- Penteriani, V., Balbontín, J. & Ferrer, M.** 2003. Simultaneous effects of age and territory quality on fecundity in Bonelli's eagle (*Hieraaetus fasciatus*). *Ibis* 2003, **145** (online), E77-E82.
- Perrins, C.M.** 1965. Population fluctuation and clutch size in the Great tit (*Parus major*). *J. Anim. Ecol.* **34**:601-647.
- Perrins, C.M.** 1970. The timing of birds breeding seasons. *Ibis* **112**: 242-255.
- Perrins, C.M & Moss, D.** 1975. Reproductive rates in the great tit. *J. Anim. Ecol.* **44**: 695-706.
- Perrins, C.M.** 1979. British Tits. Collins, London.
- Perry, M.C., N.H. Obrecht, B.K. Williams, and W.J. Kuenzel.** 1986. Blood chemistry and hematocrit of captive and wild canvasback. *J. Wildl. Manage.* **50**:435--441.
- Pimental, R. A.** 1979. Morphometrics. The multivariate analysis of biological data.

Kendall/Hunt Publ. Comp.

Piper, S.E., Mundy, P.J. and Ledger, J.A. 1981. Estimates of survival in the Cape Vulture *Gyps coprotheres*. *Journal of Animal Ecology* 50: 815-825.

Polo, F.J. 1995. Estudio bioquímico y enzimático del plasma de aves en cautividad. Ph.D. dissertation. Universidad de Barcelona, Barcelona, Spain.

Poole, A. F. 1989. Ospreys: a natural and unnatural history. Cambridge University Press. Cambridge.

Pomarol, M. 1994. Releasing Montagü's Harrier (*Circus pygargus*) by the method of hacking. *J. Raptor Res.* 28:19-22.

Postupalski, S. 1989. Osprey. In: Lifetime Reproduction in Birds, Newton, I. ed. Academic Press, London: pp. 297-313.

Price, T.M., Kirkpatrick, M. & Arnold, S.J. 1988. Directional selection and the evolution of breeding date in birds. *Science* 240: 798-799.

Primack, R. B. 1994. Essentials of conservation biology Sinauer Associates. Sunderland. Massachussettes.

Pulliam, H. R. 1988. Source, sinks, and population regulation. *American Naturalist*, 132, 652-661.

Pulliam, H. R., Danielson, B. J. 1991. Source, sinks and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics. *American Naturalist*, 137, S50-S56.

Ratcliffe, D. 1980. *The Peregrine Falcon*. Vermillon: Buteo Books.

Real, J., Mañosa, S., Codina, J. 1996. Estatus, demografía y conservación del Aguila perdicera (*Hieraaetus fasciatus*) en el Mediterráneo. In Muntaner, J. & Mayol, J. (eds) *Biología y Conservación de las Rapaces Mediterráneas, Monografía, 4*: 83-89. SEO.

Real, J., Mañosa, S. 1997. Demography and conservation of western European Bonelli's Eagle *Hieraaetus fasciatus* populations. *Biological Conservation*, 79, 59-66.

Real, J., S. Mañosa, and J. Codina. 1998. Post-nestling dependence period in the Bonelli's Eagle *Hieraaetus fasciatus*. *Ornis Fenn.* 75:129--137.

Real, J., Mañosa, S., Cheylan, G., Bayle, P., Cugnasse, J.M., Sánchez-Zapata, J.A., Sánchez, M.A., Carmona, D., Martínez, J.E., Rico, L., Codina, J., el Amo, R. and Eguía, S. 1996. A preliminary demographic approach to the Bonelli's Eagle *Hieraaetus fasciatus* population decline in Spain and France. In: *Eagles Studies*, Meyburg, B.-U- and Chancellor, R.D. eds, WWGBP, Berlin: 523-528.

Real, J. & Mañosa, S. 2001. Dispersal of juvenile and immature Bonelli's eagle in northeastern Spain. *Journal of Raptor Research*, 35 (1), 9-14.

Real, J., Grande, J.M., Mañosa, S., Sánchez-Zapata, J.A. 2001. Geographic variation of the causes of death of Bonelli's Eagle *Hieraaetus fasciatus* in Spain. *Bird Study*. 48, 221-228..

- RediaM.** 1999. Modelo digital del terreno de Andalucía (20 m). Red de Información Ambiental de Andalucía. Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Redig, P.** 1991. Medical management of birds of prey. The Raptor Center. Univ. Minnesota, St. Paul, MN U.S.A.
- Reisenbichler, R.R.** 1997. Genetic factors contributing to declines of anadromous salmonids in the Pacific Northwest. Pages 223-244 in R.J. Naiman ed.. Pacific salmon and their ecosystems: status and future options. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Rice, W.R.** 1989. Analyzing tables of statistical tests. *Evolution* **43**: 223-225.
- Rivas-Martínez, S.** 1986. *Memoria del mapa de las series de vegetación de España*. Madrid: ICONA.
- Robin, J.P., Y. Cherel, H. Girard, A.Gélcen, and Y.Le Maho.** 1987. *J. Comp. Physiol.* **157**:491--499.
- Rockwell, R.F., Findlay, C.S. & Cooke, F.** 1987. Is there an optimal clutch size in snow geese. *Am.Nat.* **130**: 839-863.
- Roest, A.I.** 1957. Notes on the American Sparrowhawk. *Auk* **74**: 1-19.
- Roff, D. A.** 2001. Life History Evolution. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachussets, U.S.A.
- Ross, H.A. & McLaren, I.A.** 1981. Lack of differential survival among young Ipswich sparrows. *Auk* **98** :495-502.
- Roskopf, W.J., R.W. Woerpel, G.A. Roskopf, and D. Van De Water.** 1982. Haematological and blood chemistry values for commonly kept cockatoos. *Calif. Vet.* **36**:11--13.
- Ruckelshaus, M.H., Levin, P., Johnson, J.B. and Kareiva, P.M.** 2002. The Pacific Salmon Wars: what science brings to the challenge of recovering species. *Annual Review of Ecology and Systematics* **33**: 665-706.
- Ryder, J.P.** 1981. The influence of age on the breeding biology of colonial nesting seabirds. In Burger, J., Olla, B.L. & Winn, H.E. (eds) *Behavior of Marine Animals*: 153-168. New York: Plenum Press.
- Rocamora, G.** 1994. Bonelli's Eagle *Hieraaetus fasciatus*. In birds in Europe. Their conservation status, ed. G. M. Tucker, F. M. Heath. Birdlife international. Cambridge.
- Sánchez-Zapata, J. A., and J. F. Calvo.** 1999. Raptor distribution in relation to landscape Composition in semi-arid Mediterranean habitats. *Journal of Apply Ecology*, **36**, 254-262.
- Sæther, B.E.** 1983. Age-specific variation in reproductive performance of birds. In Power, D.M. (ed) *Current Ornithology*, Vol. 7: 251-283. New York: Plenum Press.

- Sæther, B. -E; Ringsby, T. H. and Roskaft, E.** 1996. Life history variation, population processes and priorities in species conservation: towards a reunion of research paradigms. *Oikos* **77**: 217-226.
- Sæther, B.-E., Ringsby, T.H., Bakke, Ø., Solberg, E.J.** 1999. Spatial and temporal variation in demography of a house sparrow metapopulation. *Journal of Animal Ecology*, 1999, **68**, 628-637.
- Sæther, B.-E. and Bakke, Ø.** 2000. Avian life history variation and contribution of demographic traits to the population growth rate. *Ecology*, **81** **3**, 642-653.
- Sæther, B. -E; Ringsby, T. H., Roskaft, E.** 1996. Life history variation, population processes and priorities in species conservation: towards a reunion of research paradigms. *Oikos*, **77**, 217-226.
- Sánchez-Zapata, J.A., Calvo, J.F., Carrete, M. & Martínez, J.E.** 2000. Age and breeding success of a Golden Eagle *Aquila chrysaetos* population in southeastern Spain. *Bird Study* **47**: 235-237.
- SAS institute.** 1996. *SAS/STAT software: changes and enhancements through Release 6.11*. SAS Institute.
- Saurola, P.** 1976. Mortality of Finnish Goshawks. *Suomen Luonto* **6**: 310-314.
- Saurola, P.** 1983. Population Dynamics of the Osprey in Finland during 1971-80. In: *Biology and Management of Bald Eagles and Ospreys*. Bird, D.M. ed, Harpell Press, Ste. Anne de Bellevue, Quebec: 201-206.
- Schelde, O.** 1960. The migration of Danish Sparrowhawks (*Accipiter nisus*) L. *Dansk Orn. For. Tidssk* **54**: 88-102.
- Schifferli, A.** 1964. Lebensdauer, Sterblichkeit und Todesursachen beim Turmfalken, *Falco tinnunculus*. *Ornithologische Beobachter* **61**: 81-89.
- Schifferli, A.** 1967. Vom Zug Schweizerischer und Deutscher Schwarzer Milane nach Ringfunden. *Ornithologische Beobachter* **64**: 34-51.
- Seoane, J., Viñuela, J., Díaz-Delgado, R. And J. Bustamente.** 2003. The effects of land use and climate on red kite distribution in the Iberian peninsula. *Biological Conservation*, 111 (3): 401-414.
- Sherrod, S.K., White, C.M. and Williamson, F.S.L.** 1977. Biology of the Bald Eagle on Amchitka Island, Alaska. *Living Bird* **15**: 143-182.
- Sedinger, J.S., Flint, P.L. & Lindberg, M.S.** 1995. Environmental influence of life-history traits: growth, survival and fecundity in Black Brant (*Branta bernicla*). *Ecology* **76**: 2404-2414.
- Serrano, D., Tella, J.L., Forero, M.G. & Donazar, J.A.** 2001. Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial Lesser kestrel: individual experience versus conspecific cues. *J. Anim. Ecol.* **70**: 568-578.

- Siegel, S. & Castellan, N.J.** 1988. *Nonparametric statistics for the behavioural sciences*. New York: McGraw-Hill.
- Siikamäki, P.** 1995. Habitat quality and reproductive traits in the Pied Flycatcher-an experiment. *Ecology* **76**: 308-312.
- Slagsvold, T.** 1982. Clutch size, nest size, and hatching asynchrony in birds: experiments with the fieldfare (*Turdus pilaris*). *Ecology* **63**:1389-1399
- Smith, J.N.M.** 1981. Does high fecundity reduce survival in Song sparrow ?. *Evolution* **35**:1142-1148.
- Smith, H.G., Källander, H. & Nilsson, J.A.** 1989. The trade-off between offspring number and quality in the Great Tit. *Parus major*. *J.Anim. Ecol.* **58**: 383-402
- Snow, D.W. 1968. Movements and mortality of British Kestrels *Falco tinnunculus*. *Bird Study* **15**: 65-83.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J.** 1998 *Biometry*. Third Edition, W.H. Freeman, New York, NY. USA.
- Stearns, S.C.** 1976. Life history tactics. A review of the ideas. *Quarterly Review of Biology*, **51**, 3-47.
- Spear, L. & Nur, N.** 1994. Brood size, hatching order and hatching date effects on four life-history stages from hatching to recruitment in Western Gulls. *J. Anim. Ecol.* **63**: 283-298.
- Stearns, S.C.** 1976. Life history tactics. A review of the ideas. *Q. Rev.Biol.* **51**: 3-47.
- Stearns, S.C.** 1992. *The evolution of Life Histories*. Oxford. University Press. Oxford.
- Steenhof, K., Kochert, M.N., Doremus, J.H.** 1983. Nesting of subadult Golden Eagles in Southwestern Idaho. *Auk* **100**: 743-747.
- Steenhof, K., Kochert, M.N. & McDonald, T.L.** 1997. Interactive effects of prey and weather on Golden Eagle reproduction. *J. Anim. Ecol.* **66**: 350-362.
- Steenhof, K.** 1987. Assessing raptor reproductive success and productivity. *Raptor management techniques manual* eds B.A. Giron Pendleton, B.A. Millsap, K.W. Cline and D.M. Bird, pp. 157-170. National Wildlife Federation 10, Washington D.C.
- Steenhof, K., Kochert, M.N., Doremus, J.H.** 1983 Nesting of subadult Golden Eagles in Southwestern Idaho. *Auk*, 100, 743-747
- Stoner, D. S.** 1990. Recruitment of a tropical colonial ascidian: relative importance of pre-settlement vs. post-settlement processes. *Ecology*, **71**. 1682-90.
- Sturkie, P.D.** 1986. *Avian physiology*. Springer-Verlag, New York, NY U.S.A.
- Suárez, S., Balbontín, J. and M. Ferrer.** 2000. Nesting habitat selection by Booted eagles (*Hieraaetus pennatus*) and implications for management. *Journal of Apply Ecology*, **37**, 215-223

- Swenson, J.E., Alt, K.L. & Eng, R.L.** 1986. Ecology of bald eagles in the greater Yellowstone ecosystem. *Wildl. Monogr.* **95**. 46 pp.
- Taylor, I.** 1994. Barn Owls. Predator-prey relationships and conservation. Cambridge University Press, Cambridge.
- Tew, T.E.** 1992. *Radio-tracking arable-dwelling field mice*. IN: *Priede, I.G. and Swift, S.M. (eds). Wildlife telemetry, Ellis Horwood*. Chichester, England, pp. 561-572.
- Tinbergen, L.** 1946. Sperver als Roofvijand van Zangvogels. *Ardea* **34**: 1-123.
- Thelander, C.J. and White, C.M.** eds. The Pertegrine Fund, Inc., Boise, ID: 255-287
- Thirgood, S., Redpath, S., Newton, I. And Hudson, P.** 2000. Raptors and Red grouse: conservation conflicts and management solutions. *Conservation Biology* **14** 1:95-104.
- Thraikill, J.A., Anthony, R.G. and Meslow, E.C.** 1997. An update of demographic estimates for northern spotted owls *Strix occidentalis caurina* from Oregon's Central Coast Ranges. In: *Biology and Conservacion of Owls of the Northern Hemisphere*.
- Duncan, J.R., Johnson, D.H. and Nicholls, T.H.** eds. USDA BOSQUE Service, General Technical Report NC-190, St. Paul, MN.
- Tjernberg, M.** 1983. Population density of Golden Eagle in relation to nest site and food availability. In *breeding ecology of the Golden Eagle (Aquila chrysaetos) in Sweden*. Report 10. Swedish Univ. Agric. Sci., Dept. Wildlife Ecology. Uppsala, Sweden
- Torres, J.A., Jordano, P. & León, A.** 1981. *Aves de presa diurnas de la provincia de Córdoba*. Córdoba. Publicaciones del Monte de Piedad y Cajas de Ahorros de Córdoba. Madrid. Spain.
- Tregenza, T.** 1995. Building in the ideal free distribution. *Adv. Ecol. Res.*, **26**. 253-307.
- Trivers, R.L.** 1974. Parent-offspring conflict. *Am. Zool.* **14**:249-264.
- Tucker, G. M., Heath, M. F.** 1994. *Birds in Europe: their conservation status*, Cambridge, U.K. Birdlife International. Birdlife Conservation Series no. 3.
- Tufto, J., Andersen, R., Linnell, J.** 1996. Habitat use and ecological correlates of home range size in a small cervid: The roe deer. *J. Anim. Ecol.* **65**:715-724.
- Tuomi, J.** 1990. On clutch size and parental survival. *Oikos* **58 (3)**: 387-389.
- Turner, M.G.** 1989. Landscape ecology: the effect of pattern on processes. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **20**, 171-197.
- Tyack, A. J., Walls, S. S. & Kenward, R. E.** 1998. Behaviour in the post-nestling dependence period of radio-tagged common buzzards *Buteo buteo*. *Ibis*, **140**, 58-63.
- Umminger, B.L.** 1977. Relation of whole blood sugar concentration in vertebrates to standard metabolic rate. *Comp. Biochem. Physiol.* **56**:457-460.
- Valverde, J.A.** 1960. La population d'Aigles Imperiaux (*Aquila heliaca adalberti*) des marismas du Guadalquivir: son evolution depuis un siècle. *Alauda* **28**: 20-26.
- Vaupel, J.W. and Yashin, A.I.** 1985. Heterogeneity's ruses: some surprising effects of

- selection on population dynamics. *American Statistician* **39**: 176-185.
- Villafuerte, R., Moreno, S.** 1991. Rabbit Haemorrhagic Disease RHD in Doñana National Park SW Spain. Congr. Int. UN. Game Biol. Gödöllő. Hungary 1991. pp. 107-108.
- Villafuerte, R., Calvete C., Cortázar, C., Moreno, S.** 1994. First epizootic of rabbit haemorrhagic disease in free living population of *Oryctolagus cuniculus* at Doñana National Park Spain. *Journal of Wildlife Disease*, **30**. 176-179.
- Village, A.** 1986. Breeding performance of kestrels at Eskdalemuir, south Scotland. *J. Zool, Lond. (A)* **208**: 367-378.
- Village, A.** 1990. The Kestrel. T and AD Poyser, London.
- Vinuela, J., M. Ferrer and F. Recio.** 1991. Age-related variations in plasma levels of alkaline phosphatase. Calcium and inorganic phosphorus in chicks of two species of raptors. *Comp. Biochem. Physiol.* **99**:49--54.
- Von Haartman, L.** 1954. Der trauerfliegenschnäpper. III Die Nahrungsbiologie. *Acta Zool. Fenn.* **83**:1-96.
- Wachter, K. W. and Finch, C. E.** 1997. Between Zeus and the Salmon. The Biodemography of longevity: National Academy Press.
- Walker, D.G.** 1988. The behaviour and movements of a juvenile Golden Eagle (*Aquila chrysaetos*) in England in 1986. *Ibis* **130(4)**:564-565.
- Walls, S.S., Kenward, R.E.** 1994. Movements of radio-tagged Common Buzzards *Buteo buteo* in their first year. *Ibis* **137**: 177-182.
- Waser, P.M.** 1985. Does competition drives dispersal?. *Ecology* **66**:1171-1175.
- Watson, D.** 1977. The Hen Harrier. T and AD Poyser, Berkhamsted.
- Watson, J.** 1997. The Golden Eagle. T and AD Poyser, London.
- Wauters, L., Dhondt, A. A.** 1992. Spacing behaviour of red squirrels, (*Sciurus vulgaris*): variations between habitats and the sexes. *Anim. Behav.* **43**: 297-311.
- Wiegand, P. von** 1995. Habitat utilization in subpopulations of the Red squirrel (*Sciurus vulgaris*)L., 1758. *Z. Säugetierk* **60**: 265-276.
- Weimerskirch, H. and Jouventin, P.** 1987. Population dynamics of the wandering albatross, *Diomedea exulans*, of the Crozet Island: causes and consequences of the population decline. *Oikos*, **49**, 315-322.
- Weiss, S.B., Murph, D.D. & White, R.R.** 1988. Sun, slope, and butterflies: topographic determinants of habitat quality for *Euphydryas editha*. *Ecology* **69**: 1486-1496.
- Wiens, J.A.** 1976. Population responses to patchy environments. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **7**, 81-120.
- Wiens, J. A.** 2001 The landscape context of dispersal. In *Dispersal*: Clobert, J., Danchin, E., Dhont, A. A., Nichols, J. D. 2001. *Dispersal*. Oxford University Press. Oxford. England.

- Williams, G.C.** 1966. Natural selection, the cost of reproduction and a refinement of Lack's principle. *Am. Nat.* **100**: 687-690.
- Williams, T.D., Cooch, E.G., Jeffereis, R.L. & Cooke, F.** 1993. Environmental degradation, food limitation and reproductive output; juvenile survival in Lesser Snow Geese. *J. Anim. Ecol.* **62**: 766-777.
- Wilson, E. O.** Editor. 1988. *Biodiversity*. National Academy Press. Washington. D.
- Wolf, S.H., R.W.Schreiber, L. Kahana, and J.J. Torres.** 1985. Seasonal, sexual and age-related variation in the blood composition of the Brown pelican (*Pelicanus occidentalis*). *Comp. Biochem. Physiol.* **82**:837--846.
- Wood, P.B., Collopy, M.W., Sekerak, C.M.** 1998. Post-fledging nest dependence period for Bald Eagles in Florida. *J. Wildlife Manage.* **62**: 333-339.
- Wootton, J. T., Bell, D. A.** 1992. A metapopulation model of the peregrine falcon in California: viability and management strategies. *Ecological Application*, **23**, 307-321.
- Wunderle, J.M.** 1983. Age-specific foraging proficiency in birds. In Power, D.M. (ed) *Current Ornithology, Vol. 7*: 273-324. New York: Plenum Press.
- Zabel, C. J., McKelvey, K., Ward, J. P.** 1995. Influence of primary prey on home range size and habitat used patterns on northern spotted owls (*Strix occidentalis caurina*). *Can. J. Zool.* **73**: 433-439.
- Zweig, M. H. And G. Campbell.** 1993. Receiver-operating characteristics (ROC) plots: a fundamental evaluation tool in clinical medicine. *Clinical Chemistry*, **39**,561-577.

Se he este livro de
memórias
2004

782

V. M. Reis

Com Roubal

por quem viveu

el presidente,

el secretario,

